

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**  
**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**Departamento de Ecología**



**RESTAURACIÓN FORESTAL DE CAMPOS ABANDONADOS  
EN AMBIENTES TROPICALES MONTANOS AL SUR DE  
MÉXICO**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR  
PRESENTADA POR**

**Angélica Camacho Cruz**

Bajo la dirección del doctor

Mario González Espinosa

**Madrid, 2013**

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA**



**RESTAURACIÓN FORESTAL DE CAMPOS ABANDONADOS EN  
AMBIENTES TROPICALES MONTANOS AL SUR DE MÉXICO**

Memoria que para optar por el Grado de Doctora en Ecología y Medio  
Ambiente presenta y firma

Angelica Camacho Cruz

Vo. Bo. Director

Dr. Mario González Espinosa

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA**



**RESTAURACIÓN FORESTAL DE CAMPOS ABANDONADOS EN  
AMBIENTES TROPICALES MONTANOS AL SUR DE MÉXICO**

Angelica Camacho Cruz  
Madrid, 2012

Director:

Dr. Mario González Espinosa

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Departamento de Ecología y Sistemática  
Terrestre, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. C.P. 29290

# RESTAURACIÓN FORESTAL DE CAMPOS ABANDONADOS EN AMBIENTES TROPICALES MONTANOS DEL SUR DE MÉXICO

## CONTENIDO

	Páginas
Capítulo 1. <b>Introducción general</b> .....	4
Capítulo 2. <b>Supervivencia y crecimiento temprano de árboles de bosques montanos tropicales bajo distintos niveles de agua y luz</b>	
Resumen .....	35
Introducción .....	36
Métodos .....	38
Resultados .....	42
Discusión .....	57
Capítulo 3. <b>Distribución de biomasa y nutrientes bajo un gradiente de luz y agua en seis especies de plántulas arbóreas de los bosques montanos de Chiapas, México</b>	
Resumen .....	65
Introducción .....	65
Métodos .....	69
Resultados .....	71
Discusión .....	81
Capítulo 4. <b>Plantaciones de enriquecimiento y sitios potenciales para la restauración de bosques montanos</b>	
Resumen .....	94
Introducción .....	95
Métodos .....	97
Resultados .....	104
Discusión .....	125
Capítulo 5. <b>Clasificación de especies arbóreas nativas para propósitos de restauración en ambientes tropicales</b>	
Resumen .....	157
Introducción .....	157
Métodos .....	161
Resultados .....	168
Discusión .....	172
Capítulo 6. <b>Conclusiones generales</b> .....	184
<b>Agradecimientos</b> .....	191

# RESTAURACIÓN FORESTAL DE CAMPOS ABANDONADOS EN AMBIENTES TROPICALES MONTANOS AL SUR DE MÉXICO

## CAPÍTULO 1. Introducción general

En muchos países tropicales grandes áreas de bosque crecientemente están siendo desforestadas para la agricultura y la ganadería. En la mayoría de los casos las formas de manejo resultan insustentables y los campesinos abandonan las tierras cuando la productividad disminuye. El efecto global de este proceso de degradación forestal se traduce en la pérdida de la biodiversidad, bienes (madera, medicinas, alimento, etc.) y servicios ecosistémicos (regulación del clima, ciclo de nutrientes, belleza escénica, protección de cuencas, entre otros) y consecuentemente, la reducción del bienestar humano (Primack *et al.* 2001; Lamb *et al.* 2005; FAO 2011; Seppelt *et al.* 2011).

Hasta recientemente se han planteado tres respuestas ante este proceso de degradación del bosque (Ehrlich y Erlich 1992; Galindo-Leal 2000; Wells y MsShane 2004; Lamb *et al.* 2005; Toledo 2005): (1) expandir las áreas protegidas podría ayudar a mantener la biodiversidad, (2) mejorar la productividad agrícola en campos abandonados y así mejorar las condiciones de vida de los habitantes y (3), emprender planes de reforestación. En relación a este último, varias acciones se han desarrollado a través de industrias que promueven plantaciones de monocultivos que involucran un limitado número de especies (*Eucalyptus*, *Cupressus*, *Pinus* y *Acacia*) de rápido crecimiento y de vida corta. Aunque muchas de estas plantaciones han sido productivas y han generado bienes tales como pulpa para madera, pocas de ellas proveen variedad de servicios (p. ej. agua, recreación) que una vez proporcionaron los bosques originales. Por tanto, surge la necesidad de intervenir y restaurar la biodiversidad, funciones ecológicas, el suministro de mercancías y servicios ecológicos, previamente usados por las comunidades rurales (Lamb *et al.* 2005; Hobbs y Cramer, 2008).

Ningún desarrollo agrícola ni formas anteriores de reforestación han sido suficientes para proveer bienes y servicios ambientales sobre grandes áreas degradadas. Mejores métodos de manejo y reforestación deberían ayudar a restaurar la biodiversidad de

paisajes degradados. Plantaciones para generar tanto servicios ecosistémicos como bienes son difíciles de conseguir, debido a los conflictos que pueden presentarse entre la productividad (madera) de los bienes deseados y la provisión de servicios (biodiversidad). Sin embargo, actualmente se están desarrollando técnicas para alcanzar estos objetivos (Pickett 2001; Carabias *et al.* 2007). Aunque en menor medida, también hay experiencias que involucran un mayor número de especies representativas de varios estadios sucesionales que pueden funcionar como catalizadores para la colonización de otros organismos y así aumentar la diversidad (Harrington 1999; Van der Putten *et al.* 2000; Nichols *et al.* 2001; Martínez-Garza 2005). En un caso, después de 13 años, donde la densidad inicial de plantación fue mayor a 2500 árboles por hectárea con cinco especies forestales nativas, se logró establecer un bosque (Engel y Parrota 2001); aunque aún no se ha llegado a la recuperación estructural, este enfoque permite identificar especies clave si se tiene suficiente conocimiento ecológico para coleccionar y germinar un gran número de semillas de una amplia variedad de especies. La limitante de este proceso es su alto costo. Por tanto, se considera que las plantaciones de restauración son una opción que sólo puede ser usada en un número relativamente pequeño de situaciones debido a que el mercado es limitado para absorber volúmenes significativos de “productos comerciales” (plantas nativas) (Lamb *et al.* 2005).

Es cierto que los términos: restauración, (con el calificativo *sensu stricto* y *sensu lato* Aronson *et al.* 1993) rehabilitación, reasignación, reconstrucción y muchos otros son usados de manera diferente o intercambiabilmente dependiendo del documento revisado. La aplicación de la restauración ecológica ocurre a lo largo de un continuo desde la reconstrucción de la totalidad de sitios devastados, tales como aquellos asociados con la minería, hasta el manejo limitado de sitios relativamente no modificados (Hobbs y Hopkins 1990). La restauración propone el regreso de sitios degradados a alguna forma de cubierta que proteja, sea productiva, contenga belleza escénica o cualquier valor en un sentido de conservación (Hobbs y Norton 1996). La definición de la Sociedad Ecológica para la Restauración (SER 2002), adoptada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) menciona que la

restauración ecológica es el proceso de asistencia para la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido. La restauración de los ecosistemas degradados puede ser parecida a la restauración de una pintura renacentista que se ha deteriorado a lo largo del tiempo, pero que todavía revela sus líneas iniciales y color suficiente para que el arte fino del restaurador haga su trabajo. Análogamente, los restauradores ecológicos buscan un completo o muy cercano regreso de un sitio a su estado preexistente. El objetivo de este proceso es emular la estructura, funcionamiento, diversidad y dinámica del ecosistema. El problema se vuelve mayor cuando no es posible determinar exactamente qué ecosistema histórico hubo en el sitio (Naveh 1996; Hobbs y Cramer 2008).

El término “restauración” significa llevar exactamente a lo que hubo antes de la perturbación. Se trata de regresar al estado original con la misma composición de especies y características funcionales existentes previamente. Propone el regreso de un sistema degradado a alguna forma de cubierta que protege, produce y, tiene valor estético. Difiere de la rehabilitación, reclamación, ingeniería ecológica y paisajística en que todos los aspectos de la estructura y función de un ecosistema son considerados y ejecutados (Higgs 1997).

De acuerdo a Urbanska *et al.* (1997) la restauración *sensu stricto* implica el completo re-establecimiento del ecosistema nativo. La restauración *sensu lato* busca detener la degradación y redirigir un ecosistema perturbado en una trayectoria parecida a aquella que se puede suponer que tuvo predominio antes del comienzo de la perturbación. A pesar de las diferencias, el objetivo principal de la restauración *sensu stricto* y *sensu lato* es la conservación de la biodiversidad autóctona, y de la dinámica y de la estructura del ecosistema. Ambas difieren de una tercera respuesta posible a la degradación del ecosistema, la cual llamamos rehabilitación y que se refiere a restaurar hacia un nivel o condición previa, pero con escasa o ninguna implicación de perfección. Indica algún acto de mejora a partir de un estado degradado. Busca reparar funciones dañadas o bloqueadas del ecosistema con el objetivo principal de aumentar la productividad del ecosistema para el beneficio de la gente local. La remediación significa rectificar, hacer

énfasis sobre el proceso más que sobre el punto final alcanzado. La reclamación, término usado en el Reino Unido y los Estados Unidos de América, implica hacer la tierra accesible para el cultivo, pero el propósito es llevarla a un estado propio. Es decir, no hay intención de regresar a un estado original, sino a un estado útil. El reemplazamiento se refiere a cuando el suelo se ha perdido y la topografía ha cambiado completamente; se trata de un un reemplazo del ecosistema original por otro diferente, pudiendo ser más simple pero más o menos productivo. La reasignación se refiere a cuando parte de un paisaje en algún estado es asignado a un nuevo uso que no necesariamente lleva o soporta una relación intrínseca con la función y estructura del ecosistema antes de ser perturbado. Aplica a la agricultura o silvicultura y supone la dependencia de subsidios en forma de energía, agua y fertilizantes. Finalmente, la revegetación implica técnicas que pueden incluir siembra, plantación o ambas.

Lo anterior nos lleva a una conclusión simplista de la reclamación de la tierra como equivalente a restauración, lo cual es erróneo. Es necesario considerar todos los usos que pueden ser posibles, de tal manera que los beneficios agrícolas sean máximos, los valores de conservación se realcen y, al mismo tiempo se incluyan múltiples especies nativas. El desafío es formular un enfoque integrado del paisaje, de tal manera que los tres objetivos (producción, conservación y diversificación) pueden ser simultáneamente satisfechos. Cada objetivo tiene su propia solución óptima, la cual puede o no ser la misma en concordancia con los otros objetivos. En definitiva, deben considerarse las necesidades y deseos de la población humana. La gente puede no querer o necesitar lo que hubo antes. Sus necesidades pueden ser extremadamente diferentes. El objetivo de la restauración no es meramente la recuperación de especies por separado, sino asociadas a valores culturales, alimenticios, de salud del habitat y, de una larga historia de uso por comunidades indígenas (Martínez 2003; Nabhan *et al.* 2010; Castellanos-Castro y Bonfil 2011).

La restauración de comunidades naturales degradadas requiere el re-establecimiento de procesos ecológicos esenciales y del conocimiento de las características de las especies nativas. Procesos que han sido alterados o suprimidos por la actividad humana,

tales como el fuego natural y la migración animal, deben ser fomentados para continuar con la dinámica del paisaje. Sin embargo, remover la influencia de degradación puede ser necesaria pero no suficiente para promover la restauración. Si el sistema ha cruzado un umbral, remover la influencia degradativa no será suficiente para permitir el regreso al estado original (Naveh 1998).

La restauración puede entonces ser vista como un intento para forzar transiciones hacia un estado deseado, cuyo propósito es regresar un área a algún tipo de ecosistema nativo donde es importante medir aspectos funcionales y estructurales (presencia de polinizadores, desarrollo de un banco de semillas, recolonización de la fauna nativa, densidad de las especies de plantas dominantes, diversidad estructural, etc.). Alcanzar el éxito de las especies re-establecidas no es suficiente, deben ser capaces de persistir y, por tanto, es necesario identificar los factores ambientales más críticos para el éxito del crecimiento a largo plazo de las especies involucradas. En este sentido, surge la ecología de la restauración como una disciplina en desarrollo o ciencia emergente con sus propios canales de difusión. Los problemas a los que se enfrenta son claramente específicos. Hay que saber qué tratamientos deben aplicarse al suelo, qué especies y en qué forma y orden han de ser introducidas. Su interés es considerable en dos aspectos. Por un lado, tiene mucho de ingeniería: obliga a personas con formación ecológica a tomar decisiones de actuación sobre el terreno que pueden implicar movimientos de tierras, aportación de materiales, técnicas de viverismo y siembra o trasplante. El segundo aspecto es el aprendizaje de los ecólogos sobre los sistemas. Un objeto de estudio no se comprende bien hasta que somos capaces de desmontar las piezas y volverlas a montar. La ecología ha realizado el proceso analítico, de modo más o menos parcial. La reconstrucción se intenta mediante modelos, pero puede ser menos abstracta y tratar de reconstruir ecosistemas acondicionando el medio físico y proporcionando los conjuntos de especies adecuados (Terradas 2001; Hobbs 2004; Young *et al.* 2005).

## **La sucesión ecológica para la restauración**

La integración de las diferentes especies en una comunidad vegetal natural es el resultado de un proceso histórico en el que el orden de incorporación de cada especie y las circunstancias ambientales en que este fenómeno se produce determinan la composición resultante. Como consecuencia de alteraciones en su estructura, la comunidad puede cerrarse a la entrada de efectos de especies que anteriormente formaron parte de ella (Delcourt *et al.* 1983; Pickett 1976, 1987).

La sucesión primaria es el desarrollo del ecosistema en situaciones donde no se ha desarrollado previamente el suelo. El proceso involucra aspectos biológicos y físicos. Aunque las características primarias de los hábitats son físico-químicas, los procesos biológicos, particularmente aquellos de acumulación de nutrientes, son más importantes para el desarrollo y función adecuados de un ecosistema (Pysek *et al.* 2001).

El proceso de sucesión secundaria engloba el desarrollo de un ecosistema en situaciones donde el suelo original permanece y tiene relación con qué puede ser alcanzado. Durante este proceso, el desarrollo de la comunidad acompaña al desarrollo del hábitat. El establecimiento de diferentes especies puede ser determinado por oportunidad, por el estado del hábitat y(o) por las interacciones entre nuevas especies y con aquellas presentes en los alrededores. Los mecanismos de tolerancia, facilitación e inhibición son reconocidos en modelos alternativos de la sucesión (Bradshaw 1987, Ramírez-Marcial *et al.* 2005; Padilla y Pugnaire 2006).

Una pregunta que ha surgido es: ¿pueden reunirse y ensamblarse las piezas perdidas del ecosistema y que el resultado funcione? No. Al menos, no como funcionaba antes de que sufriera la perturbación. Sólo en escenarios que no se encuentren contaminados, donde no se haya perdido el suelo original y estén funcionalmente conectado con fragmentos conservados que actúen como fuentes de propágulos y, donde después de un tiempo considerable podría alcanzarse el éxito (Prach y Pysek 2001; Balaguer 2002). Pickett *et al.* (1987) observaron que las tres causas básicas de la sucesión son: la disponibilidad de sitios, la diferente disponibilidad de las especies y el diferente desempeño de las especies.

Las especies tardías no se establecen fácilmente durante la regeneración natural y pueden necesitar de reintroducción deliberada (Bakker *et al.* 1996). Varios estudios a largo y corto plazo sobre el manejo de la restauración proponen enriquecer con especies deseadas que no se establecen después de años y décadas debido a la falta de potencial en el suelo, y a que la mayoría de las especies tiene un banco de semillas transitorio o de corta persistencia. Estudios a largo plazo (Bekker *et al.* 1997; Bakker y Berendse 1999; Martínez-Garza 2005) señalan que el desarrollo de una vegetación rica en especies sobre campos abandonados es limitada principalmente por la disminución en el banco de semillas y una dispersión pobre. Otra limitante es la competencia con las arvenses o “malas hierbas” al impedir el desarrollo de la vegetación por muchos años. Las primeras especies de plantas que llegan a establecerse sobre campos abandonados son “malas hierbas” que están en el banco de semillas circundante.

En cada estadio de la sucesión los procesos del ecosistema pueden ser afectados por la diversidad de especies presentes. Van der Putten *et al.* (2000) encontraron que la mezcla diversa (15 spp.) fue efectiva en reducir el número de colonizadores en comparación al tratamiento de baja diversidad (4 spp). Sin embargo, el efecto de los tratamientos dependió de la composición al igual que lo demostrado por Wardle *et al.* (2000). Las especies de sucesión tardía pueden cambiar el estado inicial de la vegetación desarrollada en campos abandonados, determinar la estabilidad del ecosistema (resistencia al disturbio), elevar la productividad a través de efectos complementarios de coexistencia de especies con nichos parcialmente sobrepuestos, aunque todo ello depende a de las especies estudiadas. Los efectos relativos de la riqueza de especies (número de grupos funcionales) y la composición (la identidad de las especies y los grupos funcionales) explican más sobre la productividad primaria que el número de grupos funcionales presentes (Hooper y Vitousek 1997).

A lo largo de 20 años, Pickett *et al.* (2001), han sugerido que las especies leñosas son capaces de invadir muy temprano en la sucesión. Además, las invasiones repetidas son frecuentemente requeridas para la colonización y algunas parcelas invadidas por árboles relativamente tempranos mantuvieron un componente arbóreo a partir de

entonces. Así, las especies forestales no necesariamente han esperado hasta la sucesión tardía para invadir. Más bien, pueden probar el ambiente repetidamente antes de llegar a establecerse. Tales patrones de llegada temprana y largos periodos de baja abundancia, una vez que las especies se han establecido, sugieren alguna inhibición de especies tardías por invasores tempranos. Los autores, sugieren que el 'azar' puede ser más apropiado que cualquier reemplazo estricto. Sin embargo, se menciona la necesidad de reconocer procesos sucesionales relacionados a la naturaleza del sitio, la disponibilidad de propágulos y el desempeño diferencial de las especies determinado por las características autoecológicas y sus interacciones con otras plantas. En consecuencia, los procesos mencionados deben ser manipulados para alcanzar la restauración.

### **Propósito de restaurar la cubierta vegetal**

La restauración ecológica propone el reestablecimiento de las especies de plantas que han desaparecido a causa de la intensificación de prácticas agrícolas o el cese de la intervención humana (Bakker *et al.* 1996). Dadas las relaciones de la dinámica de la vegetación y la restauración, el entendimiento de la sucesión puede contribuir con el conocimiento básico para la restauración a través de revelar los patrones y mecanismos de cambio espontáneo en sistemas naturales. La restauración consiste primeramente en modificar o construir hábitat y poner juntas un conjunto de especies deseadas (Lockwood 1997).

Del mismo modo, el término rehabilitación asume un papel clave en la aminoración de los efectos de fragmentación, como un medio de creación, dirección y aceleración de los procesos sucesionales a través de áreas degradadas del paisaje (Brown y Lugo 1994; Tucker y Murphy 1997; Verhagen *et al.* 2001). La sucesión temprana de la vegetación producida por la rehabilitación ecológica puede ser utilizada por muchas especies y provee una herramienta para reconstruir la biodiversidad. Las plantaciones no necesariamente deben ser grandes si son estratégicamente localizadas y con una composición de especies apropiada (Tucker y Murphy 1997; Rey-Benayas y Camacho-

Cruz 2004). La restauración de la vegetación de bosques nativos puede ocurrir de varias maneras: (a) plantando especies, (b) a partir de la colonización natural del bosque nativo circundante o (c) a través del banco de semillas. El primer método es bastante caro para ser ampliamente usado. Al igual, la colonización del suelo desde bosque cercano puede ser muy lenta y no es posible si no hay un bosque nativo en el área considerada. En este caso, el banco de semillas jugaría un papel importante. Laurent *et al.* (2001) muestran un efecto significativo de las especies de árboles dominantes sobre la composición del banco de semillas. La composición de la comunidad estará en función de la similitud ecológica de las especies, de la distancia de sus poblaciones, frecuencia y abundancia, presencia de mecanismos de dispersión, capacidad de dispersión y germinación, y la viabilidad del banco de semillas (Zobel *et al.* 1998). A pesar de que el propósito de la restauración ecológica es recuperar estructura y funciones, pocos estudios han abordado el tema manejando un amplio número de especies nativas que a la vez, muestren agrupaciones de acuerdo a su desempeño. En particular Parrotta y Knowles (2001) en un estudio con un total de 70 especies en el Amazonas identificaron, con base en las tasas de crecimiento y supervivencia, un conjunto de especies como “buenas” para promover la recuperación. Asimismo, Elliott *et al.* (2003) dividieron con base en altura y supervivencia a 37 especies arbóreas de los bosques tropicales de Tailandia en cuatro categorías: excelentes, aceptables, marginales y rechazadas útiles para acelerar la recuperación.

### **Limitantes para restaurar áreas perturbadas**

Después del cese de la perturbación el establecimiento o re-establecimiento de una flora típica de los bosques no perturbados toma tiempo según: (a) la distancia de dispersión (Debussche *et al.* 2001; Verhagen *et al.* 2001), (b) el mecanismo de dispersión (Brown 1992), y (c) la persistencia de las especies en el banco de semillas o que las semillas hayan sido transportadas a los sitios e incorporadas al banco de semillas (Bakker *et al.* 1996; Thompson *et al.* 1993). Sin embargo la supervivencia de las semillas es negativamente afectada por las prácticas agrícolas como arar y fertilizar (Bekker *et al.*

1997; Pywell *et al.* 1997). La influencia de atributos del mantillo (tipo, profundidad y presencia) pueden definir el establecimiento y crecimiento temprano de algunas especies (López-Barrera y González-Espinosa 2001).

En los Países Bajos se ha encontrado que la dispersión de semillas parece ser un factor limitante para la restauración de matorrales en suelos agrícolas, más que el reclutamiento de plántulas (Verhagen *et al.* 2001). Sin embargo, parcelas adyacentes a bosques fueron colonizadas por una amplia gama de especies, lo cual sugiere que las plantaciones (taxa de sucesión temprana con frutos frescos que favorecen la dieta de los dispersores) han creado una estructura más favorable a la regeneración natural de las especies del bosque que los procesos de sucesión natural, combatiendo a los pastos y bejucos. Las parcelas aisladas mostraron un reclutamiento reducido, señalando los efectos del tamaño de la parcela, la distancia a la fuente de semillas y la aparente falta de vectores de dispersión (Tucker y Murphy 1997). La composición y abundancia de semillas y plántulas de árboles nativos encontradas en las plantaciones de pinos fueron comparadas con la distancia de los árboles maduros (fuente semillera) y resultó en una relación significativa entre la abundancia de árboles alrededor de las plantaciones y las plántulas encontradas (Hewitt y Kellman 2002a).

Prins *et al.* (1998) estimaron que en praderas 51% y en matorrales 31% de las especies deseadas estarían presentes después de 100 años. Por lo tanto, es cuestionable si puede ser alcanzada la riqueza completa de las especies. Hewitt y Kellman (2002b), encontraron que la probabilidad de la presencia de plántulas de árboles (latifoliados nativos) fue de 0.8 a 25 m y menos de 0.3 a 175 m. Así, la distancia a la fuente parece ser una determinante clave de la colonización.

El conocimiento sobre la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas es necesario para el éxito de los esfuerzos de restauración. Una revisión realizada por Khurana y Singh (2001) menciona que las especies persistentes que ocupan lugares no perturbados tienen semillas grandes, comparadas con aquellas que ocurren en áreas perturbadas, además de que las primeras requieren de sombra para sobrevivir. Debido a la disponibilidad de una gran fuente de energía, las semillas grandes muestran

alta germinación, y sus plántulas mayor supervivencia e incremento en su crecimiento. Aunque se encontró que las semillas grandes (*Quercus*, *Juglans*) dispersadas por roedores y especies carentes de adaptaciones bien desarrolladas para dispersarse son infrecuentes a más de 50 m de distancia (Hewitt y Kellman 2002b).

Las semillas grandes proveen una ventaja adaptativa (sobreviven mejor en sombra, tienen retoños más grandes y responden mejor a la etiolación) para el crecimiento de las plántulas en ambientes sombreados. Por tanto, se sugiere que las plántulas de semillas grandes toleran la sombra por más tiempo, proveen una reserva energética inicial mayor y pueden ser una ventaja en hábitats donde las aperturas son creadas regularmente (Leishman y Westoby 1994). De acuerdo con Bakker *et al.* (1996), la longevidad de las semillas puede ser evaluada por su tamaño y forma. Las semillas persistentes tienden a ser pequeñas y compactas, mientras que las transitorias tienden a ser grandes (pesadas) y tanto aplanadas como elongadas. Características de las semillas como el peso, tamaño y forma también pueden estar vinculadas con la distancia de dispersión. Es más probable que las semillas pequeñas, ligeras y redondas formen un banco persistente en comparación con las grandes, pesadas y aplanadas y (o) elongadas.

El ambiente puede ser interpretado como un filtro que remueve especies carentes de atributos para persistir bajo un conjunto de condiciones particulares. La relación entre el ambiente y las características funcionales clave es la base de los tipos funcionales cuya definición se basa en el ambiente (Pausas y Austin 2001). Conforme transcurre el tiempo, el establecimiento de la vegetación y la dirección de la sucesión estarán determinados crecientemente por las condiciones abióticas del sitio. En este sentido, las condiciones ambientales inevitablemente deben ser consideradas en los programas de restauración (Verhagen *et al.* 2001; Prach *et al.* 2001). Es importante reconocer cuáles factores ambientales realmente actúan sobre los organismos y procesos del ecosistema (Lacroix y Luc 1998). Un acercamiento estratégico que combine acelerar la sucesión con la manipulación de las condiciones del sitio parece ser apropiado para la rehabilitación (Tucker y Murphy 1997).

## **El efecto de ‘nodrizas’ para la restauración del bosque nativo**

Se ha documentado la facilitación de arbustos como facilitadores para el establecimiento de otras especies leñosas nativas de sucesión tardía y así, afectar positivamente el éxito de la restauración (Ramírez-Marcial et al. 1996; Rousset y Lepart 2000; Gómez-Aparicio et al. 2004). Asimismo, hay creciente interés en el potencial de las plantaciones, que difieren de los ecosistemas naturales en numerosas características, como cultivos ‘nodriza’ para el establecimiento de otras especies forestales nativas sobre tierras degradadas. Harrington y Ewel (1997) señalan la oportunidad para determinar si las plantaciones sin manejo funcionan como cultivos ‘nodriza’ y si es que llegan a ser reservorios de biodiversidad nativa o sólo de especies exóticas. En plantaciones estudiadas por Newton y Kapos (2003) 75% de las especies observadas fueron nativas y la densidad disminuyó con el aumento en el índice de área foliar. Aunque con reserva, estos autores sugieren que los doseles de *Fraxinus* funcionan como una nodriza exitosa. Sin embargo, en plantaciones comerciales la disponibilidad de hábitat para organismos residentes disminuye. Los esfuerzos de restauración deberían incluir sombra o introducción de plántulas de especies deseadas bajo doseles existentes (Khurana y Singh 2001). Las especies de árboles del dosel crean el hábitat para la fauna y el ambiente para muchas plantas del sub-dosel o estratos inferiores que requieren de condiciones particulares para su establecimiento y crecimiento temprano. Un experimento con *Pinus caribaea* demostró que puede ser usado como una nodriza facilitadora para el establecimiento de especies de árboles sensibles a las condiciones del sitio, principalmente a la desecación por la completa exposición al sol. La plantación puede jugar un importante papel en el establecimiento de especies arbóreas tardías. De otra manera, tomaría mucho tiempo establecer estas especies en tierras agrícolas abandonadas (Ashton et al. 1997). Después de las prácticas de labranza el establecimiento de las plantaciones de coníferas puede mantener un suelo relativamente sin perturbación por varias décadas. Más aún, estos suelos no reciben aplicaciones de fertilizantes. Tales factores hacen la restauración de la vegetación de matorrales sobre plantaciones de coníferas mucho menos costoso y más probablemente exitoso que sobre

tierras agrícolas abandonadas. Cabe mencionar que la vida media de las semillas fue mayor bajo plantaciones cercanas de coníferas, aunque por esta vía la restauración sería difícil a menos que sea añadida una fuente de propágulos (Pywell *et al.* 1997). El dosel de pinos crea condiciones al parecer lo suficientemente sombreadas para el establecimiento temprano de plántulas de otras leñosas nativas. Sin embargo, algunas especies de rodales maduros estuvieron ausentes en los bosques de coníferas; en cambio, especies encontradas en rodales de coníferas fueron a menudo ruderales. Se ha encontrado que en algunas áreas estudiadas sería posible restaurar arriba de 86% de la vegetación forestal nativa, pero algunas especies típicas de bosque maduro pueden haber desaparecido durante la estancia previa de las coníferas (Laurent *et al.* 2001).

Por otro lado, se argumenta sobre las plantaciones de coníferas como causantes de la desaparición de algunas especies con baja capacidad colonizadora, tales como las especies maduras (Hermy *et al.* 1999; González-Espinosa *et al.* 1995, 2009; Galindo-Jaimes *et al.* 2002). Asimismo, en ambientes mediterráneos se sugiere que plantaciones de *Pinus halapensis* pueden reducir la biodiversidad de aves y promover el comienzo de plagas (Maestre y Cortina 2004). Del mismo modo, la localización del sitio y las prácticas silvícolas (tipo de aforestación o cobertura de los árboles) influyen en la composición del banco de semillas ya que, se ha encontrado entre 65-86% de las especies originales bajo el interior de bosque nativo en comparación a sólo 58% en rodales jóvenes de coníferas (Laurent *et al.* 2001). La combinación de la sombra con las acículas del mantillo parece inhibir a los pastos que más tarde competirían con las plántulas de los árboles. Lo anterior manifiesta las diferencias de re-establecimiento de la vegetación en bosques de coníferas contra hacerlo en campos abandonados o sustratos sin vegetación, aunque algunas especies latifoliadas tuvieron muy baja probabilidad (< 5%) de establecimiento dentro de las plantaciones. En este sentido, pueden ser necesarias introducciones artificiales de plántulas para el mantenimiento de poblaciones latifoliadas nativas; incluso se recomiendan reforestaciones a pequeña escala junto con plantaciones de árboles en hileras (Hewitt y Kellman 2002ab; Ramírez-Marcial *et al.* 2005; Cayuela *et al.*).

Asimismo, existen evidencias (Halpern *et al.* 1999) de que durante el desarrollo temprano de los bosques de coníferas comúnmente ocurre un periodo de densa sombra e intensa competencia durante el cual la abundancia y diversidad de plantas del interior disminuye drásticamente. Además, el aclareo silvícola realza el establecimiento de ruderales y exóticas. La reintroducción de las especies puede ser posible a través de la siembra artificial, aunque a gran escala puede no ser práctico. En un estudio realizado en el País Vasco, al norte de España (Amezaga y Onaindia, 1997) también señala los efectos negativos de las plantaciones de coníferas sobre la riqueza de la vegetación nativa. Por lo tanto, si grandes áreas previamente plantadas con coníferas, quedan lejos del bosque nativo y son dejadas a la sucesión natural, difícilmente ésta conduciría a estados 'originales'.

### **La restauración ambiental en México y los bosques de montaña de Chiapas**

Históricamente, México ha carecido de una política nacional de restauración ambiental. Desde principios del siglo XX las acciones se han limitado sobre todo a la reforestación y, en menor medida, a la recuperación del suelo. Los ecosistemas acuáticos han sido muy poco atendidos y, en consecuencia, los resultados son muy dispares y en general precarios. A partir de los años noventa se ampliaron los enfoques y en diversos programas se incluyeron propuestas para favorecer la diversificación y la integración de las actividades de conservación con las de restauración (Cervantes *et al.* 2008). En cuanto a la reforestación, se priorizaron áreas compactas rurales con la introducción de especies nativas, y aunque esto constituye un avance sólo hay énfasis en la producción y siembra de plantas, no en la supervivencia a largo plazo ni en la consolidación de las áreas reforestadas. Por tanto, se carece de un marco normativo y armónico, además de ser necesario incrementar la formación de cuadros técnicos y científicos con visión integral e interdisciplinaria que influyan en la formulación de políticas públicas para la restauración ambiental (Carabias *et al.* 2007). Aunque, se ha privilegiado la producción de especies tropicales, en particular maderas preciosas y algunas emblemáticas de interés biológico (orquídeas, cícadas y cactáceas), se elaboran planes para la restauración

de bosques con base en un reducido número de especies de los géneros *Pinus*, *Cupressus*, *Eucalyptus* y *Casuarina* que son fáciles de propagar, de rápido crecimiento y con efectos negativos sobre otras numerosas especies (Vázquez-Yanes y Batis 1996; Carabias *et al.* 2007). Lo anterior no considera la riqueza de especies autóctonas, de las que tan sólo en los bosques de montaña de Chiapas se ha documentado un total aproximado de 760 especies de árboles (González-Espinosa *et al.* 2011).

El estado de Chiapas es reconocido por una notable diversidad biológica (Miranda 1952; Breedlove 1981, 1986; González-Espinosa *et al.* 2005) sustentada en su historia geológica, orografía y amplitud latitudinal que generan variedad de condiciones ecológicas. Dentro de las coordenadas geográficas de Chiapas (14° 32' - 17° 59' N, 90° 22' - 94° 15' O; 75,634 km<sup>2</sup>) se reconocen siete regiones fisiográficas y se estima una riqueza florística de *ca.* 10,000 especies de plantas vasculares (D. E. Breedlove, com. pers.). A nivel nacional esta flora es una de las más diversas y contribuye a que México tenga un reconocimiento internacional en esta materia (Rzedowski 1993; Villaseñor 2003; Villaseñor *et al.* 2005). Se reconocen en Chiapas entre 12 (Miranda 1952) y 18 (Breedlove 1981) formaciones vegetales. De manera conservadora, la riqueza de especies arbóreas en Chiapas incluye 1,400-1,500 taxa (González-Espinosa *et al.* 2004, 2005a). En Chiapas hay *ca.* 15,000 km<sup>2</sup> de asociaciones de Bosque de Pino, Bosque de Pino-Encino y Bosque Mesófilo de Montaña (Palacio-Prieto *et al.* 2000) que constituyen la vegetación predominante en la Sierra Madre, Los Altos y las Montañas de Norte. Las especies de *Pinus* y *Quercus* dominan el dosel de diversas asociaciones localizadas por encima de los 900 m de altitud. La riqueza arbórea regional es muy alta, aunque ocasionalmente pueda haber sólo 10-15 especies de árboles a escala local. A su vez, las ramas y troncos de los robles de gran tamaño pueden soportar una gran diversidad de epífitas vasculares (helechos, orquídeas y bromeliáceas; Córdova y del Castillo 2001; Wolf y Flamenco 2003). El potencial florístico para la restauración, asumido como reto final en escalas espaciales de paisaje y regional, es considerable dada la mezcla de especies de diferente condición sucesional y afinidad fitogeográfica (Ramírez-Marcial *et al.* 2005).

En estos bosques la agricultura trashumante, el pastoreo y la tala selectiva son algunas causas del predominio reciente de los pinos en los hábitats húmedos y fríos (González-Espinosa *et al.* 1995, 2009; Ramírez-Marcial *et al.* 2001). Se han documentado empobrecimientos florísticos respecto a bosques maduros poco perturbados, con reducciones de hasta 75% de las especies arbóreas, 50% de los arbustos, 60% de los helechos y el deterioro de poblaciones de algunas bromelias epífitas (González-Espinosa *et al.* 1995, 2009; Castro-Hernández *et al.* 1999; Galindo-Jaimes *et al.* 2002). A una escala local, la perturbación está asociada a la baja diversidad arbórea y a un notable impacto sobre especies de sucesión tardía. Sin embargo, es posible revertir dichos efectos a través de iniciativas de restauración (Ramírez-Marcial *et al.* 2005; Cayuela *et al.* 2006).

El establecimiento de plántulas y juveniles puede ser afectado por las condiciones que se generan una vez que los rodales son dominados por pinos (Camacho-Cruz *et al.* 2000). La creciente distribución inducida de pinares en regiones tropicales montañosas, y otras, de México y varios países más (p. ej. Guatemala, Honduras, Costa Rica, Colombia, Ecuador, Chile, Sudáfrica etc.), que también han optado por los pinos como base del desarrollo forestal industrial, puede tener consecuencias severas sobre la regeneración natural y conservación de la flora nativa que no resiste las nuevas condiciones (Richardson y Bond 1991; Rejmánek y Richardson 1996; Cavelier y Santos 1999; Camacho-Cruz y González-Espinosa 2002; Kanowski *et al.* 2005).

La recuperación de un arbolado diverso en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, lugares similares de México y otros países latinoamericanos, puede ser abordada con la siembra directa de semillas de especies de *Quercus*, *Ternstroemia* y *Cornus*, entre otras (Camacho-Cruz *et al.* 2000). Aunque, la estimulación de la regeneración natural puede ser un buen método para recuperar los bosques (Holz y Placci 2005), muchas de las especies de árboles del interior en la región parecen no regenerar en el piso forestal de los pinares inducidos o de plantación, y menos aún en matorrales y pastizales (Camacho-Cruz y González-Espinosa, 2002). Aún hay mucho que explorar antes de definir prácticas de restauración que se puedan recomendar para amplias extensiones, pero se sugiere que la reintroducción de especies de árboles

nativos con diferentes edades puede tener éxito en las variadas condiciones creadas por los patrones tradicionales de uso del suelo. En particular, los robles, o encinos, como comúnmente se les llama en México representan uno de los géneros más importantes en los bosques de la región por su posición en el dosel, determinan en buena medida condiciones de luminosidad, temperatura y humedad del interior de los bosques (González-Espinosa *et al.* 2008). Favorecen el reclutamiento y desarrollo de numerosas especies arbóreas del interior (González-Espinosa *et al.* 1995, 2006). Estas prácticas parecen ser una alternativa tanto para recuperar áreas degradadas como para reducir la presión sobre bosques remanentes (González-Espinosa *et al.* 2008; Ramírez-Marcial *et al.* 2010). Incluso, favorecería a las especies del interior de los bosques de montaña de Chiapas ya que, tienen menor valor de cambio que las especies del dosel (mayoritariamente pinos y encinos), aunado a que han sido las más severamente afectadas, a tal grado de encontrarse bajo algún grado de amenaza (González-Espinosa *et al.* 2011). La conservación y restauración de estos sistemas boscosos resultan cruciales para el mantenimiento de múltiples interacciones biológicas y servicios ecológicos de los cuales diferentes grupos sociales dependen (Ramírez-Marcial *et al.* 2010).

Aunque la selección de áreas prioritarias para la restauración depende de los objetivos precisos (conservar biodiversidad, proteger cuencas, prevenir de desertificación etc.), existen criterios ecológicos y sociales que podrían ser usados comúnmente. Sin embargo, la información está limitada por la disponibilidad, resolución y calidad de los datos (Newton y Kapos 2003). Algunos criterios mencionados en la literatura (Meli 2003; Newton y Kapos 2003) son: la posición geográfica, cercanía a fuentes de propágulos, regímenes de propiedad de la tierra, recursos económicos para solventar rentas, condiciones legales o administrativas, nivel de degradación o amenaza, áreas que tuvieron cobertura, patrones de uso histórico y, grado de degradación del suelo. En México se cuenta con el Sistema de Información para la Reforestación (SIRE), que es un instrumento técnico para identificar zonas degradadas, tipo de especies propicias y localización de viveros que ofrecen esas plantas, pero se conoce y emplea poco (Carabias *et al.* 2007). Con la finalidad de

disponer de bases de información sólidas es necesario comenzar a generar criterios que permitan elegir sitios a restaurar. Un caso particular fue desarrollado para la región de la Sierra Madre de Chiapas, cerca de la costa del océano Pacífico, donde se generó un programa de restauración que resultó en la elaboración de un mapa de *prioridad de restauración* donde se consideraron variables como: la pendiente, cobertura del dosel arbóreo, impacto humano (densidad poblacional, actividad productiva, ingresos económicos). Asimismo, con la información geográfica y ambiental se planteó la selección de áreas con *potencial de restauración*, con base en la retención de agua, irradiación solar y fertilidad del suelo (Galindo-Jaimes *et al.* 2008). Para lo anterior una herramienta valiosa fueron los sistemas de información geográfica (SIG). Esta experiencia conjuntó aspectos geográficos, sociales y ecológicos para generar propuestas de restauración acordes a las condiciones locales.

Por otro lado, debido a la gran cantidad de especies arbóreas, variación de características morfológicas y fisiológicas dentro de la misma forma de vida, coincidimos con Köhler *et al.* (2000), quien propone clasificar especies de árboles dentro de unos pocos tipos funcionales útiles para analizar datos de campo y también para propósitos de modelación. En la región de estudio, bosques de pino hasta de neblina comparten muchas especies pero, en la práctica, existe dificultad para manejar la mayoría de los varios centenares de especies nativas de árboles, por tanto es necesario recurrir a la identificación de grupos de especies que parecen compartir atributos funcionales (Ramírez-Marcial *et al.* 2005, 2006, 2008). De manera preliminar, en los bosques de Los Altos de Chiapas se han identificado grupos funcionales de árboles (cada uno con una composición taxonómica diversa que tuvieron respuestas similares ante variables ambientales específicas) que pueden ser importantes para la restauración ecológica (González-Espinosa *et al.* 2007). En un estudio de mayor escala se incluyeron 125 especies de árboles que pudieron aconjuntarse en seis grupos (*CASP's, climatically associated species pools* en el artículo original) de especies. Cada uno asociado a condiciones climáticas definidas por dos gradientes fundamentales: humedad y temperatura (Golicher *et al.* 2008). En este sentido, los grupos funcionales vegetales

constituyen una herramienta tanto conceptual como empírica para identificar al conjunto de especies que pueden responder de manera similar a presiones ambientales específicas, de acuerdo con las características morfológicas, fisiológicas y ecológicas que comparten (Ramírez-Marcial *et al.* 2005).

Al considerar la gran diversidad de especies y ecosistemas presentes en México es claro que aún carecemos de principios generales que puedan ser utilizados, bajo márgenes de certeza conocidos, en la toma de decisiones sobre el manejo sustentable de la biodiversidad en el contexto de grupos funcionales. En especial, para las especies nativas de la región faltan métodos para su manejo que permitan generar propuestas de recuperación de áreas a diferentes escalas. Por lo tanto, en este trabajo pretendo evaluar:

1. ¿Cómo responden los plantones de especies arbóreas latifoliadas nativas cuando enfrentan condiciones subóptimas, especialmente estrés hídrico y lumínico en términos de su crecimiento, supervivencia y patrones de asignación de energía? (capítulos II y III).
2. ¿Existe correspondencia entre el desempeño de grupos funcionales previamente definidos con las características ambientales de las áreas con perturbación antrópica (pastizales, tierras agrícolas abandonadas, matorrales, acahuales y pinares)? (capítulo IV).
3. ¿Cuáles características (vegetativas y regenerativas) de las especies arbóreas generan grupos funcionales de árboles que respondan favorablemente a la heterogeneidad ambiental presente en la región?

## Objetivos

### *General*

- Establecer bases ecológicas y funcionales que permitan guiar la restauración de áreas perturbadas con base en el uso de especies arbóreas autóctonas.

### *Específicos*

- Evaluar el desempeño (altura, diámetro basal, supervivencia, biomasa, nutrientes) de los plantones bajo estrés hídrico y lumínico.
- Reintroducir y evaluar el desempeño de plantones de especies arbóreas diversas en lugares sujetos a perturbación recurrente: pastizales, tierras agrícolas abandonadas, matorrales, acahuales y pinares.
- Desarrollar una clasificación funcional de especies arbóreas nativas que permita proponer grupos específicos para recuperar una cubierta vegetal diversa en lugares sujetos a perturbación recurrente.

## LITERATURA CITADA

- Amezaga I. y Onaindia M. 1997. The effect of evergreen and deciduous coniferous plantations of the field layer and seed bank of native woodlands. *Ecography* 200: 308-318.
- Aronson J., Floret C., Le Floc'h E., Ovalle C. y Pontanier R. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the South. *Restoration Ecology* 1: 8-17.
- Ashton P. M. S., Gamage S., Gunatilleke I. A. U. N. y Gunatilleke C. V. S. 1997. Restoration of a Sri Lankan rainforest: using caribbean pine *Pinus caribea* as a nurse for establishing late-successional tree species. *Journal of Applied Ecology* 34: 915-925.
- Bakker J. P. y Berendse F. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends ecology and evolution* 14: 63-67.
- Bakker J. P., Poschlod P., Strykstra R. J., Bekker R. M. y Thompson K. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*. 45: 461-490.
- Balaguer L. 2002. Las limitaciones de la restauración de la cubierta vegetal. *Ecosistemas* 11: 30-41.
- Bekker R. M., Verweij G. L., Smith R. E. N., Reine R., Bakker J. P. y Schneider S. 1997. Soil seed banks in European grassland: does land use affect regeneration perspectives? *Journal of Applied Ecology* 34: 1293-1310.
- Bradshaw A. D. 1987. Restoration: an acid test for ecology. En: Jordan III W. R., Gilpin M.E. y Aber J. D. (eds.) *Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. Pág: 23-29.
- Breedlove, D. 1981. *Flora of Chiapas. Part I: Introduction to the Flora of Chiapas*. California Academy of Sciences, San Francisco.
- Breedlove, D. E. 1986. *Listados Florísticos de México. IV. Flora de Chiapas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Brown V. K. 1992. Plant succession and life history strategy. *Trends Ecology and Evolution* 7: 812-813.

- Brown S. y Lugo A. E. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2: 97-111.
- Camacho-Cruz A., González-Espinosa M., Wolf J. H. D. y De Jong B. H. J. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 78: 1309-1318.
- Camacho-Cruz A. y González Espinosa M. 2002. Establecimiento temprano de árboles nativos en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, Méjico. *Ecosistemas* 11: 1-10.
- Carabias J., Arriaga V. y Cervantes V. J. 2007. Las políticas públicas de la restauración ambiental en México: Limitantes, avances, rezagos y retos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 85-100.
- Castellanos-Castro C. y Bonfil C. 2011. Propagación por estacas de algunos copales. Programa de Actores Sociales de la Flora Medicinal en México. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 19 pp.
- Castro Hernández J. C., Wolf J. H. D., García Franco J. G. y González-Espinosa M. 1999. The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 47: 763-773.
- Cavelier J. y Santos C. 1999. Efectos de plantaciones abandonadas de especies exóticas y nativas sobre la regeneración natural de n bosque montano en Colombia. *Revista Biología Tropical* 47: 775-784.
- Cayuela L., Rey-Benayas J. M. y Echeverría C. 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the highlands of Chiapas, Mexico (1975-2000). *Forest Ecology and Management* 226: 208-218.
- Cervantes V. J., Carabias J. y Arriaga V. 2008. Evolución de las políticas públicas de restauración ambiental. En: *Capital natural de México, vol. III: Políticas públicas y perspectivas de sustentabilidad*. Comisión Nacional de la Biodiversidad (CONABIO), México. Pág: 155-226.

- Córdova, J. y del Castillo, R. F. 2001. Changes in epiphyte cover in three chronosequences in a tropical montane cloud forest in Mexico. En: Gottsberger, G. y Liede, S. Eds. Life Forms and Dynamics in Tropical Forests, Dissertationes Botanicae Band 346, pp. 79-94. Cramer, Berlin.
- Debussche M., Debussche G. y Lepart J. 2001. Changes in the vegetation of *Quercus pubescens* woodland after cessation of coppicing and grazing. *Journal of Vegetation Science* 12: 81-92.
- Delcourt H. R., Delcourt P. A. y Webb T. 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quaternary Science Review*: 153-175.
- Ehrlich P. R. y Ehrlich A. 1992. The value of biodiversity. *Ambio* 21: 219-226.
- Elliott S., Navakitbumrung P., Kuarak Ch., Zangkum S., Anusarnsunthorn V. y Blakesley D. 2003. Selecting framework tree species for restoring seasonally dry tropical forests in northern Thailand based on field performance. *Forest Ecology and Management* 184: 177-191.
- Engel V. L. y Parrotta J. A. 2001. An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central Sao Paulo state, Brazil. *Forest Ecology and Management* 152: 169-181.
- FAO, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. 2011. Situación de los bosques del mundo 2011. Roma, Italia. Pág: 1-26.
- Galindo-Jaimes L., González-Espinosa M. Quintana-Ascencio P. F. y García-Barrios L. E. 2002. Tree composition and structure of disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162: 259-272.
- Galindo-Jaimes L., López S., Ramírez-Marcial N. y Camacho-Cruz A. 2008. Programa de restauración para la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Informe final del proyecto: Diversificación y restauración de paisajes transformados en comunidades de la Reserva de la Biosfera El Triunfo. Componente I: Programa de restauración. Fondo para la Conservación del Triunfo, A. C. 70 pp.
- Galindo-Leal C. 2000. Ciencia de la conservación en América Latina. *Interciencia* 3: 129-135.

- Gómez-Aparicio L., Zamora R., Gómez J. M., Hódar J. A., Castro J. y Baraza E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological applications* 14: 1128-1138
- González-Espinosa M., Meave J. A., Lorea-Hernández F. G., Ibarra Manríquez G. y Newton A. C. 2011. The Red List of Mexican Cloud Forest Trees. *Fauna & Flora International, Cambridge, Reino Unido* 125 pp.
- González-Espinosa M., Ochoa-Gaona S., Ramírez-Marcial N. y Quintana-Ascencio P. F. 1995. Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas. México. En: *Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico*. Editada por M. Wilson y S. Sader. *Maine Agric. For. Exp. Stn. Misc. Publ.* 727. Pág: 190-198.
- González-Espinosa M., Rey-Benayas J. M., Ramírez-Marcial N., Huston M. A. y Golicher D. 2004. Tree diversity in the northern Neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography* 27: 741-756.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Ruiz-Montoya L. 2005. *Coords. Diversidad Biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, COCyTECH, ECOSUR, México, D.F.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Méndez-Dewar G., Galindo-Jaimes L. y Golicher D. 2005a. Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas a nivel regional. En: González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N. y Ruiz-Montoya, L. *Coords. Diversidad Biológica en Chiapas*, pp. 81-125, Plaza y Valdés, COCyTECH, ECOSUR, México, D. F.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Galindo Jaimes L. 2006. Secondary succession in montane pine-oak forests of Chiapas. Páginas 209-221 en Kappelle M., editor. *Ecology and coservation of Neotropical montane oak forests*. *Ecological studies* 185 Springer-Gerlag, Berlín, Alemania.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A., Holz S. C., Rey-Benayas J. M. y Parra-Vázquez M. 2007. Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: Modelos ecológicos y estrategias de acción. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 11-23.

- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A. y Rey-Benayas J. M. 2008. Restauración de bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de Chiapas, México. Páginas: 137-162 en: González-Espinosa M., Rey-Benayas J. M y Ramírez-Marcial N. (eds.). Restauración de bosques en América Latina. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas (FIRE) y Editorial Mundi- Prensa D.F, México.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Galindo-Jaimes L., Camacho-Cruz A., Duncan G., Cayuela L. y Rey-Benayas J. M. 2009. Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investigación ambiental* 1: 40-53.
- Golicher D. J., Cayuela L., Alkemade R. M., González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 2008. Applying climatically associated species pools to the modelling of compositional change in tropical montane forests. *Global Ecology and Biogeography* 17: 262-273.
- Halpern C. B., Evans S. A. y Nielson S. 1999. Soil seed banks in young, closed-canopy forests of the olympic Peninsula, Washington: potential contributions to understory reinitiation. *Canadian Journal of Botany* 77: 922-935.
- Harrington C. A. 1999. Forest planted ecosystem restoration or conservation. *New Forest* 17: 175-190.
- Harrington R. A. y Ewel J. J. 1997. Invasibility of tree plantations by native and non-indigenous plant species in Hawaii. *Forest Ecology and Management* 99: 153-162.
- Hermý M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. y Lawesson J. E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species in Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91: 9-22.
- Hewitt N. y Kellman M. 2002a. Tree seed, dispersal among forest fragments. I. Conifer plantations as seed traps. *Journal of Biogeography* 29: 337-349.
- Hewitt N. y Kellman M. 2002b. Tree seed, dispersal among forest fragments. II. Dispersal abilities and biogeographical controls. *Journal of Biogeography* 29: 351-363.

- Higgs E. S. 1997. What is good ecological restoration? *Conservation Biology* 11: 338-348.
- Hobbs R. J. y Hopkins A. J. M. 1990. From frontier to fragments: European impact on Australia's vegetation. *Proc. Ecol. Soc. Aust.* 16: 93-114.
- Hobbs R. J. y Norton D. A. 1996. Towards a conceptual framework for restoration Ecology. *Restoration Ecology* 4: 93-110.
- Hobbs R. J. 2004. Restoration ecology: The challenge of social values and expectations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 43-48.
- Hobbs R. J. y Cramer V. A. 2008. Restoration Ecology: Interventionist approaches for restoring and maintaining ecosystem function in the face of rapid environmental change. *Annual Review Environmental Resources* 33: 39-61
- Holz S. y Placci L. G. 2005. Stimulating natural regeneration. En: S. Mansourian, D. Vallauri y N. Dudley (eds.). *Forest Landscape Restoration in Landscapes: Beyond Planting Trees*. Springer, Nueva York, pp. 250-252.
- Hooper D. U. y Vitousek P. M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302-1305.
- Kanowski J., Catterall C. P. y Wardell-Hohnson G. W. 2005. Consequences of broadscale timber plantations for biodiversity in cleared rainforest landscapes of tropical and subtropical Australia. *Forest Ecology and Management* 208: 359-372
- Khurana E. y Singh J. S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28: 39-52.
- Köhler P., Ditzer T. y Huth A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 591-602.
- Lacroix G. y Luc A. 1998. Linking biodiversity and ecosystem function: An introduction. *Acta Oecológica* 19: 189-193.
- Lamb D., Peter D. E. y Parrotta J. A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628-1632.

- Laurent A., Dupouey J. L., Picard J. F. y Ranger J. 2001. Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecológica* 22: 87-98.
- Leishman M. R. y Westoby M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* 8: 205-214.
- Lockwood, J.L. 1997. An alternative to succession: assembly rules offer guide to restoration efforts. *Restoration Management. Notes*, 15: 45-50.
- López-Barrera F. y González-Espinosa M. 2001. Influence of litter on emergence and early growth of *Quercus rugosa*: a laboratory study. *New Forests* 21: 59-70.
- Maestre F. T. y Cortina J. 2004. Are *Pinus halepensis* plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? *Forest Ecology and Management* 198: 303-317.
- Martínez D. 2003. Protected areas, indigenous peoples, and the western idea of nature. *Ecological Restoration* 21: 247-250.
- Martínez-Garza C., Peña V., Ricker M. Campos A. y Howe H. F. 2005. Restoring tropical biodiversity: Leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* 217: 365-379.
- Miranda F. 1952. *La Vegetación de Chiapas, Vol. 1*. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez.
- Meli P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28: 581-589.
- Nabhan G. P. Walker D. y Mellado M. A. 2010. Biocultural and ecogastronomic restoration: The renewing America's food traditions alliance. *Ecological Restoration* 28: 266-279.
- Naveh Z. 1998. Ecological and cultural landscape restoration and the cultural evolution towards a post-Industrial symbiosis between human society and nature. *Restoration Ecology* 6: 135-143.
- Newton A. y Kapos V. 2003. Restoration of wooded landscapes: placing UK initiatives in a global context. En: Humphrey J., Newton A., Latham J., Gray H., Kirby K.,

- Poulsom E. y Quine Ch. The Restoration of Wooded Landscapes. Forestry Commission: Edinburgh. Pág: 2-15.
- Nichols J. D., Rosemeyer M. E., Carpenter F. L. y Kettler J. 2001. Intercropping legume trees with native timber trees rapidly restores cover to eroded tropical pasture without fertilization. *Forest Ecology and Management* 152: 195-209.
- Padilla F. M. y Pugnaire F. I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 196-202.
- Palacio-Prieto J. L., Bocco G., Velázquez A., Mas J.-F., Takaki-Takaki F., Victoria A., Luna-González L., Gómez-Rodríguez G., López-García J., Palma-Muñoz M., Trejo-Vázquez I., Peralta-Higuera A., Prado-Molina J., Rodríguez-Aguilar A., Mayorga-Saucedo R. y González-Medrano F. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Investigaciones Geográficas* 43:183-203.
- Parrotta J.A. y Knowles O.H. 2001. Restoring tropical forests on lands mined for bauxite: examples from the Brazilian Amazon. *Ecological Engineering* 17: 219-239.
- Pausas J. G. y Austin M. P. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science* 12: 153-166.
- Pickett S. T. A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *American Naturalist* 110: 107-119.
- Pickett S. T. A., Collins S. L. y Armesto J. J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- Pickett S. T. A., Cadenasso M. L. y Bartha S. 2001. Implications from the Buell-Small succession study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science* 4: 41-52.
- Prach K., Pyšek P. 2001. Using spontaneous succession for restoration of human disturbed habitats: Experience from central Europe. *Ecological Engineering* 17: 55-62.
- Prach K., Pyšek P. y Bastl M. 2001. Spontaneous vegetation succession in human-disturbed habitats: A pattern across seres. *Applied Vegetation Science* 4: 83-88.

- Prins A. H., Dijkstra G. A. y Bekker R. M. 1998. Feasibility of target communities in a Dutch brook valley system. *Acta Botanica Neerlandica* 47: 71-88.
- Primack R., Rozzi R., Dirzo R. y Massardo F. (eds.). 2001. Amenazas para la diversidad biológica. En: *Fundamentos de conservación biológica, perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Pyšek P., P. Karel, Mullerová J. y Joyce C. 2001. The role of vegetation succession in ecosystem restoration: Introduction. *Applied Vegetation Science* 14: 3-5.
- Pywell R. F., Putwain P. D. y Webb N. R. 1997. The decline of heathland seed populations following the conversion to agriculture. *Journal of Applied Ecology* 34: 949-960.
- Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M. y García-Moya E. 1996. Establecimiento de *Pinus spp.* y *Quercus spp.* en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia*: 30: 249-257.
- Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M. y Williams-Linera G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154: 311-326.
- Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A. y González-Espinosa M. 2005. Potencial florístico para la restauración de bosques en Los Altos y las Montañas del Norte de Chiapas. En: González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Ruíz-Montoya L. (coordinadores). *Diversidad biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, México, Distrito Federal, México
- Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A., González-Espinosa M. y López-Barrera F. 2006. Establishment, survival and growth of tree seedlings under successional montane oak forests in Chiapas, Mexico. En: M. Kappelle (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Oak Forests*. Ecological Studies 185. Springer-Verlag, Berlín. Pp. 177-189.
- Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A. y González-Espinosa M. 2008. Clasificación de grupos funcionales vegetales para la restauración del bosque mesófilo de montaña. En: Sánchez-Velázquez L.R., J. Galindo-González y F. Díaz-Fleischer (eds.). *Ecología*,

manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México. Editorial Mundi-Prensa, México. Pp. 1-23.

Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A., Martínez-Icó M., Luna-Gómez A., Golicher D. y González-Espinosa M. 2010. Árboles y arbustos de los bosques de montaña en Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, México. 244 pp.

Rejmánek M. y Richardson D. M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.

Richardson D. M. y Bond J. 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *The American naturalist* 137: 639-668.

Rzedowski J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. En: Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. Eds. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*, pp. 129-144. Oxford University Press, Nueva York.

Rey Benayas J. M. y Camacho-Cruz A. 2004. Reforestación con Quercíneas de tierras agrícolas abandonadas en ambientes mediterráneos. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*. 17: 227-231.

Rousset O. y Lepart J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercu humilis*). *Journal of Ecology* 88: 4001-4012.

Seppelt R., Dormann C.F., Eppink F.V., Lautenbach S. y Schmidt S. 2011. A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of Applied Ecology* 48:630-636.

Terradas J. 2001. *Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ed. Omega. Barcelona, España, 703 pp.

Thompson K., Band S. R. y Hodgson J. G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7: 236-241.

Toledo V. M. 2005. Repensar la conservación: ¿áreas naturales protegidas o estrategia bioregional? *Instituto Nacional de Ecología, México Gaceta Ecológica* 77: 67-83

Tucker N. L. J. y Murphy T. M. 1997. The effects of ecological rehabilitation on vegetation recruitment: some observations from the Wet Tropics of North Queensland. *Forest Ecology and Management* 99: 133-152.

- Urbanska K., Webb N. R. y Edwards P. J. 1997. Restoration ecology and sustainable development. Cambridge University Press, pág: 3-8.
- Vázquez-Yanes C. y Batis A. I. 1996. La restauración de la vegetación, árboles exóticos vs. árboles nativos. *Ciencias* 43: 16-23.
- Van der Putten W. H., Mortimer S. R., Hedlund K., Van Dijk C., Brown V. K., Lepš J., Rodríguez-Barrueco J. R., Díaz Len T. A., Gormsen D., Korthals G. W., Lavorel S., Santa Regina I. y Smilauer P. 2000. Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecología* 124: 91-99.
- Verhagen R., Klooker J., Bakker J. P. y Van Diggelen R. 2001. Restoration success of low production plant communities on former agricultural soils after top-soil removal. *Applied Vegetation Science* 4: 75-82.
- Villaseñor J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28:160-167.
- Villaseñor J. L., Ibarra-Manríquez G., Meave J. A. y Ortiz E. 2005. Higher taxa as surrogates of plant biodiversity in a megadiverse country. *Conservation Biology* 19:232-238.
- Wardle D. A., Bonner K. I., y Barker G. M. 2000. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos* 89: 11-23.
- Well M. P. y McShane T. O. 2004. Integrating protected area management with local needs and aspirations. *Ambio* 33: 513-519.
- Wolf J.H.D. y Flamenco A.. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, México. *Journal of Biogeography* 30:1689-1707.
- Young T. P., Petersen D. A. y Clary J. J. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8: 662-673.
- Zobel M., Van der Maarel, Hedí y Dupréc C. 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science* 1: 55-66.

## CAPÍTULO 2. Supervivencia y crecimiento temprano de árboles de bosques montanos tropicales bajo distintos niveles de agua y luz

### RESUMEN

Esta investigación se centra en la influencia de la luz y la humedad en el suelo sobre el desempeño de plántones de seis especies de árboles latifoliados *nativos* (*Alnus acuminata*, *Cornus disciflora*, *Garrya laurifolia*, *Olmediella betschleriana*, *Prunus lundelliana* y *Styrax magnus*). Las plántulas fueron expuestas a 12 tratamientos en un diseño factorial, con cuatro niveles de luz (25, 50, 75 y 100%) y tres niveles de humedad en el suelo (25, 18 y 13 %), los cuales se asignaron de forma individual a las plantas con diez repeticiones por tratamiento. Durante tres meses evalué el crecimiento y la supervivencia de los plántones y al final de este periodo se cosecharon cuatro individuos de cada uno de los 12 tratamientos. Las plántones de las seis especies fueron cosechadas y secadas en un horno a 70° C durante 48 horas o hasta peso constante. Realicé un análisis de varianza con dos criterios de clasificación (luz y agua) como efectos fijos y su interacción para cada variable de respuesta (altura, diámetro basal del tallo y biomasa de la parte aérea y raíces). La supervivencia fue analizada a través de tablas de vida y regresión de Cox. En el tratamiento seco y completamente expuesto (13 y 100%, respectivamente) se presentó la mayor mortalidad para las especies de plántulas, con excepción de *Alnus*. Cuatro especies (*Alnus*, *Cornus*, *Garrya* y *Styrax*) casi triplicaron el valor en altura bajo el tratamiento de mayor sombra (25%) en comparación al tratamiento abierto (100%). Todas las especies respondieron en tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa) a los diferentes tratamientos de luz y, sólo en *Alnus*, el factor agua ( $F= 5.60$ , g.l. = 2,  $p \leq 0.05$ ) y la interacción luz  $\times$  agua fue significativa ( $F= 2.48$ , g.l. = 6,  $p \leq 0.05$ ). Los niveles de agua probados no tuvieron efecto sobre ninguna variable de crecimiento. En general, la biomasa (peso seco total) de las plántulas correspondientes a cada especie fue superior en el tratamiento más cerrado (25%). A pesar de que cada especie asigna recursos en diferente tasa a la altura, diámetro basal del tallo y biomasa, es notorio que durante el estadio de plántula todas se benefician de la sombra. Las especies tempranas como

*Alnus* y *Garrya* son acompañadas por *Olmediella*. Especies que en su conjunto pueden ser alternativas al grupo de los pinos (comúnmente utilizadas) para realizar prácticas de restauración.

## INTRODUCCIÓN

El establecimiento de las especies de árboles es crucial para el mantenimiento de la vegetación (Grubb 1977; Harper 1977; Turner 2001) y la disponibilidad hídrica y de luz son los principales factores abióticos que determinan la amplitud de su nicho de regeneración (Grubb 1977; Canham *et al.* 1994; Kobe 1999; Montgomery y Chazdon 2002). Las diferencias en el nicho de regeneración de las especies leñosas favorecen su coexistencia, determinan los patrones de composición asociados a la sucesión y mantienen la diversidad de las comunidades vegetales (Latham 1992; Marañón *et al.* 2004). Su conocimiento permite extraer conclusiones sobre la dinámica forestal que pueden derivar en directrices para el manejo y adecuada restauración de los bosques. Asimismo, la coexistencia de las plantas puede depender de su diferente tolerancia a la escasez, distribución y repartición de los distintos recursos (Latham 1992, Pacala *et al.* 1996). Sin embargo, para que esto ocurra alguna de las siguientes tres premisas debería ocurrir: (1) existencia de un gradiente en los recursos, (2) distribución diferencial de las especies a lo largo del gradiente, o (3) existencia de trueques o conflictos (*trade-offs*) en el desempeño de cada especie (Dalling *et al.* 1999; Brokaw y Busing 2000; Sack y Grubb 2001). Estos conflictos pueden ser de dos tipos: entre los componentes de la historia de vida de cada especie o de su respuesta en ambientes contrastantes (Kneitel y Chase 2004; Baraloto 2005). Las diferencias en supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles de árboles han sido ampliamente documentadas tanto en bosques templados como tropicales (Kitajima 1994; Kobe *et al.* 1995; Sipe y Bazzaz 1995; Grubb *et al.* 1996; Lee 1996; Kobe 1999; Sack y Grubb 2002; Bloor y Grubb 2003,2004; Delissio y Primack, 2003; Engelbrecht y Kursar 2003; Pearson *et al.* 2003; Singhakumara *et al.* 2003; Bunker y Carson 2005; Fynn *et al.* 2005; Ashton 2006). Particularmente, en los bosques que se encuentran en la Meseta Central de Chiapas se ha documentado la coexistencia de un

alto número de especies arbóreas donde, cinco o seis especies del género *Quercus* y *Pinus* dominan y debajo albergan más de 25 especies de árboles latifoliados. Los patrones de uso de los bosques por las comunidades indígenas han generado diferentes ambientes lumínicos que permiten a algunas especies más heliófilas prosperar en detrimento de otras más tolerantes a la sombra, dando como resultado cambios en la regeneración y composición de las comunidades (González-Espinosa *et al.* 1995, 2009; Camacho-Cruz *et al.* 2000; Ramírez-Marcial *et al.* 2001; Galindo-Jaimes *et al.* 2002). Con el fin de mantener la alta diversidad florística de este tipo de sistemas y, además, promover la recuperación de áreas abandonadas, en el presente estudio seleccioné seis especies de latifoliadas que, en estado adulto, han mostrado un comportamiento diferencial a lo largo de un gradiente sucesional (de perturbación). Sin embargo, para detectar una posible diferenciación de nichos y explicar la coexistencia de las especies en estadio de plántulas, aún faltan evidencias sobre cómo estas especies del interior de los bosques se acomodan y toleran diferentes condiciones ambientales. Investigué experimentalmente los requerimientos para su establecimiento temprano bajo distintos niveles de agua y luz. El objetivo fue identificar posibles trueques o conflictos en la respuesta de la luz y el agua al relacionar la supervivencia en luz baja con el crecimiento en luz alta y el crecimiento en ambientes de luz contrastados. Las preguntas fueron: ¿cómo varía la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de las distintas especies bajo las condiciones de luz y agua probadas?, ¿existen diferencias de comportamiento sucesional relacionadas a la ontogénesis (plántulas y adultos)?, ¿pueden las especies ser asignadas a grupos funcionales diferentes definidos *post hoc*? ¿qué tipo de trueques o conflictos se detectan en las especies estudiadas? Las hipótesis fueron: (1) las plántulas sometidas a menor estrés morirán en menor proporción y gradualmente a lo largo del experimento, mientras que las plántulas expuestas a mayor estrés (exposición a luz plena y baja humedad disponible) experimentarán mayor mortalidad y en un periodo corto, y (2) se esperan diferencias en las tasas de supervivencia y crecimiento de las distintas especies que pueden ser explicados con base en las características de los hábitats que ocupan y el estatus sucesional que se les reconoce.

## MÉTODOS

*Especies y sitio de estudio.* Las especies estudiadas son árboles latifoliados que comúnmente coexisten en el interior de los bosques nublados de la región (Cuadro 1). *Alnus acuminata* se encuentra en bordes de bosque y en la orilla de los ríos; es la más demandante de luz entre las seis especies estudiadas. *Garrya laurifolia* puede encontrarse en el borde de los bosques o en sitios perturbados. *Cornus disciflora* y *Olmediella betscheleriana* se desarrollan en bosques medianamente maduros en los que las perturbaciones antrópicas son poco intensas. Las dos especies más tolerantes a la sombra incluidas en este estudio son *Styrax magnus* y *Prunus lundelliana*, cuyas plántulas frecuentemente se encuentran en el interior de los bosques maduros (Camacho-Cruz et al. 2000; Galindo-Jaimes et al. 2002; Ramírez-Marcial et al. 2003; Ramírez-Marcial et al. 2005). Dado que no se presta a confusión, de aquí en adelante, las especies serán mencionadas sólo por su nombre genérico.

El experimento lo realicé en un área abierta de 800 m<sup>2</sup> en las instalaciones de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México (16°43' N, 92°37' W; 2,100 m de altitud; precipitación media anual de 1,160 mm y temperatura media anual de 14° C; García 1987). La temperatura promedio cuando se realizó el estudio (marzo-mayo 2003) fue de 17.6° C con una mínima de 5.7° C registrada en el mes de marzo y una máxima de 37° C registrada en abril. Se presentaron lluvias ligeras (29 mm diarios) durante cuatro días al final de abril y en los últimos 10 días de mayo registramos 11 mm diarios. Las semillas de las que se obtuvieron las plántulas (Cuadro 1) las colecté durante noviembre y diciembre de 2002 de varios árboles y localidades de Los Altos de Chiapas. Las puse a germinar en condiciones de vivero bajo luz moderada (790  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; ca. 30% de iluminación completa). Utilicé individuos de 2-3 meses de edad que transplantamos a macetas de 2,700 cm<sup>3</sup>. El tamaño inicial de las plántulas varió entre las especies aunque todas tuvieron al menos dos hojas verdaderas al comienzo del experimento.

*Diseño experimental.* Expusimos las plántulas a 12 tratamientos bajo un diseño factorial al azar, con cuatro niveles de luz y tres niveles de humedad en el suelo, los cuales se asignaron individualmente a las plántulas. Cada tratamiento tuvo 10 repeticiones, con un total de 720 plántulas. Para evitar efectos de autosombreo y de ubicación cambié la posición de las plantas cada mes. Los tratamientos de luz, de aquí en adelante referidos como 25, 50, 75 y 100%, corresponden a 737, 1,161, 1,501 y 2,342  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de radiación incidente, respectivamente. La manipulación de la luz se realizó con ayuda de una estructura metálica (70 × 30 × 30 cm) cubierta con malla de plástico (TENAX<sup>MR</sup>) de color negro. Los tratamientos de humedad, en adelante húmedo, medio y seco, corresponden a la capacidad de campo (25%), la humedad media (18%) y el punto de marchitamiento permanente (13%) del suelo. Las mediciones del contenido de humedad se realizaron en una muestra aleatoria de 144 macetas con un tensiómetro con bulbo de porcelana (Skye, 2900F1) cada 2, 4, 8 y 16 días de acuerdo al tratamiento luz y agua. El potencial hídrico del sustrato en los distintos tratamientos fue: en húmedo = -0.026, medio = -0.030 y seco = -0.041 MPa.

Se utilizó sustrato de los bosques vecinos para el llenado de las macetas. Después de mezclar homogéneamente 6 m<sup>3</sup> de sustrato, se extrajeron 11 muestras compuestas para analizar sus características físicas y químicas. Su textura fue franco arcillo arenoso, según la Norma Oficial Mexicana NOM-021. Los valores promedio ( $\pm$  e.e.) fueron: densidad aparente =  $0.71 \pm 0.01$  gr/ml, pH =  $5.25 \pm 0.03$ , materia orgánica =  $7.97 \pm 0.24$  %,  $\text{NO}_3/\text{NO}_2$  =  $4.01 \pm 0.30$  mg/kg y capacidad de intercambio catiónico =  $56.8 \pm 0.85$  cmol/kg.

**Cuadro 1.** Características de las seis especies latifoliadas arbóreas del interior utilizados en el estudio y que coexisten en los bosques nublados de la Meseta Central de Chiapas. El estado sucesional, permanencia de las hojas, altura máxima (m) y tolerancias, Sm = sombra y Sq = sequía se basan en árboles adultos (González-Espinosa *et al.* 2006). Además, se presentan (media  $\pm$  1 e.e.) los datos del tamaño de la semilla (g,  $n = 30$ ) y categoría de amenaza según la Lista Roja de árboles de bosques nublado de México (González-Espinosa *et al.* 2011).

Familia	Nombre científico	Estado sucesional	Estacionalidad	Altura máxima	Tolerancia		Tam.de semilla <sup>1</sup>	Categoría Lista roja <sup>2</sup>
					Sm	Sq		
Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> H.B.K. ssp. <i>arguta</i> (Schldl.) Furlow	Temprana	Caducifolia	12 - 20	No	No	0.00 $\pm$ 0.00	Interés menor
Cornaceae	<i>Cornus disciflora</i> Sessé & Mociño ex DC.	Intermedia	Caducifolia	15 - 20	Sí	No	0.71 $\pm$ 0.02	Vulnerable (VU B1ab)
Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> Hartweg ex Bentham	Temprana	Perenifolia	10 - 15	Sí	No	0.10 $\pm$ 0.01	Vulnerable (VU A4c)
Rosaceae	<i>Prunus lundelliana</i> Standley	Tardía	Caducifolia	15 - 18	Sí	No	0.37 $\pm$ 0.01	En peligro (EN B2ab)
Salicaceae	<i>Olmediella betschleriana</i> (Goepfert) Loesener	Intermedia	Perenifolia	15 - 18	Sí	No	0.11 $\pm$ 0.00	En peligro (EN A4c)
Styracaceae	<i>Styrax magnus</i> Lundell	Tardía	Perenifolia	16 - 20	Sí	No	1.12 $\pm$ 0.03	En peligro (EN B2ab)

Se obtuvieron mediante ocho sensores HOBO™ registros de temperatura y humedad ambiental en cada uno de los tratamientos de luz y los datos se almacenaron en sus correspondientes *data loggers*. La radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fue registrada diariamente a las 12 am durante los tres meses del experimento con un ceptómetro (Delta-T Devices Ltd.).

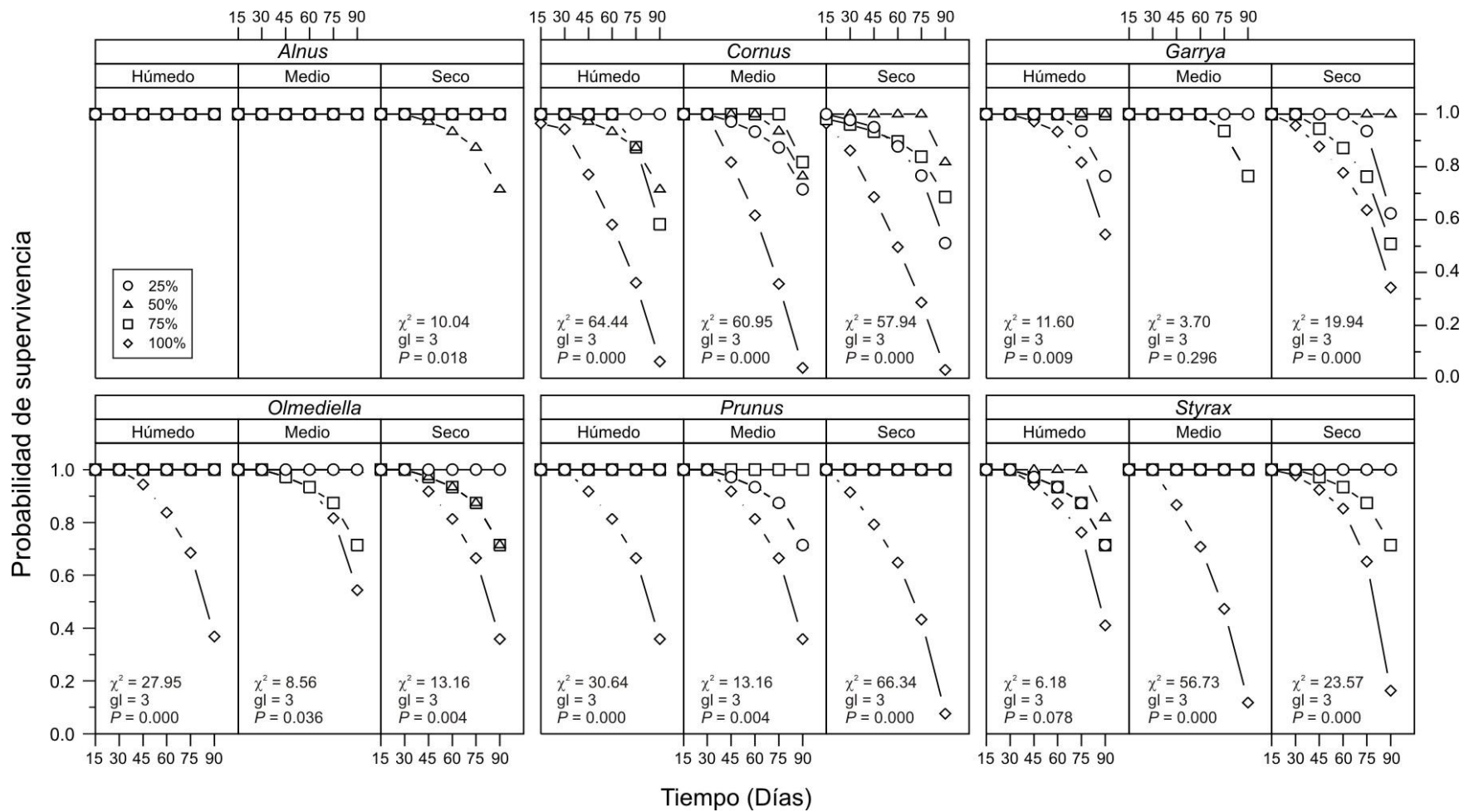
*Desempeño de las plántulas.* Cada dos semanas registramos la supervivencia y el crecimiento (excepto la biomasa) de las plántulas a través de tres formas: (1) la altura al ápice; (2) el diámetro a la base del tallo y (3) el incremento en peso seco. Además, contamos el número de hojas de las 720 plántulas y calculamos la superficie foliar basada en las tres hojas más grandes. A partir de estas mediciones calculamos la tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa) y en diámetro (TRCd) como  $\text{TRC} = [\ln(\text{medida final}) - \ln(\text{medida inicial})] / \text{tiempo}$ . También se estimó un índice de respuesta integrado [(IRI) = % supervivencia  $\times$  TRCA  $\times$  TRCD] para cada especie (De Steven 1991). Al inicio del experimento obtuvimos la biomasa seca de diez individuos de cada una de las seis especies y al final cosechamos cuatro individuos por especie de cada uno de los 12 tratamientos, los cuales secamos en un horno a 70° C durante 48 horas. Con los datos iniciales y finales en peso seco obtuvimos la tasa relativa de crecimiento en biomasa total (TRCb).

*Análisis de los datos.* La supervivencia se analizó mediante tablas de vida (Wilcoxon-Gehan; Fox 2001) y regresiones semi-paramétricas de Cox (Muenchow 1986). Estas últimas permiten evaluar el efecto de distintas covariables y su interacción en el mismo modelo. Para estos análisis utilizamos SPSS v. 11.0. Las medidas de crecimiento se analizaron en el ambiente estadístico "R" mediante un ANOVA para cada una de las seis especies de plántulas con dos criterios de clasificación: luz y agua como factores fijos. Finalmente, exploramos las correlaciones existentes entre la supervivencia y el crecimiento de las especies en ambientes de luz contrastantes (25 y 100%) en cada nivel de humedad.

## RESULTADOS

*Supervivencia.* Los resultados del análisis de Cox mostraron que la supervivencia depende del nivel de luz y no del agua. La luz afectó la supervivencia de cinco de las seis especies estudiadas: *Cornus* ( $\chi^2 = 116.30$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.001$ ), *Garrya* ( $\chi^2 = 10.88$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0.012$ ), *Olmediella* ( $\chi^2 = 20.89$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.001$ ), *Prunus* ( $\chi^2 = 44.82$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.001$ ), *Styrax* ( $\chi^2 = 50.09$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.001$ ) y *Alnus* ( $\chi^2 = 1.01$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0.800$ ). La supervivencia fue relativamente alta para todas las especies en los distintos tratamientos. De los 720 individuos que se incluyeron en el estudio murió cerca del 13%. En el tratamiento seco y completamente expuesto se presentó la mayor mortalidad para todas las especies (65 de las 120 plántulas), con excepción de *Alnus* (un individuo muerto). En los tratamientos de menor estrés la mortalidad fue baja y gradual (Fig. 1). Las tres especies con menor supervivencia fueron *Cornus* (32 muertos), *Styrax* (20 muertos) y *Prunus* (15 muertos). *Garrya* y *Olmediella* tuvieron supervivencia intermedia.

*Crecimiento.* En el análisis por especie (Cuadro 2), el factor luz tuvo influencia en la TRCa de las seis especies. *Alnus*, *Cornus*, *Garrya* y *Styrax* casi triplicaron su valor en el tratamiento de luz baja (25%) respecto al tratamiento abierto (100%). *Olmediella* y *Prunus* aumentaron su altura en un 60% (Fig. 2). Sólo en *Alnus* el factor agua y la interacción luz  $\times$  agua fueron significativos (Cuadro 2). Dentro de cada especie la TRC en diámetro fue similar entre los tratamientos de luz. Sólo *Alnus* y *Garrya* duplicaron su valor en luz baja (25%) respecto a la completa exposición y tratamiento de 75%, respectivamente. *Prunus* mostró una respuesta inversa, el grosor del tallo fue mayor en plena luz. *Cornus*, *Olmediella* y *Styrax* no mostraron diferencias entre tratamientos de luz para esta variable (Cuadro 3). El factor común de mayor influencia en la acumulación de materia seca para todas las especies fue la luz (Cuadro 2). El peso seco de *Alnus*, *Cornus*, *Prunus* y *Styrax* al menos se duplicó en el tratamiento de luz baja con respecto a las



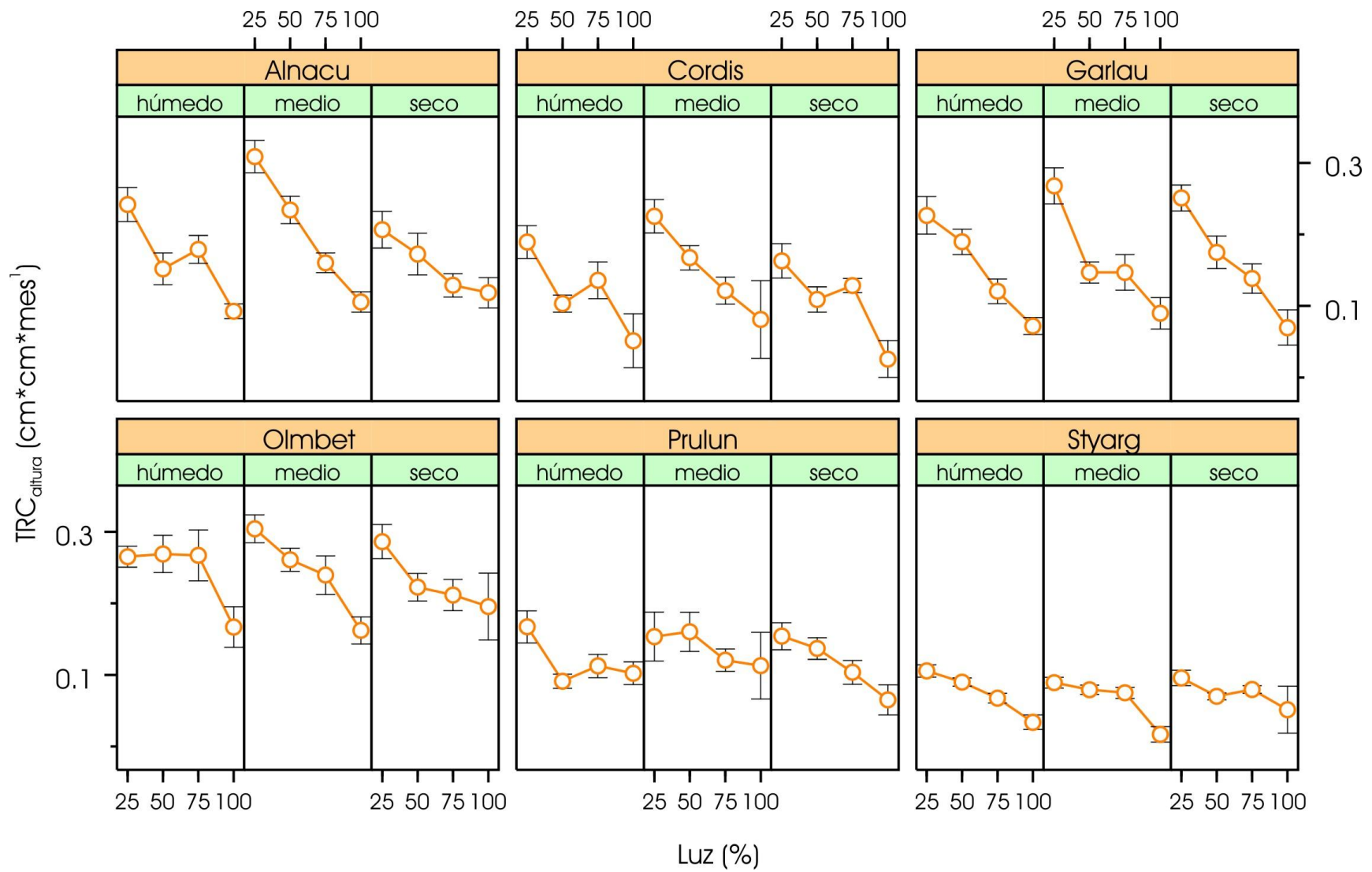
**Figura 1.** Proporción de supervivencia acumulada a través del tiempo para cada especie y combinaciones de luz y agua evaluadas. Para cada especie y nivel de humedad se muestran los valores de  $\chi^2$  resultantes del análisis de tabla de vida que compara las curvas para los diferentes niveles de luz.

**Cuadro 2.** Resultados de análisis de varianza para cada especie en cuanto al crecimiento en altura (TRCa, cm  $\cdot$  cm  $\text{mes}^{-1}$ ), diámetro de la base del tallo (TRCd, cm  $\cdot$  cm  $\text{mes}^{-1}$ ) y biomasa (TRCb, g  $\cdot$  g  $\text{mes}^{-1}$ ) en plántulas sometidas a un diferentes niveles de de luz y agua artificial.

Especie	FV	TRCa				TRCd			TRCb		
		g.l.	SC	F	p	SC	F	p	SC	F	p
<i>Alnus</i>	Luz	3	0.11	27.67	0.000	0.06	16.76	0.000	0.24	13.86	0.000
	Agua	2	0.02	5.60	0.005	0.01	2.03	0.137	0.06	3.77	0.033
	Luz $\times$ Agua	6	0.01	2.48	0.028	0.00	0.65	0.692	0.02	1.10	0.379
<i>Cornus</i>	Luz	3	0.04	11.46	0.000	0.00	0.33	0.801	0.21	5.67	0.003
	Agua	2	0.01	2.49	0.091	0.01	1.15	0.250	0.02	0.52	0.599
	Luz $\times$ Agua	6	0.00	0.55	0.769	0.01	1.64	0.149	0.05	1.34	0.268
<i>Garrya</i>	Luz	3	0.13	32.23	0.000	0.04	6.52	0.000	0.21	6.79	0.001
	Agua	2	0.00	0.25	0.780	0.01	0.99	0.375	0.00	0.15	0.860
	Luz $\times$ Agua	6	0.00	0.86	0.527	0.00	0.49	0.813	0.08	2.64	0.032
<i>Olmediella</i>	Luz	3	0.05	9.03	0.000	0.00	1.68	0.176	0.16	5.02	0.005
	Agua	2	0.00	0.33	0.717	0.00	0.73	0.485	0.02	0.59	0.562
	Luz $\times$ Agua	6	0.01	0.94	0.468	0.00	0.62	0.714	0.04	1.27	0.298
<i>Prunus</i>	Luz	3	0.02	3.93	0.011	0.01	2.49	0.066	0.11	8.02	0.000
	Agua	2	0.00	0.92	0.402	0.01	2.74	0.070	0.00	0.28	0.757
	Luz $\times$ Agua	6	0.00	0.84	0.544	0.00	0.79	0.581	0.04	3.07	0.015
<i>Styrax</i>	Luz	3	0.01	18.12	0.000	0.00	1.68	0.178	0.21	15.88	0.000
	Agua	2	0.00	1.31	0.275	0.01	2.29	0.108	0.06	4.51	0.018
	Luz $\times$ Agua	6	0.00	1.09	0.374	0.00	1.01	0.423	0.02	1.83	0.122

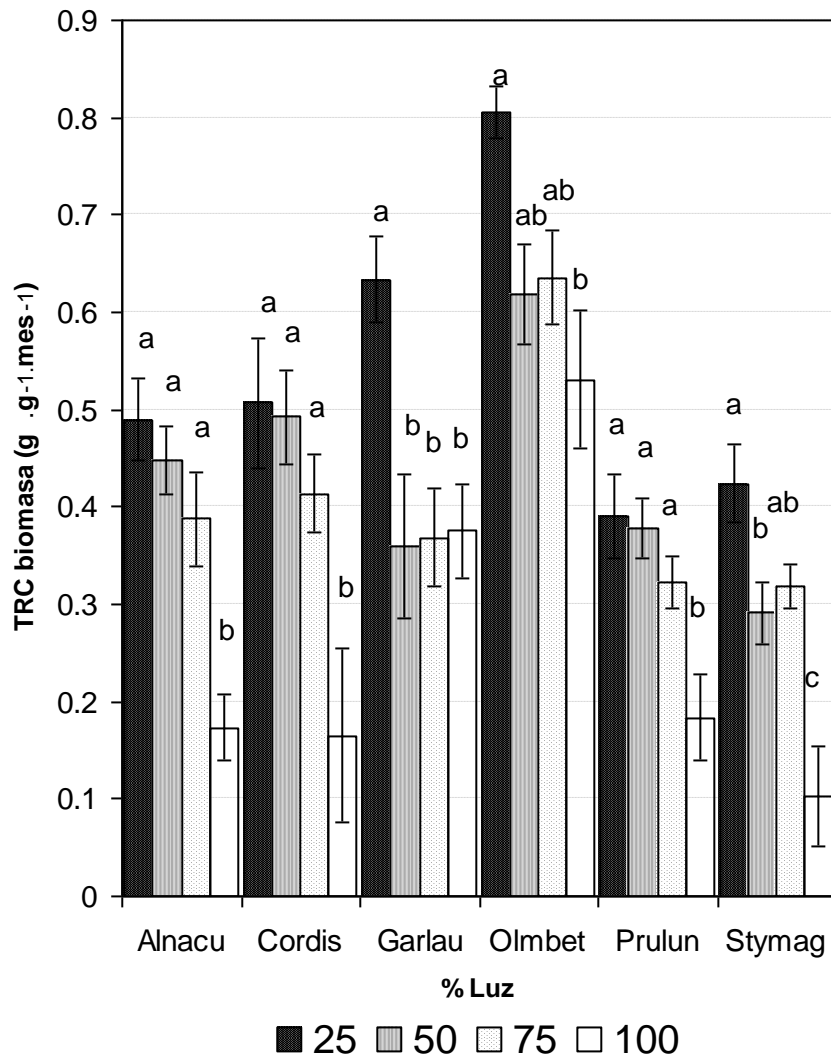
**Cuadro 3.** Valores promedio ( $\pm 1$  e.e.) de la tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa,  $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ), en diámetro de la base del tallo (TRCd,  $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ), incremento en altura (INCa), en diámetro (INCd), en número de hojas (INCh), superficie foliar ( $\text{cm}^2$ ), y el índice de respuesta integrado (IRI, ver Métodos). Dentro de cada especie y variable la misma letra indica que no hubo diferencias significativas con  $P < 0.05$ .

Especie	n	Luz (%)	TRCa	TRCd	INCa	INCd	INCh	Superficie foliar	IRI
<i>Alnus</i>	30	100	0.11 $\pm$ 0.01 a	0.11 $\pm$ 0.01 a	6.28 $\pm$ 0.60 a	0.11 $\pm$ 0.01 a	21.0 $\pm$ 1.9 a	13.2 $\pm$ 0.70 a	1.14
	30	75	0.16 $\pm$ 0.01ab	0.16 $\pm$ 0.01 b	9.57 $\pm$ 0.74ab	0.19 $\pm$ 0.02 b	32.6 $\pm$ 2.3 b	29.9 $\pm$ 2.32 b	2.58
	29	50	0.19 $\pm$ 0.01 b	0.20 $\pm$ 0.01 bc	11.08 $\pm$ 1.00 b	0.22 $\pm$ 0.02 b	36.7 $\pm$ 3.2 b	28.2 $\pm$ 1.57 b	3.62
	30	25	0.25 $\pm$ 0.02 c	0.20 $\pm$ 0.01 c	17.55 $\pm$ 1.22 c	0.23 $\pm$ 0.01 b	39.2 $\pm$ 2.6 b	40.3 $\pm$ 1.62 c	5.28
<i>Cornus</i>	7	100	0.05 $\pm$ 0.02 a	0.08 $\pm$ 0.03 a	0.93 $\pm$ 0.37 a	0.03 $\pm$ 0.01 a	4.2 $\pm$ 1.1 a	2.4 $\pm$ 0.35 a	0.08
	26	75	0.13 $\pm$ 0.01 a	0.09 $\pm$ 0.01 a	2.46 $\pm$ 0.20 a	0.04 $\pm$ 0.01 a	5.8 $\pm$ 0.7 a	4.2 $\pm$ 0.41 a	0.99
	27	50	0.13 $\pm$ 0.01 a	0.07 $\pm$ 0.01 a	2.63 $\pm$ 0.25 a	0.04 $\pm$ 0.01 a	6.9 $\pm$ 0.8 a	5.6 $\pm$ 0.57 a	0.82
	27	25	0.19 $\pm$ 0.01 b	0.07 $\pm$ 0.01 a	4.44 $\pm$ 0.47 b	0.04 $\pm$ 0.01 a	8.5 $\pm$ 1.3 b	9.3 $\pm$ 1.39 b	1.25
<i>Garrya</i>	24	100	0.08 $\pm$ 0.01 a	0.13 $\pm$ 0.02 a	2.04 $\pm$ 0.32 a	0.06 $\pm$ 0.01ab	4.5 $\pm$ 0.6 a	5.3 $\pm$ 0.28 a	0.81
	27	75	0.13 $\pm$ 0.01 b	0.08 $\pm$ 0.01 b	4.26 $\pm$ 0.41 b	0.04 $\pm$ 0.01 a	6.2 $\pm$ 1.0ab	7.0 $\pm$ 0.64ab	0.92
	30	50	0.17 $\pm$ 0.01 b	0.11 $\pm$ 0.01ab	5.79 $\pm$ 0.47 b	0.06 $\pm$ 0.01ab	8.2 $\pm$ 0.7ab	10.3 $\pm$ 1.49bc	1.94
<i>Olmediella</i>	22	100	0.17 $\pm$ 0.02 a	0.11 $\pm$ 0.01 a	3.19 $\pm$ 0.30 a	0.07 $\pm$ 0.01 a	4.2 $\pm$ 0.4 a	5.0 $\pm$ 0.66 a	1.43
	28	75	0.24 $\pm$ 0.02 b	0.11 $\pm$ 0.01 a	4.68 $\pm$ 0.36 b	0.07 $\pm$ 0.01 a	4.3 $\pm$ 0.3 a	7.8 $\pm$ 0.56ab	2.49
	29	50	0.25 $\pm$ 0.01 b	0.13 $\pm$ 0.01 a	5.00 $\pm$ 0.27 b	0.08 $\pm$ 0.01 a	4.8 $\pm$ 0.4 a	8.9 $\pm$ 0.67 b	3.11
	30	25	0.29 $\pm$ 0.01 b	0.14 $\pm$ 0.01 a	6.53 $\pm$ 0.26 c	0.09 $\pm$ 0.01 a	6.1 $\pm$ 0.4 b	11.7 $\pm$ 1.06 c	3.91
<i>Prunus</i>	17	100	0.10 $\pm$ 0.02 a	0.12 $\pm$ 0.02 a	3.91 $\pm$ 0.70 a	0.07 $\pm$ 0.01 a	2.1 $\pm$ 0.5 a	4.2 $\pm$ 0.91 a	0.70
	30	75	0.11 $\pm$ 0.01 a	0.07 $\pm$ 0.01 b	5.28 $\pm$ 0.46 a	0.04 $\pm$ 0.01 a	6.3 $\pm$ 0.6 b	7.9 $\pm$ 0.64 b	0.73
	29	50	0.13 $\pm$ 0.01 a	0.08 $\pm$ 0.01 b	6.03 $\pm$ 0.63 a	0.05 $\pm$ 0.01 a	6.3 $\pm$ 0.6 b	7.5 $\pm$ 0.73 b	1.02
	29	25	0.16 $\pm$ 0.01 b	0.09 $\pm$ 0.01 b	8.65 $\pm$ 0.88 b	0.06 $\pm$ 0.01 a	7.2 $\pm$ 0.8 b	8.6 $\pm$ 0.67 b	1.35
<i>Styrax</i>	15	100	0.03 $\pm$ 0.01 a	0.08 $\pm$ 0.02 a	1.60 $\pm$ 0.48 a	0.06 $\pm$ 0.01 a	4.4 $\pm$ 0.7 a	7.7 $\pm$ 0.91 a	0.11
	28	75	0.07 $\pm$ 0.00 b	0.06 $\pm$ 0.01 a	3.55 $\pm$ 0.23 b	0.05 $\pm$ 0.01 a	3.3 $\pm$ 0.4 a	11.2 $\pm$ 0.89 b	0.43
	29	50	0.08 $\pm$ 0.00 b	0.06 $\pm$ 0.01 a	3.71 $\pm$ 0.18bc	0.05 $\pm$ 0.01 a	3.9 $\pm$ 0.3 a	11.2 $\pm$ 0.75 b	0.45
	29	25	0.10 $\pm$ 0.01 c	0.09 $\pm$ 0.01 a	4.69 $\pm$ 0.26bc	0.07 $\pm$ 0.01 a	3.5 $\pm$ 0.3 a	12.5 $\pm$ 1.02 b	0.79



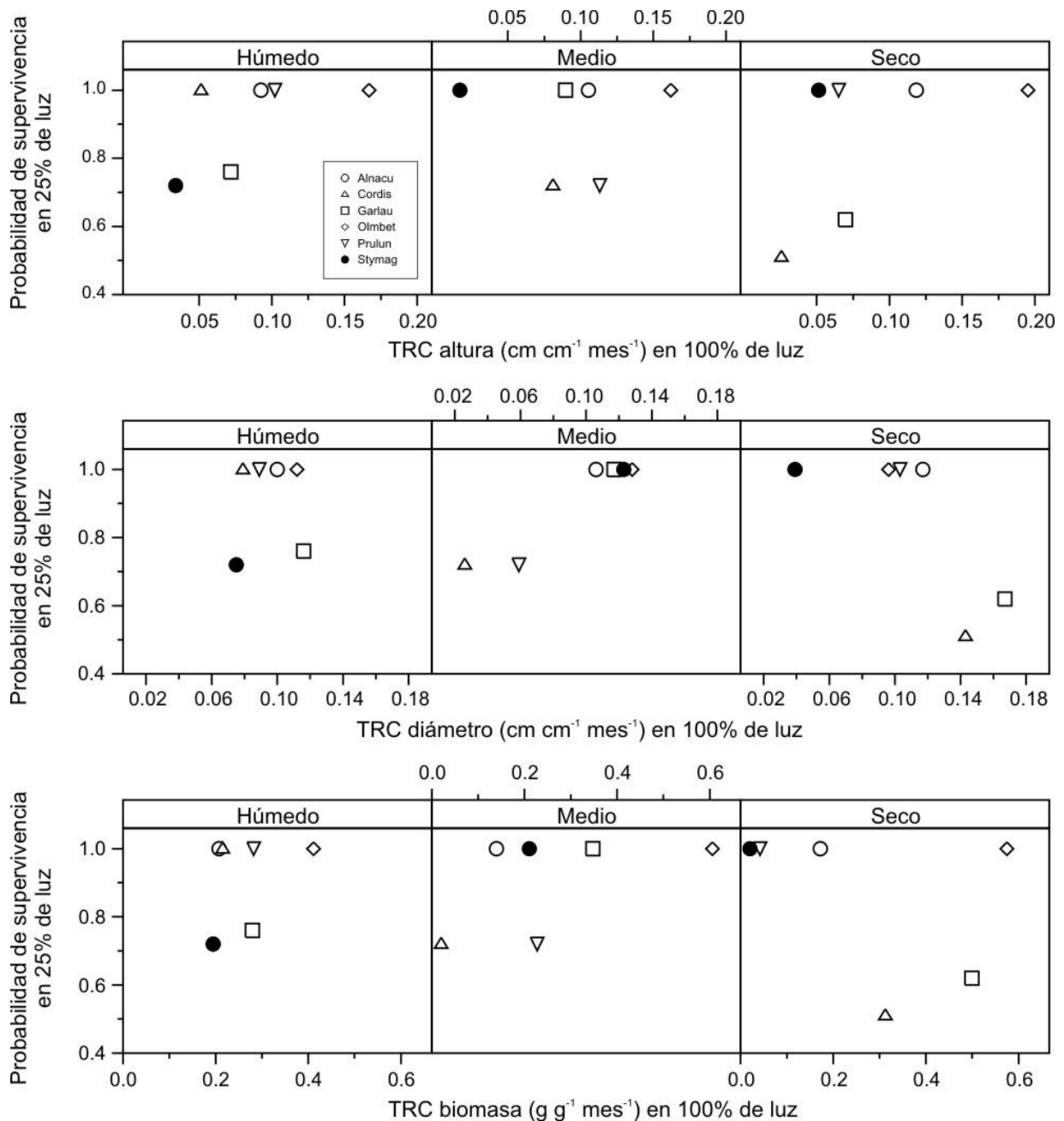
**Figura 2.** Crecimiento (media  $\pm$  1 e.e) en altura (TRCa) después de tres meses para las seis especies de plántulas sometidas a un gradiente de luz (4 niveles) y agua (3 niveles) artificial.

condiciones abiertas (Fig. 3). *Alnus* y *Styrax* mostraron un efecto significativo del agua; la interacción luz × agua fue significativa para *Garrya* y *Prunus* en cuanto a la acumulación de biomasa. La superficie foliar, el incremento en número de hojas (INCh) y el índice de respuesta integrado (IRI) de las seis especies fueron significativamente mayores en el tratamiento de 25% de luz respecto al de 100% (Cuadro 3).

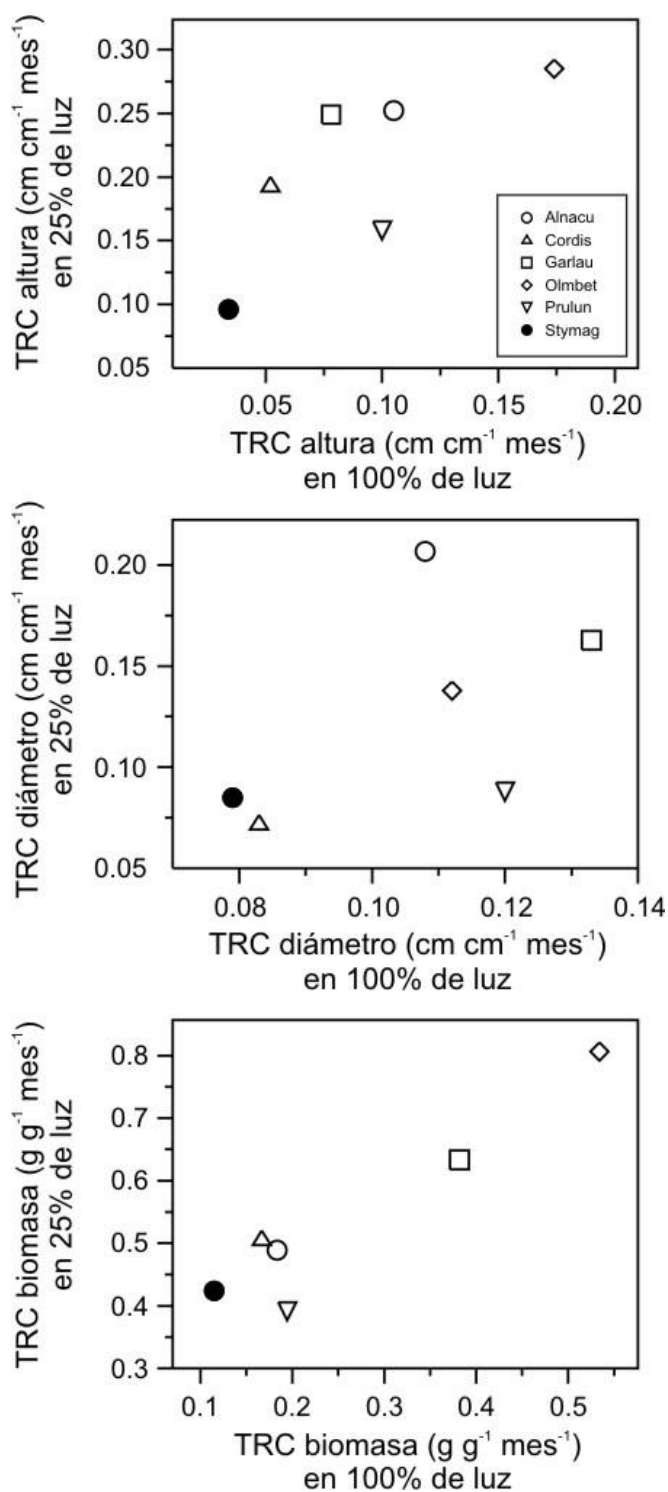


**Figura 3.** Crecimiento (media ± 1 e.e) en biomasa (TRCb) de seis especies de plántulas en los tratamientos de luz. Las letras indican diferencias entre tratamientos dentro de cada especie. Nombres completos de las especies aparecen en Cuadro 1.

*Trueques entre supervivencia y crecimiento.* La supervivencia de las plántulas en 25% de luz no mostró correlación con la TRCa ni con la TRCb en luz alta a lo largo del gradiente de humedad en el suelo (Fig. 4a,c). Hubo una correlación negativa entre el crecimiento en diámetro en luz alta con la supervivencia en luz baja en condiciones de mínima humedad (Fig. 4b). Detectamos correlaciones positivas en TRCa, TRCd y TRCb en ambientes de luz contrastantes (25 y 100%), independientemente del nivel de humedad (Fig. 5). Es decir, el crecimiento de las seis especies en estos tres parámetros fue más rápido en condiciones de luz baja. El crecimiento en altura alcanzado en luz 25% respecto de luz 100% fue tres veces mayor para *Styrax*, *Cornus* y *Garrya*, 60% mayor en *Olmediella* y *Prunus* y 50% mayor en *Alnus* (Fig. 5a). Las diferencias detectadas en el crecimiento en el diámetro entre luz alta y luz baja fueron mayores para *Alnus*, *Olmediella* y *Garrya* (Fig. 5b). *Garrya* y *Olmediella* tuvieron el mayor crecimiento en la biomasa total tanto en luz baja (25%) como en alta (100%), y *Styrax* creció cuatro veces más en el nivel de 25% de luz (Fig. 5c).



**Figura 4.** Correlaciones entre la probabilidad de supervivencia en luz baja (25%) con el crecimiento en luz alta (100%) para cada nivel de humedad en el suelo de seis especies de plántulas. (a) TRC en altura en suelo húmedo ( $R = 0.577$ , g.l. = 6,  $p < 0.10$ ), medio ( $R = -0.038$ , g.l. = 6,  $p < 0.45$ ) y seco ( $R = 0.536$ , g.l. = 6,  $p < 0.10$ ). (b) TRC en diámetro, en suelo húmedo, medio y seco ( $R = -0.015$ ,  $p < 0.10$ ,  $R = 0.951$ ,  $p = 0.01$ ,  $R = -0.778$ ,  $p < 0.03$ , respectivamente). (c) TRC en biomasa en húmedo ( $R = 0.268$ , g.l. = 6,  $p = 0.24$ ), medio ( $R = 0.518$ , g.l. = 6,  $p < 0.10$ ) y seco ( $R = -0.451$ , g.l. = 6,  $p < 0.21$ ). Nombres completos de las especies aparecen en Cuadro 1.



**Figura 5.** Correlación del crecimiento en biomasa de seis especies de plántulas en ambientes lumínicos contrastantes (25 y 100%) independiente del factor agua. (a) La TRC en altura ( $R = 0.750$ , g.l. = 6,  $p < 0.03$ ). (b) La TRC en diámetro ( $R = 0.774$ , g.l. = 6,  $p < 0.03$ ) y (c) La TRC en biomasa ( $R = 0.951$ , g.l. = 6,  $p < 0.01$ ). Nombres completos de las especies aparecen en Cuadro 1.

## DISCUSIÓN

Las especies estudiadas pertenecen a diferentes familias y aparecen frecuentemente en los bosques nublados neotropicales. Esperamos una considerable variación en las respuestas de supervivencia y crecimiento a los tratamientos experimentales de luz y agua.

*Respuesta de las plántulas a la luz y el agua.* Las plántulas sometidas a mayor estrés (luz completa y menor humedad) tuvieron mayores tasas de mortalidad y esta fue más severa que aquellas expuestas a condiciones más favorables. La supervivencia de las seis especies fue apenas afectada por las condiciones de humedad del experimento (Cuadro 2 y Fig. 1). Es decir, parece que las especies estudiadas, representativas de las comunidades forestales del bosque nublado, están adaptadas al régimen de humedad evaluado y pueden sobrevivir a estaciones secas y (o) micrositos expuestos durante su primera etapa del establecimiento. No obstante, el desempeño de las especies puede variar a lo largo de su desarrollo ontogenético (Baraloto 2005, Poorter *et al.* 2005). Nuestros datos indican que las especies ensayadas muestran una elevada probabilidad de supervivencia en condiciones de luz baja (Fig. 1). Es decir, la luz a estos niveles no es un factor limitante, y la coexistencia en este rango implica una respuesta diferencial a otros factores abióticos tales como el agua o los efectos de perturbaciones y competencia interespecífica (Sipe y Bazzaz 1995; Brokaw y Busing 2000; Lin *et al.* 2002). *Alnus*, *Garrya* y *Olmediella* tienen un nicho potencial amplio definido por los gradientes de luz y agua. Esta adaptación es frecuente en las especies de bosques templados y tropicales (Wright *et al.* 1992; Engelbrecht y Kursar 2003; Sack *et al.* 2003), y representan una ventaja para la colonización de sitios secos del interior del bosque (Sack 2004).

Existe una marcada variación del desempeño de las especies a lo largo del gradiente de luz pero no del agua. Sack y Grubb (2002) tampoco encontraron efectos significativos del riego en la biomasa de plántulas de especies leñosas. En cambio, otros estudios muestran que el crecimiento puede estar influido por el agua, y afectar la densidad, distribución de las especies y la estructura del rodal (Turner 1991; Denslow *et al.* 1998;

Delissio y Primack 2003; Engelbrecht y Kursar 2003; Sack 2004; Bunker y Carson 2005; Ashton *et al.* 2006). Incluso algunas especies pueden beneficiarse del incremento en la duración y severidad de la estación seca (Bunker y Carson 2005). Los resultados de este estudio apoyan parcialmente la segunda hipótesis. Esta variación está relacionada, en parte, con las características de los hábitats donde las especies en estado adulto son observadas. Así, *Alnus* y *Garrya* se desempeñan mejor en condiciones de luz elevada y *Prunus* y *Styrax* en condiciones de sombra. Sin embargo, las plántulas de *Olmediella* y *Cornus*, catalogadas como intermedias en la sucesión, no se asocian a los valores intermedios de luminosidad.

Los atributos que determinan la variación entre las especies son la altura y la biomasa total más que el diámetro del tallo, siendo mejor el desempeño en 25% de luz. La superficie foliar de las especies es dos y hasta cuatro veces menor en condiciones abiertas, similar a lo reportado en otros estudios (Parkhurst y Loucks 1972; Orians y Solbrig 1977; Givnish 1988; Box 1996), los cuales mencionan un menor tamaño de las hojas en ambientes secos y abiertos. Los valores más altos del índice de respuesta integrado (IRI) muestra a las especies con mayor potencial para tolerar condiciones adversas (De Steven 1991; Quintana-Ascencio *et al.* 2004).

*Conflictos o trueques.* No encontramos un indicador de trueques o conflictos en cuanto a la respuesta en supervivencia y las variables de crecimiento de las especies expuestas a gradientes experimentales extremos, como han propuesto algunos autores (Pacala *et al.* 1994; Kobe *et al.* 1995, Kobe y Coates 1997; Wright *et al.* 1993). La única evidencia aparece entre la supervivencia en luz baja y el diámetro en luz alta, lo cual puede indicar que sólo la combinación de condiciones abiertas y secas (insolación y sequía) generan ambientes extremos donde las especies tienden a mostrar la existencia de un conflicto o trueque. La falta de alguna señal sobre trueques en el desempeño desafía la variación en tolerancia a la sombra y sequía de las especies (Sack 2004). Sin embargo, un patrón similar se menciona en un experimento de campo en ambientes tropicales (Dalling *et al.* 2004) donde encuentran que el desempeño de las especies es independiente de las

condiciones lumínicas. Otros autores (Bloor 2001; Bloor y Grubb 2003) tampoco han encontrado evidencia de trueques. Engelbrecht y Kursar (2003) identifican tres grupos de especies en las cuales el efecto de la sequía sobre la supervivencia y el crecimiento fue continuo. Sugieren que las especies que estudiaron no pueden ser claramente separadas unas de otras ya que responden a diferentes combinaciones de características. Estos resultados contrastan con estudios previos (Lin et al. 2002; Quintana-Ascencio *et al.* 2004; Villar *et al.* 2004; Baraloto 2005). Suponemos que la existencia de este trueque puede diluirse debido a las condiciones controladas en que fue realizado el experimento, al tratamiento de luz baja (25%) que no representa un ambiente extremadamente umbroso.

Por otro lado, es importante señalar que relaciones positivas entre el crecimiento de las especies en luz alta y baja, tanto en altura, diámetro como en biomasa también han sido previamente documentadas en estudios con plántulas (Latham 1992; Ellison *et al.* 1993; Kitajima 1994; Poorter 1999; Bloor 2003; Bloor y Grubb 2003).

Las tres formas de crecimiento observadas en ambientes contrastantes ofrecen nuevos elementos para sugerir que pertenecen a dos grupos de especies. Por un lado, *Cornus*, *Prunus* y *Styrax* y por el otro, *Alnus*, *Garrya* y *Olmediella*. Tanto en altura como en diámetro el acomodo de las especies es similar al estado sucesional que se les ha asignado previamente (Ramírez-Marcial *et al.* 2005, 2008). Con base en los resultados obtenidos es posible señalar que *Alnus* muestra atributos de las especies tempranas al presentar alta tasa de crecimiento (altura y diámetro), madera blanda y ligera, hojas delgadas y con alta tasa de renovación, características en las que varios autores coinciden (Coley *et al.* 1985; Sobrado 1991; Kitajima 1994; Veenendaal *et al.* 1996; Lin *et al.* 2002; Peña-Claros 2003; Slik 2005). En cambio, crecimiento más lento y maderas duras son propios del grupo de especies tardías (Poorter 1999; Kennedy 2000; Slik 2005) como para este estudio son: *Prunus*, *Styrax* o *Cornus*.

*Implicaciones para la restauración.* Generalmente, cuando se propone acelerar el proceso sucesional de áreas abandonadas nos enfrentamos a la escasa información sobre la tolerancia a la sombra de las especies de árboles nativos. Tanto para el cultivo de plantas

en vivero como para la recuperación asistida, es preciso conocer los requerimientos que condicionan las tasas de crecimiento y la capacidad de resistencia (a sequía, insolación, herbivoría, fertilidad de suelo, etc.) de los árboles y arbustos en su fase inicial y más crítica, la plántula (Villar 2004). Algunas evidencias indican que la dicotomía “tolerantes a la sombra y pioneras” esta lejos de ser simplista y es útil (Poorter *et al.* 2005). Sin embargo, no todas las especies tolerantes a la sombra pertenecen a un grupo funcional homogéneo en términos de supervivencia y crecimiento (Brzeziecki y Kienast 1994; Bloor 2001; Montgomery y Chazdon 2002; Bloor y Grubb 2003). La dicotomía frecuentemente falla para explicar adecuadamente la riqueza de los patrones sucesionales de los bosques. Las especies pioneras son usualmente muy similares y en el caso de las tardías hay una considerable diversidad durante la fase de su establecimiento (Blakesley *et al.* 2002; Brzeziecki y Kienast 1994; Poorter *et al.* 2005).

En conclusión, la luz influye en el crecimiento y supervivencia de las plántulas de las especies estudiadas, pero el agua muy poco. No encontramos evidencia de un trueque o conflicto entre ambos procesos en condiciones contrastantes. Durante el estadio de plántula, las seis especies de latifoliadas estudiadas pueden clasificarse en dos grupos. El primero corresponde a las especies tardías (*Cornus*, *Purnus* y *Styrax*) y, el segundo lo integran *Alnus*, *Garrya* y *Olmediella*, cuyas tasas de crecimiento son mayores y se esperaba soporten condiciones de mayor perturbación. Sorprendentemente, el desempeño de *Olmediella* fue mayor al resto de las especies estudiadas y puede considerársele con potencial para recuperar áreas abandonadas, no obstante que es ampliamente reconocida como una especie con problemas severos de conservación (por ej. González-Espinosa *et al.* 2011).

## LITERATURA CITADA

- Acosta S. 2004. Afinidades de la flora genérica de algunos bosques mesófilos de montaña del nordeste, centro y sur de México: un enfoque fenético. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Botánica* 75: 61-72
- Ashton M. S., Singhakumara B.M.P. y Gamage H.K. 2006. Interaction between light and drought affect performance of Asian tropical tree species that have differing topographic affinities. *Forest Ecology and Management* 221: 42-51.
- Baraloto C., Goldberg D.E. y Bonal D. 2005. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* 86: 2461-2472
- Blakesley D., Hardwick K. y Elliott S. 2002. Research needs for restoring tropical forests in Southeast Asia for wildlife conservation: framework species selection and seed propagation. *New Forests* 24: 165-174.
- Bloor J.M.G. 2001. Effects of light on the performance of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings. PhD Thesis, University of Cambridge, Cambridge.
- Bloor J.M.G. 2003. Light responses of shade-tolerant tropical tree species in north-east Queensland: a comparison of forest- and shadehouse grown seedlings. *Journal of Tropical Ecology*. 19:163-170.
- Bloor J. M. G. y Grubb P.J. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology* 91: 77-85.
- Bloor J. M. G. y Grubb P.J. 2004. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional Ecology* 18: 337-348.
- Breedlove D. E. 1981. *Flora of Chiapas. Part 1: Introduction to the Flora of Chiapas.* California Academy of Sciences, San Francisco. 35 pp.
- Brokaw N. y Busing R. T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Tree* 15: 183-188
- Brzeziecki, B. y Kienast F. 1994. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management* 69: 167-187.

- Box E. O. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*. 7: 309-320.
- Bunker D.E. y Carson W.P. 2005. Drought stress and tropical forest woody seedlings: effect on community structure and composition. *Journal of Ecology* 93: 794-806.
- Camacho-Cruz, A., González-Espinosa M., Wolf J.H.D. y de Jong B.H.J. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 78:1309–1318.
- Canham C. D., Finzi A.C., Pacala S.W y Burbank D.H.1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: Interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24:337-349.
- Canham C.D., Kobe R.K., Latty E.F y Chazdon R.L. 1999. Interspecific and intraspecific variation in tree seedlings survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia* 121: 1-11
- Cayuela Delgado, L., Rey Benayas, J.M. y Echeverría, C. 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975-2000). *Forest Ecology and Management* 226: 208- 218
- Coley P.D, Bryant J.P., Chapin F.S. III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899
- Dalling J. W., Lovelock C.E. y Hubbell S.P. 1999. Growth responses of seedlings of two neotropical pioneer species to simulated forest gaps environments. *Journal of Tropical Ecology* 15: 827-839
- Dalling J. W., Winter K. y Hubbell S.P. 2004. Variation in growth responses of neotropical pionners to simulated forest gaps. *Functional Ecology* 18: 725-736
- Delissio L.J. y Primack R.B. 2003. The impact of drought on the population dynamics of canopy-tree seedlings in an aseasonal Malaysian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 19: 489-500
- Denslow J.S., Ellison A.M. y Sanford R.E. 1998. Treefall gap size effects on above- and below ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology* 86: 597-609.

- De Steven D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72: 1076-1088
- Ellison A.M., Denslow J.S., Loiselle, B. A. y Brenes D.M. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74: 1733-1749
- Engelbrecht B.M.J. y Kursar T.A. 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* 136: 383-393.
- Fox G. A. 2001. Failure-time analysis: emergence, flowering, survivorship, and others waiting times. En: Scheiner S.M y Gurevitch J. (Eds.). *Design and analysis of Ecological Experiments*. Chapman and Hall, New York pp. 253-289.
- Fynn R. W.S., Morris C. D. y Kirkman K.P. 2005. Plant strategies and trait trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. *Journal of Ecology* 93: 384-394
- Galindo Jaimes L., González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P. F y García-Barrios L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus spp.* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162: 259-272
- García, E. 1987. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Givnish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*. 15: 63-92
- González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P.F., Ramírez-Marcial N. y Gaytán-Guzmán P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests of the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2:351-360.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Quintana-Ascencio P.F. y Martínez-Icó M. 1995. La utilización de encinos y la conservación de la biodiversidad en Los Altos de Chiapas. *Reporte Científico, Universidad Autónoma de Nuevo León, Número Especial* 15: 183-197.
- González-Espinosa M., Ochoa-Gaona S., Ramírez-Marcial N. y Quintana-Ascencio P.F. 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. En: Parra-Vázquez M.R. y

- Díaz-Hernández B.M. (eds.). Los Altos de Chiapas. Agricultura y crisis rural. Tomo I. Los recursos naturales, pp. 85-117. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A. y Rey-Benayas J. M. 2008. Restauración de bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de Chiapas, México. Páginas: 137-162 en: González-Espinosa M., Rey-Benayas J. M y Ramírez-Marcial N. (eds.). Restauración de bosques en América Latina. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas (FIRE) y Editorial Mundi- Prensa D.F., México.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Galindo-Jaimes L., Camacho-Cruz A., Duncan G., Cayuela L. y Rey-Benayas J. M. 2009. Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. Investigación ambiental 1: 40-53.
- González-Espinosa M., Meave, J. A., Lorea-Hernández F. G., Ibarra-Manríquez G. y Newton A. C. 2011. The Red List of Mexican cloud forest trees. Fauna & Flora International, Cambridge, UK.
- Grubb P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Review 52: 107-145
- Grubb J.P., Lee W.G., Kollmann J. y Bastow W.J. 1996. Interaction of irradiance and soil nutrient-supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. Journal Ecology 84: 827-840
- Guariguata, M. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in Neotropical secondary forests: management implications. Ecological Applications 10:145 - 154
- Guariguata, M y Kattan, G. 2002. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 692 p.
- Harper, J. L. 1977. The population Biology of Plants. Academic Press. New York.

- Hooper, E., Condit, R. y Legendre, P. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12, 1626-1641.
- IUCN 2000. Tropical Montane Cloud Forests. Technical Report 1-28
- Kappelle M. y A. D. Brown. 2001. Bosques nublados del neotrópico. Instituto Nacional de la Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Kappelle M. 2004. Tropical montane forests. In: Burley J., Evans J., Youngquist J. A. (eds) *Encyclopedia of forest sciences*, vol 4. Elsevier, Oxford, U.K. pp 1782-1793
- Kappelle M. 2006. Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Alemania. Vol. 185
- King, D. A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *American Journal of Botany* 81: 948-957
- Kennedy, S. E., Hale, B. J. y Hix, D. M. 2000. Defining species guilds in the Central Harwood Forest, USA. *Plant Ecology* 147, 1-19
- Kitajima K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*. 98: 419-428
- Kneil J. M. y J. M. Chase. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology letters* y: 69-80
- Kobe R. K., Pacala S. W., Silander J. A. y Canham C. D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* 5:517-532
- Kobe R. K. 1997. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos* 80:226-233
- Kobe R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187-201
- Lamb D., P.D. Erskine y J. A. Parrotta. 2005. "Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628-1632
- Latham R.E. 1992. Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resource varied experimentally. *Ecology* 73: 2129-2144

- Leakey A. D. B., Press M. C. y Scholes J. D. 1993. Patterns of dynamics irradiance affect the photosynthetic capacity and growth of dipterocarp tree seedling. *Oecologia* 135: 184-193
- Lee D. W. 1996. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology* 77: 568-580
- Lin J., Harcombe P. A., Fulton M. R. y Hall R.W. 2002. Sapling growth and survivorship as a function of light in a mesic forest of south Texas, USA. *Oecologia* 132: 428-435
- Luna I., Velázquez A. y Velásquez E. 2001. En: Kappelle M. y Brown A. D. 2001. Bosques nublados del neotrópico. Instituto Nacional de la Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, pp 183-229
- Marañón T., Camarero J.C., Díaz M., Espelta J.M., Hampe A., Jordano P., Valladares F., Verdú M. y Zamora R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Valladares F. (Ed.) Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Méndez-Dewar G. 2000. Spatial Light contrasts in gaps and disturbed forested habitats in the highlands of Chiapas, México. Tesis de Maestría en Ciencias. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Miranda F. y Sharp A. J. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31: 313-333
- Montgomery, R.A. and R. L. Chazdon. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165-174
- Muenchow G. 1986. Ecological use of failure time analysis. *Ecology* 67: 246-250
- Ochoa-Gaona S. y González-Espinosa M. 2000. Land use and deforestation in the highlands of Chiapas, México. *Applied Geography* 20:17-42
- Ochoa-Gaona, S. 2001. Traditional land-use systems and patterns of forest fragmentation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management* 27:571-586
- Orians G.H. y O. T. Solbrig 1977. Cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *American Naturalist* 111: 677-690

- Orians G.H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forests on tree species richness. *Tropical Ecology* 23: 255-279
- Pacala S.W., Canham C.D., Saponara J., Silander J.A., Kobe R.K., Ribbens E. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monograph* 66: 1-43
- Parkhurst D.F. y Loucks O. L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*. 60: 505-537
- Pearson T. R. H., Burslem D.F.R.P., Goeriz R.E. y Dalling J.W. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* 137: 456-465
- Peña-Claros M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35: 450-461.
- Poorter L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*. 13: 396-410.
- Poorter L., F. Bongers, F. J. Sterck and H. Woll. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93: 256-267
- Poorter L. y Rose S.A. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142, 378-387
- Quintana-Ascencio P.F. González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth *Quercus crispipilis* in successional forests of the highlands of Chiapas, México. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119: 6-18
- Quintana-Ascencio, P. F. y M. González-Espinosa. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas. *Acta Botánica de México* 21:43-57

- Quintana-Ascencio, P. F., N. Ramírez-Marcial, M. González-Espinosa y M. Martínez-Icó. 2004. Sapling survival and growth of conifer and broad-leaved trees in successional habitats in the highlands of Chiapas, Mexico. *Appl. Veg. Sci.* 7:81-88
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y E. García-Moya. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas. *Agrociencia* 30:249–257
- Ramírez-Marcial N., Ochoa-Gaona S. y González-Espinosa M. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 44: 59-85
- Ramírez-Marcial, N. 2001. Diversidad florística del bosque mesófilo en el Norte de Chiapas y su relación con México y Centroamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 69: 63-76.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance a tree diversity in the Montane Rain Forest in Chiapas, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 154:311-326.
- Ramírez-Marcial, N. 2003. Survival and growth of tree seedlings in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forests. *J. Veg Sci.* 14:881-890.
- Ramírez-Marcial, N., A. Camacho-Cruz y M. González-Espinosa. 2005. Potencial florístico para la restauración de bosques en Los Altos y Montañas del Norte de Chiapas. En: M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya (eds.). *Diversidad biológica de Chiapas*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Ramírez-Marcial, N., A. Camacho-Cruz, M. González-Espinosa y F. López-Barrera. 2006. Establishment, survival and growth of tree seedlings under successional Montane Oak Forests in Chiapas, México. In: M. Kappelle (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forest*. Springer, Heidelberg. Vol. 185.
- Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A. y González-Espinosa M. 2008. Clasificación de grupos funcionales vegetales para la restauración del bosque mesófilo de montaña. En: Sánchez-Velázquez L.R., J. Galindo-González y F. Díaz-Fleischer (eds.). *Ecología*,

manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México. Editorial Mundi-Prensa, México. Pp. 1-23.

Reich, P. B., M.G. Tjoelker, M. B. Walters, D.W. Vanderklen, C. Buschena. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12: 327-338

Romero-Nájera I. 2000. Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.

Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa. México, D.F. 432 p.

Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la Flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 25-44.

Sack L. y Grubb P.J. 2001. Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance? *Functional Ecology* 15: 145-154

Sack L. y Grubb P.J. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* 131: 175-785.

Sack L., Grubb P.J., y Marañón T. 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. *Plant Ecology* 168: 139-163.

Sack L. 2004. Responses of temperate woody seedlings and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos* 107: 110-127.

Sánchez-Gómez D., F. Valladares y M.A Zavala. 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* 170:795-806

Singhakumara B.M.P., H.K Gamage y M.S. Ashton. 2003. Comparative growth of four *Syzygium* species within simulated shade environments of a Sri Lankan rain forest. *Forest Ecology and Management* 174: 511-520

- Sipe T.W. y Bazzaz F.A. 1995. Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: survival and growth. *Ecology* 76: 1587-1602
- Slik J. W. F. 2005. Assessing tropical lowland forest disturbance using plant morphological and ecological attributes. *Forest Ecology and Management* 205:241-25
- Sobrado M. A. 1991. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology* 5: 608-616
- Turner, I. M. 1991. Effects of shade and fertilizer addition on the seedlings of two tropical woody pioneer species. *Tropical Ecology* 32: 24-29
- Turner, I. M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge UK.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia A., Sánchez-Coronado M. E., Rojas-Aréchiga M. y Bátis A. I. 2000. Seed ecology at the northern limit of the tropical rain forest in America. En: M. Black, K. J. Bradford y J. Vázquez-Ramos (eds.). *Seed Biology: Advances and Applications*, pp. 375-388. CAB International, Nueva York.
- Villar R., J. Ruiz-Robledo, J. L. Quero, H. Porter, F. Valladares y T. Marañón. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Veenendaal E.M., Swaine M.D., Lecha R.T., Walsh M.F., Abebrese I. K. y Owusu-Afriyie. 1996. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Functional Ecology* 10: 501-511.
- Webster G. L. 1995. The panorama of neotropical cloud forest. In: Churchil S. P., Balslev H., Forero E., Luteyn J. L. (eds) *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*. New York Botanical Garden Press, Bronx, N.Y., pp 53-77.

### **CAPÍTULO 3. Distribución de biomasa y nutrientes bajo un gradiente de luz y agua en plántulas de seis especies arbóreas de los bosques montanos de Chiapas, México**

#### RESUMEN

Para conocer cuáles son las contribuciones relativas de los componentes morfológicos y fisiológicos de seis especies de plántulas latifoliadas arbóreas según la cantidad de luz (4 niveles) y agua (3 niveles) contenida en el suelo se estimó la biomasa seca, tasa relativa de crecimiento (RGR), área foliar específica (SLA), relación del área foliar (LAR), relación del peso foliar (LWR), tasa de asimilación neta (NAR), porcentaje de Nitrógeno, Carbono, lignina y celulosa en las fracciones hoja, tallo y raíces. Todo lo anterior de acuerdo al método de cosecha inicial y final de biomasa seca. Las seis especies mostraron un efecto positivo en su crecimiento al disminuir la cantidad de luz incidente. Los niveles de agua experimentados sólo fueron importantes para *Alnus*. La distribución de las especies en relación a la RGR en pesos seco y RGR funcional muestran la existencia de un gradiente, para todos los componentes estudiados. Esto sugiere diferencias en la utilización de los recursos y en la tolerancia a la luz, los cuales son reflejados en desempeños diferentes en al menos dos grupos de especies: a) *Alnus*, *Garrya* y *Olmediella* y b) *Cornus*, *Prunus* y *Styrax*. El primero de ellos corresponde a especies intolerantes a la sombra, mientras que el segundo esta representado por plantas del interior de los bosques de montaña.

#### INTRODUCCIÓN

El crecimiento de las plantas esta determinado en gran parte por las condiciones ambientales. Por ejemplo, las plantas crecen más rápido cuando disponen de suficiente luz, agua y nutrientes (Grubb *et al.* 1996; Lee 1996; Kobe 1999; Sack y Grubb 2002; Bloor y Grubb 2003, 2004; Delissio y Primack, 2003; Engelbrecht y Kursar 2003; Leakey 2003; Pearson *et al.* 2003; Singhakumara *et al.* 2003; Bunker y Carson 2005; Fynn *et al.* 2005; Ashton 2006). Asimismo, se ha argumentado (Cornelissen 2003; Villar 2004, Villar *et al.*

2005) que el componente genético también tiene influencia en el desarrollo de las plantas. Con la finalidad de evaluar el efecto que puede tener el ambiente para describir el desempeño de las plantas generalmente han se utilizado variables como: (1) la tasa relativa de crecimiento (RGR, del inglés “*relative growth rate*”), la cual permite incorporar tanto aspectos morfológicos (LAR, del inglés “*leaf area ratio*”) como fisiológicos (NAR, del inglés “*net assimilation rate*”) y, equivale al producto de estas variables (Poorter y Remkes 1990; Wright y Westoby 1999); (2) el componente morfológico, LAR, puede separarse en el área foliar específica (SLA, del inglés “*specific leaf area*”) y en la proporción de masa foliar (LMF, del inglés “*leaf mass fraction*”), las cuales son una medida de inversión en órganos fotosintéticos (Reich *et al.* 1992; Huante *et al.* 1995; Cornelissen *et al.* 1996; Antúnez *et al.* 2001) y pueden explicar hasta 80% de la variación en el crecimiento (Villar 2004); y (3) el componente fisiológico (NAR), que representa el balance neto entre las ganancias por la tasa de fotosíntesis y las pérdidas por las tasas de respiración de hojas, tallos y raíces; de acuerdo a Poorter (1990), Antúnez *et al.* (2001) y Villar *et al.* (2004) explica cerca de 40% de la variación del crecimiento entre las especies aunque puede ser más alta cuando la radiación es intensa (Shipley 2002).

El éxito en el establecimiento y crecimiento de las plantas en un determinado ambiente está estrechamente relacionado con los atributos morfológicos, fisiológicos y de composición química de las mismas (Latham 1992; Canham *et al.* 1994; Sipe y Bazzaz 1995; Le Page *et al.* 2000). Este último conjunto de atributos está representado principalmente por los minerales, ácidos orgánicos, proteínas, carbohidratos totales estructurales y no estructurales (TSC, del inglés “*total structural carbohydrates*”), identificados como compuestos de costo de construcción “baratos”. Los lípidos, lignina y fenoles son considerados como los compuestos de costo de construcción “caros” (Poorter y Villar 1997). Las diferencias en las proporciones de los componentes químicos suelen estar asociadas a presiones selectivas y, por tanto, pueden servir para clasificar grupos funcionales de plantas e inferir sobre las condiciones ecológicas en las que han evolucionado y cómo podrían responder a cambios ambientales (Poorter y Bergkötter 1992; Van Arendonk y Poorter 1994; Ruiz-Robledo 2002; Villar-Salvador 2003).

Debido a la gran diversidad de especies arbóreas presentes en los bosques nublados neotropicales (Kappelle y Brown 2001) y a su enorme variedad en características morfológicas y fisiológicas es necesario clasificarlas en pocos tipos funcionales (Köhler et al. 2000). La utilidad de este esfuerzo sería evidente tanto para analizar datos de campo, como para propósitos de modelación, e incluso, para precisar su afinidad sucesional (evitar subjetividad entre demandantes a la luz y tolerantes a la sombra) y guiar prácticas de restauración con especies nativas acordes al ambiente y a su desempeño. En los últimos 15 años, bajo diferentes ambientes y a través de distintas características de las especies, varios autores han intentado distinguir grupos funcionales de árboles con base en variables como: longevidad foliar (Villar 2004), afinidad sucesional (Swaine y Whitmore 1988; Brzeziecki y Kienast 1994; Kennedy *et al.* 2000; Slik 2005), altura máxima, área foliar y biomasa (Latham 1992), tolerancia a la sombra, la humedad o la fertilidad en el suelo y el peso de la semilla (Kitajima 1994; Veenendaal 1996; Coomes y Grubb 2000; Penfold y Lamb 2002; Sack y Grubb 2002; Villar 2004; Poorter y Rose 2005). También se han distinguido por su respuesta a la competencia (Hooper *et al.* 2002), a la convergencia taxonómica, filogenética y de arquitectura (Meinzer 2003), ontogenia, desarrollo alométrico y efectos ambientales sobre fenotipos (Cornelissen *et al.* 2003). El estudio de la variación interespecífica en características funcionales es importante para identificar posibles trueques o conflictos (*trade-offs*) que las especies experimentan dependiendo del ambiente. En un sentido aplicado, es importante también identificar las diferencias entre las especies debido a que ofrecen opciones de manejo para diferentes protocolos de restauración. El conocimiento del desempeño de las especies bajo diferentes condiciones de luminosidad y humedad en el suelo son críticos para identificar y poder proponer las especies más prometedoras para sitios específicos y así maximizar su potencial de recuperación (Hooper *et al.* 2002).

En Chiapas y otras áreas de Latinoamérica los bosques nublados presentan un alto potencial florístico y cultural que no ha sido aprovechado en sistemas alternativos de manejo (Berlin *et al.* 1974, Huerta Cisneros *et al.* 1986, Montoya 1998, Toledo *et al.*

2002). Esto se debe, en parte, al escaso conocimiento autoecológico (germinación, supervivencia, crecimiento, afinidad sucesional, etc.) sobre muchas especies arbóreas nativas y al bajo desarrollo tecnológico que hay para su producción y manejo (p. ej. Guariguata 2000, Vázquez-Yanes *et al.* 2000, Ramírez-Marcial *et al.* 2003, 2005). En la región de Los Altos de Chiapas, el creciente deterioro de estos sistemas ha favorecido la expansión de áreas abiertas. Los remanentes de bosque presentan una composición de especies arbóreas empobrecida y generalmente dominada por el género *Pinus* (González-Espinosa *et al.* 1991, 2009). Estos bosques tienen mayor variación en su temperatura y humedad relativa, con suelos más compactos y menos fértiles (Romero-Nájera 2000, Galindo-Jaimes *et al.* 2002, García-Barrios y González Espinosa 2004), lo cual afecta negativamente la regeneración de numerosas especies arbóreas asociadas a los ambientes umbrosos y húmedos generados por el dosel cerrado de especies de *Quercus* (González-Espinosa *et al.* 1995, 2009, Galindo-Jaimes *et al.* 2002).

Este estudio evalúa de manera experimental los componentes morfológico (SLA) y fisiológico (NAR) de plántulas de seis especies arbóreas latifoliadas nativas de Los Altos Centrales de Chiapas (México) (Cuadro 1, capítulo II) en función de un gradiente de disponibilidad de luz y agua. El propósito fue identificar las diferencias interespecíficas a través de la tasa relativa de crecimiento y de su composición química. Se pretende identificar evidencias funcionales que coloquen a las especies a lo largo de un continuo de tolerancia a la sombra, o bien, agruparlas por algún otro atributo común. Se ha documentado que las características asociadas a especies pioneras son: alta tasa de crecimiento, alta área foliar, mayor biomasa en hojas y menor en raíces, mayor concentración de proteínas y menor de lignina en las hojas. (Coley *et al.* 1985, Sobrado 1991, Kitajima 1994, Veenendaal 1996, Poorter 1999, Lin *et al.* 2002, Peña-Claros 2003, Villar 2004, Slik 2005, Ashton *et al.* 2006). Las hipótesis abordadas son: (1) las especies presentarán diferencias estructurales y (o) funcionales en su desempeño al incrementar la luz, (2) en ambientes abiertos y secos el crecimiento será menor para cualquier especie, y (3) se espera una relación negativa entre el crecimiento y el peso de la semilla.

## MÉTODOS

### *Sitio de estudio y diseño experimental*

Las seis especies arbóreas latifoliadas estudiadas se describen en el Cuadro 1 del capítulo 2. Se colectaron semillas de al menos tres árboles por especie durante noviembre y diciembre de 2002 en diferentes localidades de la región Los Altos de Chiapas (2,000-2,450 m; precipitación media anual de 1160 mm y temperatura media anual de 14°C; García 1987). El experimento fue realizado en un área abierta de 20 × 40 m en las instalaciones de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México (16°43'48" N, 92°37'48" W, 2,100 m). Las plántulas fueron producidas en condiciones de vivero bajo luz moderada (790  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , lo cual es ca. 30 % de completa luminosidad). La edad de los individuos al inicio del experimento fue de dos a tres meses, aunque todas las plántulas tuvieron al menos dos hojas verdaderas al comienzo del experimento. Una vez transcurrido este tiempo fueron trasplantadas a macetas de 2,700  $\text{cm}^3$ . Se asignaron bajo un diseño factorial de tratamientos 10 individuos (repeticiones) a cada uno de los 12 tratamientos derivados de cuatro niveles de luz (25, 50, 75 y 100%) y tres niveles de humedad en el suelo (13, 18 y 25 %) que correspondieron a un potencial hídrico del sustrato igual a -0.026, -0.030 y -0.041 Mpa, respectivamente.

Los niveles de luz, de aquí en adelante referidos como 25, 50, 75 y 100%, representaron 737, 1,161, 1,501 y 2,342  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de radiación incidente, respectivamente. El contenido de humedad en el suelo, en adelante tratamientos húmedo, medio y seco, representaron el punto de marchitamiento permanente (13%), humedad media (18%) y la capacidad de campo (25%) del sustrato. Para simular la entrada de luz ocurrida en los bosques de la región se utilizó una estructura de varillas metálicas (70 × 30 × 30 cm) cubierta con malla de polietileno color negro con porcentaje de sombra exacto, distribuida por TENAX®. Con el fin de evitar interferencia entre las plantas y el efecto de posición en el sitio experimental se cambió la posición de cada individuo cada mes. Al inicio del experimento, en 10 individuos de cada especie, se evaluó la biomasa, el contenido de fibra y nutrientes de hojas, tallos y raíces.

Quincenalmente se registró la supervivencia y después de tres meses cosechamos cuatro individuos por especie y tratamiento. De cada individuo fueron separados hojas, tallos y raíces, mismos que se secaron en un horno de aire forzado a 70 ° C durante 72 horas o hasta peso constante. De esta manera se obtuvo la biomasa total y por fracción con una precisión de 0.01g. Detalles adicionales sobre la realización del experimento se mencionan en el capítulo II.

#### *Variables morfológicas y fisiológicas*

Se escanearon las hojas de cada especie y tratamiento y con el programa Image-Tool versión 3 se calculó su área. Las distintas variables fueron estimadas a través de la fórmula de Hunt (1982), mencionada en Meziane y Shipley (1999) y también con ayuda del programa en línea localizado en [www.aob.oupjournals.org](http://www.aob.oupjournals.org) desde Annals of Botany (Hunt *et al.* 2002). De esta manera, se obtuvo la biomasa bruta total y por órgano (hojas, tallos y raíces), la tasa relativa de crecimiento en peso seco ( $RGR_{ps} = [LN_{pesofinal} - LN_{pesoinicial}] / tiempo$ ) ( $g \cdot g^{-1} \cdot m^{-1}$ ), el área específica de la hoja ( $SLA = \text{área total de las hojas} / \text{peso hojas}$ ) ( $cm^2 \cdot g^{-1}$ ), la relación del área foliar ( $LAR = \text{área total de las hojas} / \text{peso total de la planta}$ ) ( $cm^2 \cdot g^{-1}$ ), la fracción del peso foliar ( $LWF = \text{peso total de las hojas} / \text{peso total de la planta}$ ) ( $g \cdot g^{-1}$ ), y la tasa de asimilación neta ( $NAR = [\text{peso total final} - \text{peso total inicial}] \times [LN \text{ área foliar final} - LN \text{ área foliar inicial}] / tiempo \times \text{área foliar final} - \text{área foliar inicial}$ ) ( $g \cdot cm^{-2} \cdot m^{-1}$ ). También fue calculada la tasa relativa de crecimiento funcional ( $RGR_{fun} = NAR \times SLA \times LWF$  ó  $NAR \times LAR$ ). Los acrónimos en letras mayúsculas fueron mantenidos debido a que corresponden a las siglas en inglés.

#### *Nutrientes y fibra*

Las hojas, tallos y raíces de cada especie se trituraron para obtener el contenido (%) de carbono, nitrógeno e hidrógeno. Se utilizó la técnica analítica de combustión seca con el equipo LECO CHN 1000. Debido al tamaño de las plántulas sólo fue posible obtener una muestra por tratamiento y compartimento (no hubo repeticiones). A partir de las mismas muestras molidas y, a través de técnicas químicas (fibra con detergente ácido,

FDA y fibra con detergente neutro, FDN) se obtuvo el contenido de fibra (lignina, celulosa) de cada fracción para las seis especies de plántulas.

### *Análisis*

La biomasa total bruta y las distintas variables morfológicas y fisiológicas fueron sometidas a un análisis de varianza con dos criterios de clasificación (luz y agua) y su interacción. Todo fue ejecutado en el ambiente de análisis "R". Con la finalidad de agrupar las seis especies de plántulas de acuerdo a su tolerancia a la sombra se llevaron a cabo correlaciones entre las tasas de crecimiento (en peso seco y funcional) y sus diferentes componentes (SLA, NAR, LAR) en ambientes de luz contrastantes (luz baja, 25% y alta 100%). Asimismo, también se realizaron correlaciones con el tamaño de las semillas y las tasas de crecimiento en altura, biomasa en peso seco y supervivencia. En cada condición de luz fueron analizados nutrientes y contenido de fibra. Los datos correspondieron a los valores por compartimento de las diferentes especies, obtenidos de los tratamientos de agua (húmedo, medio y seco, n=3) y con ello, realicé un ANOVA con un criterio de clasificación (luz).

## RESULTADOS

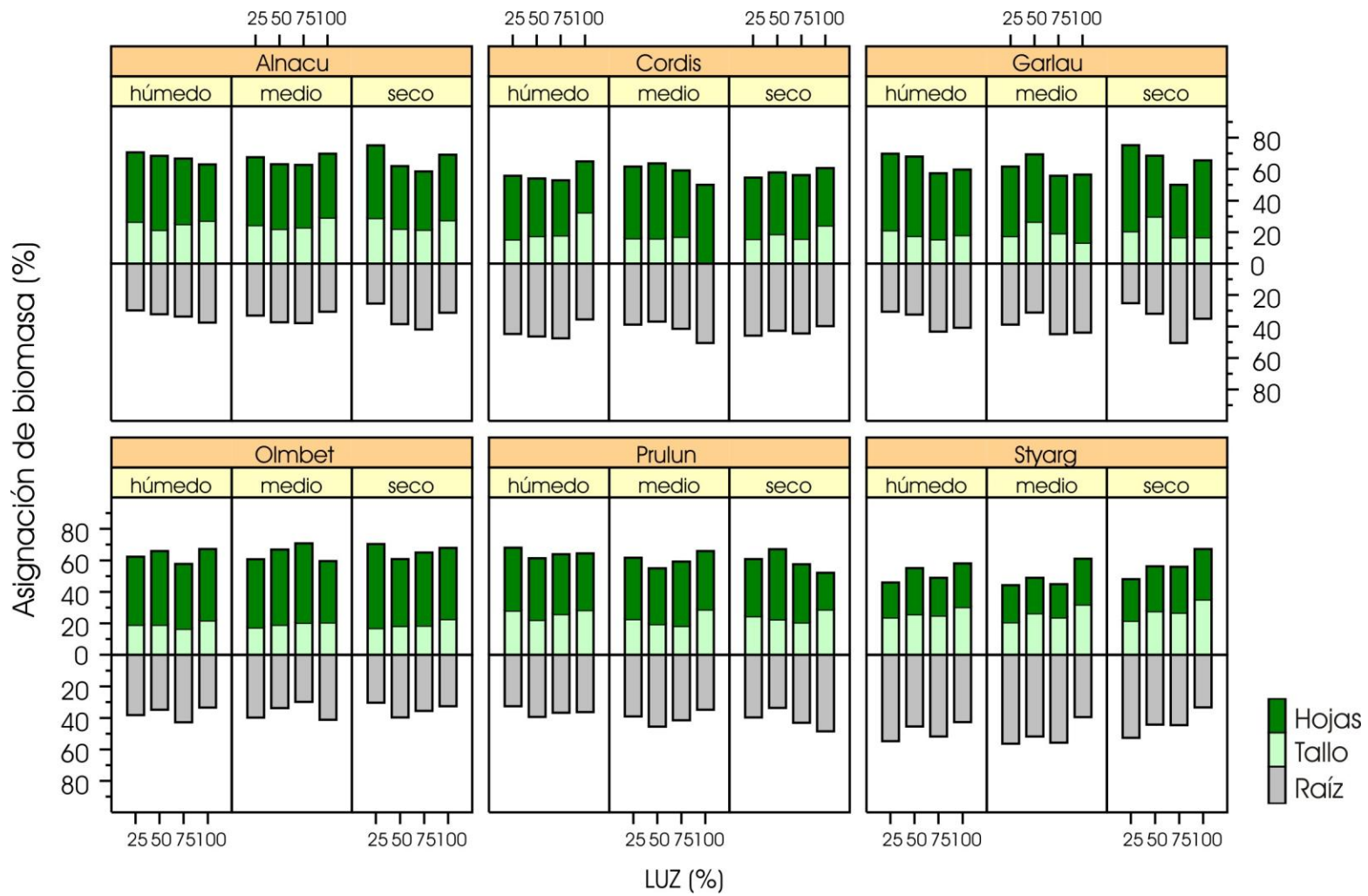
En general, las variables de cambio morfológico y desempeño fisiológico fueron afectadas por el gradiente lumínico; el factor agua tuvo un efecto débil en el desempeño de las especies.

*Biomasa acumulada neta.* El análisis de varianza mostró que el factor luz tuvo mayor importancia en la acumulación de materia seca en cada fracción para todas las especies, excepto en los tallos de *C. disciflora* y en las raíces de *G. laurifolia* (Cuadro 2). El factor agua sólo fue significativo para hojas y raíces de *A. acuminata*. La única especie que mostró un efecto de interacción luz × agua fue *P. lundelliana* para la biomasa de hojas y tallos (Cuadro 2). En el tratamiento de luz baja (25%) el peso seco de raíces, tallos y hojas de las seis especies de latifoliadas duplicó su valor con respecto al encontrado en condiciones totalmente expuestas a la luz (100%, Fig. 1).

*Variables morfológicas y fisiológicas.* Conforme aumentó la luz, el área específica de las hojas (SLA) mostró un incremento desde un 10% para *S. magnus* hasta un 40% en *P.*

**Cuadro 2.** Análisis de varianza de la biomasa acumulada neta (g) por órgano de seis especies de plántulas arbóreas: Alnacú = *Alnus acuminata*, Cordis = *Cornus disciflora*, Garlau = *Garrya laurifolia*, Olmbet = *Olmediella betschleriana*, Prulun = *Prunus lundelliana* y Stymag = *Styrax magnus* se señalan en negrita las *F* significativas con  $p < 0.05$ .

Acrónimo	Factor	g.l.	Hojas		Tallos		Raíces		Biomasa aérea		Biomasa total		Relación raíz/aérea
			<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>
Alnacú	Luz	3	<b>14.72</b>	0.000	<b>8.65</b>	0.000	<b>9.21</b>	0.000	<b>12.89</b>	0.000	<b>13.19</b>	0.000	1.62
	Agua	2	<b>4.60</b>	0.017	2.88	0.069	<b>3.94</b>	0.028	<b>4.17</b>	0.023	<b>4.76</b>	0.015	0.03
	L x A	6	1.02	0.428	0.89	0.514	1.79	0.130	1.01	0.436	1.40	0.241	1.25
Cordis	Luz	3	<b>7.73</b>	0.001	2.22	0.117	<b>2.26</b>	0.101	<b>6.71</b>	0.001	<b>4.77</b>	0.008	0.10
	Agua	2	0.94	0.400	0.52	0.603	0.33	0.724	0.55	0.585	0.26	0.774	0.74
	L x A	6	2.21	0.069	1.18	0.354	0.52	0.791	2.36	0.054	1.37	0.259	0.41
Garlau	Luz	3	<b>9.46</b>	0.000	<b>8.73</b>	0.000	2.64	0.064	<b>10.04</b>	0.000	<b>8.44</b>	0.000	1.40
	Agua	2	0.06	0.941	0.06	0.945	0.30	0.749	0.03	0.976	0.07	0.930	0.64
	L x A	6	1.84	0.119	0.67	0.678	1.09	0.388	1.80	0.126	1.80	0.127	0.62
Olmbet	Luz	3	<b>5.28</b>	0.004	<b>4.09</b>	0.014	<b>3.16</b>	0.036	<b>5.24</b>	0.004	<b>6.30</b>	0.002	0.05
	Agua	2	1.44	0.251	2.80	0.074	2.32	0.113	1.86	0.171	3.54	0.040	0.51
	L x A	6	0.20	0.946	0.56	0.759	1.19	0.333	0.24	0.958	0.632	0.704	0.55
Prulun	Luz	3	<b>6.83</b>	0.001	<b>5.08</b>	0.004	<b>4.38</b>	0.009	<b>6.39</b>	0.001	<b>6.72</b>	0.001	0.29
	Agua	2	0.18	0.834	0.21	0.810	0.99	0.380	0.02	0.981	0.29	0.751	1.78
	L x A	6	<b>3.22</b>	0.011	<b>2.92</b>	0.019	1.60	0.175	<b>3.39</b>	0.008	<b>2.84</b>	0.021	2.21
Stymag	Luz	3	<b>9.30</b>	0.000	<b>3.64</b>	0.022	<b>8.83</b>	0.000	<b>8.08</b>	0.000	<b>11.11</b>	0.000	<b>3.88</b>
	Agua	2	0.23	0.794	1.17	0.324	1.81	0.178	0.98	0.384	1.90	0.164	1.93
	L x A	6	1.38	0.250	0.54	0.771	0.12	0.993	1.19	0.334	0.41	0.866	0.33



**Figura 1.** Biomasa en peso seco asignada a cada órgano en plántulas de las seis especies de latifoliadas. Para cada especie se muestra el porcentaje asignado en cada tratamiento de luz y agua (12).

*lundelliana*. La relación del área foliar (LAR) tuvo la misma tendencia, excepto para *O. betschleriana* la cual alcanzó el máximo valor en 75% de luz; la amplitud de las respuestas fueron desde 4% (Alnacu) hasta un 19% (Prulun). El comportamiento de la fracción de peso foliar (LWF) fue inverso a lo ocurrido en SLA y LAR donde los mayores valores fueron alcanzados en el tratamiento de luz baja para cinco de las seis especies, no para *S. magnus*. La tasa de asimilación neta (NAR) para todas las especies fue mayor en 25% de luz (Cuadro 3). En general, ambas tasas de crecimiento (RGRps y RGRfun) para las seis especies fueron superiores en el tratamiento de luz baja (25%, Cuadro 3). El análisis de varianza sobre las variables morfológicas y fisiológicas pone en evidencia que el factor agua tuvo poco efecto (Cuadro 4). En relación a la tasa de crecimiento funcional (RGRfun), *P. lundelliana* y *G. laurifolia*, mostraron interacción significativa entre los factores luz  $\times$  agua (Cuadro 4). La variable de respuesta que integra todos los componentes morfológicos (RGRps) presentó valores desde 0.10 hasta 0.78  $\text{gg}^{-1}\text{m}^{-1}$ . La RGRps de las diferentes especies alcanzada en 25% de luz, en relación a la tasa de asimilación neta (NAR) y la fracción del peso foliar (LWF), ambas en 100% de luz, mostraron una relación positiva con  $R = 0.952$ ,  $p < 0.05$  y marginalmente  $R = 0.728$ ,  $p = 0.10$  con  $n = 6$ , respectivamente. Sin embargo, no se encontró una relación entre la RGRps de las diferentes especies y el área foliar específica (SLA), al igual que para todas las variables entre las condiciones abiertas (100% vs. 100%) o cerradas (25% vs. 25%).

Los valores mostrados en las dos formas de crecimiento (RGRps y RGRfun) con respecto a la tolerancia a la sombra de las seis especies de plántulas son relativamente consistentes. A pesar de que todas las especies crecen mejor en 25% de luz plena, al relacionar la RGRps en ambientes contrastantes (25% vs 100%) es posible distinguir dos grupos, aquellas especies (Alnacu, Garlau y Olmbet) que alcanzan máximo 1.5 veces más crecimiento en sombra en comparación a las otras (Cordis, Prulun y Stymag).

**Cuadro 3.** Medias ( $\pm 1$  e.e.) de variables morfológicas y fisiológicas de plántulas de seis especies arbóreas latifoliadas en cuatro tratamientos de luz. Los nombres completos de los acrónimos aparecen en el Cuadro 2.

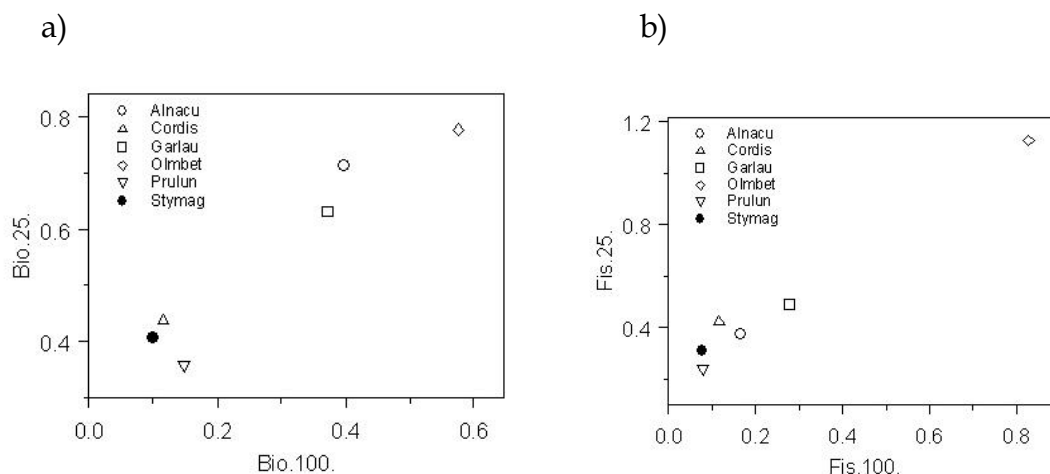
Acrónimo	Luz (%)	Supervivencia (%)	SLA (cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )	LAR (cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )	LWF (g·g <sup>-1</sup> )	NAR (g·cm <sup>-2</sup> ·mes)	RGRps (g·g <sup>-1</sup> ·mes <sup>-1</sup> )	RGRfun (g·g <sup>-1</sup> ·mes <sup>-1</sup> )
Alnacu	25	100.0	6.6 $\pm$ 1.0	3.0 $\pm$ 0.4	0.45 $\pm$ 0.02	0.14 $\pm$ 0.01	0.71 $\pm$ 0.09	0.38 $\pm$ 0.02
	50	96.7	8.5 $\pm$ 1.0	3.5 $\pm$ 0.4	0.42 $\pm$ 0.02	0.12 $\pm$ 0.01	0.67 $\pm$ 0.09	0.37 $\pm$ 0.02
	75	100.0	9.6 $\pm$ 1.0	3.7 $\pm$ 0.4	0.40 $\pm$ 0.02	0.11 $\pm$ 0.01	0.61 $\pm$ 0.09	0.33 $\pm$ 0.02
	100	100.0	8.6 $\pm$ 1.0	3.1 $\pm$ 0.4	0.39 $\pm$ 0.02	0.07 $\pm$ 0.01	0.40 $\pm$ 0.09	0.17 $\pm$ 0.02
Cordis	25	90.0	31.4 $\pm$ 3.8	12.9 $\pm$ 1.4	0.43 $\pm$ 0.03	0.04 $\pm$ 0.01	0.44 $\pm$ 0.05	0.43 $\pm$ 0.05
	50	90.0	26.6 $\pm$ 3.8	10.7 $\pm$ 1.4	0.41 $\pm$ 0.03	0.04 $\pm$ 0.01	0.42 $\pm$ 0.05	0.39 $\pm$ 0.05
	75	86.7	31.0 $\pm$ 3.8	12.1 $\pm$ 1.4	0.41 $\pm$ 0.03	0.03 $\pm$ 0.01	0.34 $\pm$ 0.05	0.32 $\pm$ 0.05
	100	23.3	37.1 $\pm$ 3.8	14.0 $\pm$ 1.4	0.38 $\pm$ 0.03	0.01 $\pm$ 0.01	0.12 $\pm$ 0.05	0.12 $\pm$ 0.05
Garlau	25	90.0	11.9 $\pm$ 2.0	5.3 $\pm$ 0.7	0.49 $\pm$ 0.03	0.10 $\pm$ 0.01	0.63 $\pm$ 0.05	0.49 $\pm$ 0.03
	50	100.0	15.2 $\pm$ 2.0	6.2 $\pm$ 0.7	0.44 $\pm$ 0.03	0.06 $\pm$ 0.01	0.36 $\pm$ 0.05	0.26 $\pm$ 0.03
	75	90.0	16.2 $\pm$ 2.0	5.9 $\pm$ 0.7	0.38 $\pm$ 0.03	0.06 $\pm$ 0.01	0.37 $\pm$ 0.05	0.27 $\pm$ 0.03
	100	80.0	13.2 $\pm$ 2.0	6.0 $\pm$ 0.7	0.46 $\pm$ 0.03	0.06 $\pm$ 0.01	0.37 $\pm$ 0.05	0.28 $\pm$ 0.03
Olbet	25	100.0	23.6 $\pm$ 2.3	10.7 $\pm$ 1.2	0.47 $\pm$ 0.03	0.11 $\pm$ 0.01	0.78 $\pm$ 0.05	1.13 $\pm$ 0.04
	50	96.7	25.8 $\pm$ 2.3	12.6 $\pm$ 1.2	0.46 $\pm$ 0.03	0.09 $\pm$ 0.01	0.60 $\pm$ 0.05	0.91 $\pm$ 0.04
	75	93.3	29.7 $\pm$ 2.3	13.6 $\pm$ 1.2	0.47 $\pm$ 0.03	0.08 $\pm$ 0.01	0.61 $\pm$ 0.05	0.96 $\pm$ 0.04
	100	73.3	22.6 $\pm$ 2.3	9.1 $\pm$ 1.2	0.42 $\pm$ 0.03	0.10 $\pm$ 0.01	0.58 $\pm$ 0.05	0.83 $\pm$ 0.04
Prulun	25	96.7	17.3 $\pm$ 3.9	6.4 $\pm$ 0.9	0.38 $\pm$ 0.02	0.04 $\pm$ 0.01	0.36 $\pm$ 0.04	0.23 $\pm$ 0.02
	50	96.7	14.4 $\pm$ 3.9	5.6 $\pm$ 0.9	0.40 $\pm$ 0.02	0.04 $\pm$ 0.01	0.34 $\pm$ 0.04	0.21 $\pm$ 0.02
	75	100.0	16.5 $\pm$ 3.9	6.5 $\pm$ 0.9	0.40 $\pm$ 0.02	0.03 $\pm$ 0.01	0.28 $\pm$ 0.04	0.18 $\pm$ 0.02
	100	56.7	29.3 $\pm$ 3.9	7.9 $\pm$ 0.9	0.32 $\pm$ 0.02	0.02 $\pm$ 0.01	0.15 $\pm$ 0.04	0.08 $\pm$ 0.02
Stymag	25	96.7	26.3 $\pm$ 2.4	6.7 $\pm$ 0.6	0.26 $\pm$ 0.02	0.05 $\pm$ 0.01	0.41 $\pm$ 0.04	0.31 $\pm$ 0.03
	50	96.7	26.5 $\pm$ 2.4	7.5 $\pm$ 0.6	0.27 $\pm$ 0.02	0.03 $\pm$ 0.01	0.27 $\pm$ 0.04	0.22 $\pm$ 0.03
	75	93.3	27.8 $\pm$ 2.4	6.9 $\pm$ 0.6	0.24 $\pm$ 0.02	0.04 $\pm$ 0.01	0.30 $\pm$ 0.04	0.23 $\pm$ 0.03
	100	50.0	29.4 $\pm$ 2.4	7.3 $\pm$ 0.6	0.29 $\pm$ 0.02	0.01 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.04	0.08 $\pm$ 0.03

**Cuadro 4.** Análisis de varianza de las variables morfológicas y fisiológicas (ver métodos para abreviaturas) de plántulas de seis especies arbóreas. Se señalan en negrita las  $F$  significativas con  $p < 0.05$ . Los nombres completos de los acrónimos aparecen en el Cuadro 2.

Acrónimo	Factor	SLA	LAR	LWF	NAR	RGRps	RGRfun
		( $\text{cm}^2\text{-g}^{-1}$ )	( $\text{cm}^2\text{-g}^{-1}$ )	( $\text{g}\text{-g}^{-1}$ )	( $\text{g}\text{-cm}^{-2}\text{-mes}$ )	( $\text{g}\text{-g}^{-1}\text{-mes}^{-1}$ )	( $\text{g}\text{-g}^{-1}\text{-mes}^{-1}$ )
		F	F	F	F	F	F
Alnacu	Luz	1.52	0.82	2.62	<b>6.12</b>	2.46	<b>18.54</b>
	Agua	1.90	2.34	0.01	<b>5.80</b>	0.69	1.07
	L x A	1.72	2.55	1.23	1.66	0.20	0.58
Cordis	Luz	1.30	1.03	0.45	<b>6.99</b>	<b>8.42</b>	<b>8.58</b>
	Agua	2.07	0.63	<b>3.80</b>	0.55	0.42	0.15
	L x A	2.29	2.26	0.53	0.96	1.69	1.95
Garlau	Luz	1.33	0.34	<b>2.91</b>	<b>4.55</b>	<b>6.54</b>	<b>9.71</b>
	Agua	0.47	0.23	0.27	0.61	0.13	0.09
	L x A	1.06	1.50	0.71	1.99	2.54	<b>3.02</b>
Olmбет	Luz	2.01	2.71	0.75	1.67	<b>3.72</b>	<b>9.40</b>
	Agua	1.12	1.99	0.33	1.74	2.27	2.71
	L x A	0.99	1.54	0.72	0.94	0.40	0.47
Prulun	Luz	<b>3.06</b>	1.11	<b>3.42</b>	<b>3.37</b>	<b>5.87</b>	<b>11.38</b>
	Agua	1.51	1.11	0.65	0.09	0.14	0.60
	L x A	1.54	0.52	2.18	2.03	2.28	<b>3.64</b>
Stymag	Luz	0.35	0.34	1.15	<b>11.71</b>	<b>9.83</b>	<b>14.15</b>
	Agua	1.00	0.08	2.48	2.87	2.55	<b>3.80</b>
	L x A	1.39	1.75	0.69	0.96	0.92	1.63

especies (Stymag, Prulun y Cordis), las cuales mostraron un desempeño en biomasa de hasta cuatro veces más bajo sombra (Figura 2a). Asimismo, en cuanto a las variables morfológicas y fisiológicas (RGRfun) *C. disciflora*, *P. lundelliana* y *S. magnus* mostraron entre tres y cuatro veces mayor crecimiento que *G. laurifolia*, *A. acuminata* y *O. betschleriana* sólo duplicaron su desempeño bajo sombra (Figura 2b).

*Cornus*, *Prunus* y *Styrax* presentaron un lento crecimiento tanto en sol (100%) como en sombra (25%) en ambas tasas de crecimiento (biomasa y funcional).



**Figura 2.** Tasa relativa de crecimiento en (a) peso seco y (b) funcional alcanzadas en ambientes de luz contrastantes para las plántulas de seis especies arbóreas. Bio 100 y 25 = Biomasa en peso seco en ambientes abiertos y cerrados respectivamente. Fis 100 y 25 Biomasa funcional en ambientes abierto y cerrados respectivamente.

*Peso de semillas.* Hubo gran variación en el peso de las semillas de las especies incluidas en este estudio, con valor promedio de 0.001g para *A. acuminata* hasta 1.12 g para *S. magnus* (Cuadro 1 del Capítulo 2). Encontramos una relación negativa ( $R = -0.611$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 172$ ) entre la tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa) y el peso de las semillas y algo similar con la biomasa en peso seco (RGRps,  $R = -0.359$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 67$ ) en el tratamiento con 25% de luz. La relación no fue significativa entre la supervivencia y el peso de las semillas de las diferentes especies ( $R = -0.280$ ,  $p > 0.05$ ,  $n = 6$ ). En cambio, en el ambiente lumínico de plena luz (100%), se encontraron relaciones del peso de las semillas con la TRCa, RGRps y la supervivencia ( $R = -0.363$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 115$ ;  $R = -0.387$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 67$ ;  $R = -0.827$ ,  $p < 0.5$ ,  $n = 6$ , respectivamente).

*Nutrientes.* En las seis especies el contenido de carbono (C) en hojas y tallos fue ligeramente mayor en el tratamiento de luz alta (100%; Cuadro 5); se encontró un

mínimo de 46.8% y un máximo de 52.6% para las hojas de *C. disciflora* y *A. acuminata*, respectivamente. Siendo sólo significativo para los tallos de *A. acuminata*, *G. laurifolia* y *C. disciflora* ( $F_{3,8} = 5.8, p < 0.021$ ;  $F = 4.0, p < 0.05$  y  $F = 5.5, p < 0.024$  respectivamente, g.l. = 3 y 8 en todos los casos) y para las hojas de *G. laurifolia* ( $F_{3,8} = 7.8, p < 0.009$ ) (Cuadro 5). El contenido de nitrógeno (% N) presente en los tres órganos estudiados de *A. acuminata* (hojas  $F_{3,8} = 6.3$ , tallos  $F_{3,8} = 18.1$  y raíces  $F_{3,8} = 21.3$ ) fue significativamente mayor en el tratamiento 100% de luz. Las hojas de *O. betschleriana* y *P. lundelliana* también presentaron mayor contenido de N en la condición abierta (100 % de luz) con respecto al tratamiento de 25 % de luz ( $F_{3,8} = 10.9$  y  $F_{3,8} = 5.2$ , respectivamente). Los tallos de *C. disciflora* y *O. betschleriana* tuvieron casi 30% más N en luz plena que en sombra ( $F_{3,8} = 42.0, p < 0.00$  y  $F_{3,8} = 4.8, p < 0.03$  respectivamente). El contenido de N en las raíces de tres especies fue significativamente mayor en condiciones abiertas: Cordis,  $F_{3,8} = 9.5, p < 0.05$ ; Stymag  $F_{3,8} = 4.7, p < 0.04$  y Prulun  $F_{3,8} = 10.3, p < 0.00$ . Finalmente, los valores de la relación C:N para los tallos y raíces de las seis especies fueron en aumento conforme se incrementó la sombra (de 100 a 25%). Sin embargo, sólo fueron significativos los datos de los tallos de *A. acuminata*,  $F_{3,8} = 23.2, p = 0.00$ ; *C. disciflora*  $F_{3,8} = 27.7, p < 0.00$  y *O. betchleriana*  $F = 6.9, p < 0.01$ . Con respecto a las raíces, sólo dos especies mostraron diferencias significativas entre los tratamientos de luz Alnacu ( $F_{3,8} = 20.8, p < 0.00$ ) y Cordis ( $F_{3,8} = 15.3, p < 0.00$ ). Para el caso de las hojas, en la relación C:N fue diferente entre tratamientos de luz para Olmbet ( $F_{3,8} = 8.3, p < 0.00$ ) y Prulun ( $F_{3,8} = 5.1, p < 0.03$ ).

**Cuadro 5.** Resultados del análisis de varianza del contenido de nutrientes por órgano en plántulas de seis especies arbóreas bajo cuatro niveles de luz. Para nombres completos ver Cuadro 1, capítulo 2.

Acrónimo	Órgano	Carbono		Nitrógeno		C:N	
		F	p	F	p	F	p
Alnacu	Hojas	1.06	0.42	6.33	0.02	2.12	0.18
	Tallos	5.80	0.02	18.11	0.00	23.24	0.00
	Raíces	0.52	0.68	21.28	0.00	20.82	0.00
Garlau	Hojas	7.80	0.00	3.27	0.08	3.82	0.06
	Tallos	4.03	0.05	0.44	0.73	0.51	0.69
	Raíces	0.61	0.63	0.68	0.59	3.49	0.07
Cordis	Hojas	0.15	0.93	1.43	0.31	1.21	0.38
	Tallos	5.53	0.24	41.97	0.00	27.65	0.00
	Raíces	3.75	0.60	9.53	0.05	15.28	0.00
Stymag	Hojas	1.73	0.24	3.95	0.05	3.61	0.06
	Tallos	2.15	0.17	1.63	0.26	1.94	0.20
	Raíces	0.93	0.47	4.68	0.04	1.70	0.24
Olbet	Hojas	2.04	0.19	10.87	0.00	8.30	0.00
	Tallos	0.80	0.53	4.78	0.03	6.87	0.01
	Raíces	0.97	0.45	1.37	0.32	3.61	0.07
Prulun	Hojas	0.60	.063	5.18	0.03	5.07	0.03
	Tallos	3.32	0.08	3.38	0.08	3.74	0.06
	Raíces	2.93	0.10	10.29	0.00	3.67	0.06

*Fibra.* Debido al tamaño pequeño de las plántulas no fue posible obtener los datos iniciales del contenido de fibra (lignina y celulosa) más que para Alnacu, Stymag y Prulun. Al final del experimento, sólo dos especies presentaron diferencias significativas en las fracciones de fibra. El contenido de lignina en las hojas de *A. acuminata* ( $F_{3,8} = 5.3, p < 0.027$ ) fue diferente entre los tratamientos de luz, y en los tallos el porcentaje de celulosa fue mayor en luz baja ( $F_{3,8} = 5.6, p < 0.023$ ). Las hojas de *O. betschleriana* tuvieron mayor contenido de celulosa en el tratamiento de 25% de luz ( $F_{3,6} = 6.2, p < 0.029$ ).

## DISCUSIÓN

Las seis especies estudiadas mostraron un efecto positivo en su crecimiento al disminuir la cantidad de luz incidente. Los niveles de agua experimentados sólo fueron importantes para *Alnus*. Sin embargo, como lo mencionan Montgomery y Chazdon (2002), la respuesta en crecimiento difirió entre las especies, causando un cambio en el orden de posición de la tasa de crecimiento de las especies conforme incrementó la disponibilidad de luz. Asimismo, Poorter (1999) encuentra al experimentar con seis niveles diferentes del luz el mayor crecimiento de las especies se presentó en el tratamiento de luz más bajo (25%). Lo anterior indica que muchas especies del trópico presentan sensibilidad a la disponibilidad de luz y que las especies tolerantes varían en estas respuestas (Montgomery y Chazdon 2002). En general las plántulas de las especies estudiadas fueron capaces de ajustarse al cambiar la disponibilidad de luz, lo cual es determinante para su crecimiento como lo señala (Rijkers *et al.* 2000). Resultados similares fueron encontrados para nueve especies del bosque nublado cuando fueron expuestas a condiciones de luz variante (Saldaña-Acosta *et al.* 2009).

A diferencia de lo encontrado por Sterck *et al.* (2006), quienes mencionan que las especies demandantes a la luz tienen alta área foliar específica, encontramos que las dos especies intolerantes a la sombra incluidas en este estudio (*Alnus*, *Garrya*) presentaron la menor área foliar; ambas se regeneran en claros y presentan mayor cantidad de hojas totales, las cuales caen más rápido que las de especies tolerantes (*Styrax*, *Prunus*). Esto coincide con especies que toleran la sombra y tienen mayor SLA (Pons 1977, Bjorkman 1981) y especies de sucesión tardía que mantienen hojas por más tiempo (Aerts y van der Peijl 1993). Por otro lado, Reich (1993) menciona que bajas áreas foliares específicas (SLA) se asocian con mayor longevidad de las hojas. Sin embargo, Chapman *et al.* (2008) consideran que el estadio de plántula puede ser más importante en la diferenciación de capacidades para aprovechar luz, lo que sugiere seguir como base la ontogenia para un mejor entendimiento de las estrategias de regeneración de las especies de árboles

tropicales. Bajos valores de SLA pueden reflejar mayor vida media de las hojas a través de una fuerza estructural extra y algunas veces a través de asignación a taninos, fenoles u otros compuestos de defensa; también puede haber una mayor acumulación de masa foliar y la planta capturar más luz (Westoby, 1998). Asimismo, se ha encontrado que las especies con alta SLA pueden asociarse a una rápida producción de nuevas hojas y a la tasa relativa de crecimiento (TRC). Incluso existe una correlación positiva de la SLA con la descomposición del mantillo (Aerts, 1995).

Aunque el factor agua no provocó claras diferencias en el crecimiento de las seis especies, hay evidencia (Figura 1) de que cinco de ellas (excepto *Styrax*) invierten más en biomasa de raíces en condiciones de luz elevada (75%), aunque no necesariamente en ambientes totalmente abiertos (100%), lo cual quizá ya represente un riesgo para las especies, si no alcanzan a compensar la alta pérdida por transpiración ni captación de agua, como lo menciona Poorter (1999).

El peso de las semillas se correlacionó negativamente con la tasa relativa de crecimiento en altura y peso seco (TRCa y TRCps), un patrón numerosas veces demostrado previamente (Grime y Hunt 1975, Shipley y Peters 1990, Jurado y Westoby 1992, Marañón y Grubb 1993). Recientemente, Chapman *et al.* (2008) han encontrado que las especies de claros y bordes pueden tener semillas más pequeñas y hojas más duras que las especies del sotobosque. Aunque encontraron diferencias en crecimiento vinculado al tamaño de las semillas y la altura de adultos, no fue así con la composición química de las hojas. Se ha sugerido que especies con semillas grandes tienden a producir plántulas con mayor biomasa, con menores tasas de crecimiento y que pueden establecerse bajo condiciones de baja disponibilidad de recursos, como los ambientes sombríos bajo el dosel. En contraste, las especies que producen semillas pequeñas tienen plántulas con baja biomasa y alta tasa de crecimiento y son capaces de establecerse en sitios ricos en recursos tales como los claros en el bosque (Marañón y Grubb 1993, Rincón y Huante 1993). Sin embargo, se ha encontrado una débil correlación negativa entre

la TRCa y la biomasa de las semillas, lo que sugiere la importancia de otros factores (asignación de biomasa, tiempo generacional, estrés y disturbio) en la variación de la tasa relativa de crecimiento (Huante *et al.* 1995).

Al igual que Villar *et al.* (1998), encontramos que las especies que alcanzaron mayor crecimiento (Alnacu, Olmbet y Garlau) presentaron también altos valores en la tasa de asimilación neta (NAR). Estas especies se podrían clasificar como especies intolerantes a la sombra, de acuerdo con Portsmouth y Niinemets (2007), ya que presentan superioridad fisiológica en comparación con el grupo integrado por Cordis, Prulun y Stymag, que presentan la típica mayor plasticidad estructural (LAR) de las especies tolerantes a la sombra. Cabe señalar que *Olmediella betschleriana* se colocó en segundo lugar en ambas variables (NAR y LAR), lo que sugiere que es una especie con respuesta plástica amplia y que puede ser utilizada en programas de restauración donde los ambientes pueden ser abiertos o cerrados. Con base en lo anterior, es posible proponer dos grupos de especies donde *Alnus*, *Garrya* y *Olmediella* pueden considerarse como intolerantes y *Cornus*, *Prunus* y *Styrax* como tolerantes a la sombra. En un estudio realizado con diez especies de leñosas en el Mediterráneo (Ruiz-Robledo y Villar 2005) encontraron que las especies caducifolias tuvieron mayor TRC que las perennes debido a la alta tasa de asimilación neta (NAR); este es un resultado similar al de este experimento, en el cual las especies con alta tasa de crecimiento (*Alnus*, *Garrya* y *Olmediella*) también mostraron los mayores valores de NAR ( $R=0.998$   $p<0.001$ ). A pesar de resultados obtenidos en diferentes ecosistemas (Ruiz-Robledo y Villar 2005; Huante *et al.* 1995; Lusk *et al.* 1997; Wright y Westoby 1999) que mencionan la importancia de SLA como clave en el crecimiento de las especies, en este trabajo esta variable no fue una variable predictora del crecimiento de las plántulas. Inclusive, SLA altas fueron registradas en *Prunus*, *Styrax* y *Cornus*, pero no con *Alnus*, *Garrya* y *Olmediella*, consideradas especies tempranas. En cambio, suponemos que las especies que muestran mayor LAR son más tolerantes a la

sombra, variable correlacionada con la tasa relativa de crecimiento alcanzada tanto en ambientes abiertos (100%) como contrastantes (25% vs. 100%).

El índice más simple de asignación para raíces es la relación raíz: vástago (*root:shoot ratio*; R/S), el cual representa la proporción de biomasa total de la planta asignada a raíces. Garnier (1991) propone que las especies de rápido crecimiento presentan una relación alta, mientras que en aquellas de crecimiento lento su relación es baja (ver Cuadro 2).

Por otro lado, hojas numerosas y ramas finas son características de muchas especies tolerantes a la sequía (Singhakumara *et al.* 2003), aplicable para el caso de *Alnus* y *Garrya*, las cuales alcanzaron la mayor cantidad de hojas durante el experimento, con 282 y 184, respectivamente. El mismo autor menciona que valores bajos de LWF sugieren un riesgo a marchitarse durante periodos de desecación, presentándose para *Styrax* con valores menores ( $0.26\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) y casi del doble para *Alnus* y *Garrya* ( $0.44$  y  $0.42\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  respectivamente).

A diferencia de lo mostrado por Hunt y Cornelissen (1997), quienes sugieren que las especies de rápido crecimiento asignan proporcionalmente más hacia el crecimiento de raíces, en el presente trabajo las especies de crecimiento más lento asignaron mayor proporción de su biomasa a las raíces que aquellas consideradas pioneras (Cuadro 2). En este sentido, aunque en ambientes mediterráneos, Villar *et al.* (1998) señalan que las especies forestales con alta proporción de raíces son características de hábitats secos, pero en la región de estudio *Styrax*, *Cornus* y *Prunus* se encuentran en bosques húmedos y sombríos. Con relación a la biomasa asignada a los tallos se ha encontrado que especies de rápido crecimiento generalmente asignan menos biomasa a este órgano (Wright y Westoby 2000). Sin embargo, tanto *Alnus* como *Styrax*, especies con diferencias marcadas en SLA, NAR y LAR, presentaron ambas asignación alta de biomasa a sus tallos mientras *Cornus* y *Olmediella* mostraron las menores asignaciones a tallos.

Aunque se ha encontrado (Quero *et al.* 2007) una relación positiva y significativa entre el peso de la semilla y la biomasa de las plantas en ambientes de

baja luminosidad (3%), en este trabajo, tanto en condiciones de baja (25%) como alta (100%) radiación las correlaciones entre peso de la semilla y RGRps fueron independiente del peso inicial de la semilla. Por otro lado, hay algunas evidencias de un vínculo entre los niveles de reserva de carbohidratos (tamaño o peso de la semilla), la supervivencia (Kobe 1997; Canham *et al.* 1999) y el crecimiento de las plántulas de árboles (Poorter y Rose 2005; Reich *et al.* 1998; Dalling *et al.* 2004; Bloor y Grubb 2003).

En este estudio cinco de las seis especies alcanzaron mayor concentración de N en los ambientes abiertos. En especial, el N de los diferentes órganos de *Alnus* fue significativamente superior; aunque no en todas las especies se observó la misma respuesta, al parecer las especies de rápido crecimiento tuvieron alta concentración de N en comparación con las especies de crecimiento lento (Villar 2004). La mayor adquisición y utilización de recursos son características de especies competitivas (Grime 2001) debido a su mayor contenido proteico (alto N), lo que puede permitir una mayor capacidad fotosintética. Inclusive, se ha encontrado una relación positiva entre la concentración de nitrógeno (o proteínas) en hojas y la supervivencia de los plantones, tanto en *Pinus halepensis* (Oliet *et al.* 1997) como en *P. pinea* (Villar-Salvador 2003). Asimismo, dentro de esta misma especie se ha observado que las mayores concentraciones de nitrógeno y potasio en las hojas se asocian a la mayor supervivencia de las plántulas (Villar-Salvador 2003).

Se ha encontrado que en ambientes desérticos las hojas de las plantas pueden soportar potenciales hídricos tan bajos como -11.5Mpa. Las especies adaptadas al interior de los bosques húmedos raramente son expuestas a valores menores de -1 MPa. Generalmente, se dice que un estrés leve es aquel que se encuentra por debajo de -0.5 MPa, moderado -0.5 a -1.2 ó 1.5 MPa y severo -1.5 MPa, valores que no fueron ni cercanamente alcanzados en este experimento, lo cual probablemente muestra el poco efecto que ejerció el factor agua entre las diferentes variables de respuesta evaluadas.

Las tasas relativas de crecimiento de distintas especies pueden estar correlacionadas con las concentraciones de algunos compuestos químicos de la hoja. Por ejemplo, estudios con especies herbáceas (Poorter y Bergkotte 1992) y con leñosas (Ruiz Robledo 2002) encontraron que el crecimiento más rápido está asociado negativamente a las concentraciones de hemicelulosa y lignina. Las hojas con mayor lignina son más longevas y de menor crecimiento respecto a las hojas de vida corta. Por tanto, la presión de los herbívoros también podría ser un factor determinante de la distribución diferencial de perennifolias y caducifolias en distintos hábitats. En un estudio en la Sierra Nevada (Granada) se ha comprobado cómo la baja densidad de individuos adultos de *Acer opalus* frente a *Pinus sylvestris* se debe a que la primera es muy consumida por los ungulados mientras que el pino lo es mucho menos (Zamora *et al.* 2001). Para el caso de Las Montañas del Norte de Chiapas *Oreopanax xalapensis* y *Pinus chiapensis* (Ramírez-Marcial 2003) también presentaron depredación diferencial por parte de los ungulados, donde *O. xalapensis* fue la más consumida. Finalmente, es posible señalar que *Alnus*, una especie muy resistente que presenta mayor lignina en las hojas cuando está expuesta al sol, posiblemente evite así una mayor desecación y depredación.

A pesar de que la variación de las respuestas de crecimiento por las plántulas de las especies estudiadas sigue un continuo, es posible distinguir, en los extremos del gradiente, dos grupos contrastantes de especies. El primero corresponde a *Alnus acuminata*, *Garrya laurifolia* y *Olmediella betschleriana*, que en luz alta crecieron más rápido y alcanzaron mayor biomasa. En el otro extremo ambiental el segundo grupo lo componen *Cornus disciflora*, *Prunus lundelliana* y *Styrax magnus*, las cuales presentaron crecimientos bajos, menor resistencia a desecación y mayor susceptibilidad a la depredación y mortalidad, en particular en los tratamientos de mayores estrés hídrico y lumínico.

## LITERATURA CITADA

- Ashton M. S., Singhakumara B.M.P. y Gamage H.K. 2006. Interaction between light and drought affect performance of Asian tropical tree species that have differing topographic affinities. *Forest Ecology and Management* 221: 42-51.
- Baroloto C., D. E. Goldberg y D. Bonal. 2005. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* 86: 2461-2472.
- Bloor J. M. G. y Grubb P.J. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology* 91: 77-85.
- Bloor J. M. G. y Grubb P.J. 2004. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional Ecology* 18: 337-348.
- Bunker D.E. y Carson W.P. 2005. Drought stress and tropical forest woody seedlings: effect on community structure and composition. *Journal of Ecology* 93: 794-806.
- Canham C. D., Finzi A.C., Pacala S.W y Burbank D.H.1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: Interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24:337-349.
- Chapman C. A., K. Kitajima, A. E. Zanne, L. S. Kaufman y M. J. Lawes. 2008. A 10-year evaluation of the functional basis for regeneration habitat preference of trees in an African evergreen forest. *Forest Ecology and Management*
- Coley P.D, Bryant J.P., Chapin F.S. III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Cornelissen J. H. C., B. Cerabolini, P. Castro-Díez, P. Villar-Salvador, G. Montserrat-Martí, J. P. Puyravaud, J.P., M. Maestro, M. J. A. Werger y R. Aerts. 2003. Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal Vegetation Science* 14: 311-322.

- Coomes D. A. y P. J. Grub. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70: 171-207.
- Delissio L.J. y Primack R.B. 2003. The impact of drought on the population dynamics of canopy-tree seedlings in an aseasonal Malaysian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 19: 489-500
- Engelbrecht B.M.J. y Kursar T.A. 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* 136: 383-393.
- Fynn R. W.S., Morris C. D. y Kirkman K.P. 2005. Plant strategies and trait trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. *Journal of Ecology* 93: 384-394.
- Galindo Jaimes L., González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P. F y García-Barrios L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus spp.* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162: 259-272.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- García-Barrios L. y González-Espinosa M. 2004. Change in oak to pine dominance in secondary forests may reduce shifting agriculture yields: experimental evidence from Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 102: 389-401.
- González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P.F., Ramírez-Marcial N. y Gaytán-Guzmán P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests of the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2:351-360.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Quintana-Ascencio P.F. y Martínez-Icó M. 1995. La utilización de encinos y la conservación de la biodiversidad en Los

- Altos de Chiapas. Reporte Científico, Universidad Autónoma de Nuevo León, Número Especial 15: 183-197.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Galindo-Jaimes L., Camacho-Cruz A., Duncan G., Cayuela L. y Rey-Benayas J. M. 2009. Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investigación ambiental* 1: 40-53.
- Grubb J.P., Lee W.G., Kollmann J. y Bastow W.J. 1996. Interaction of irradiance and soil nutrient-supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal Ecology* 84: 827-840.
- Guariguata, M. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in Neotropical secondary forests:management implications. *Ecological Applications* 10:145 - 154.
- Huante P., E. Rincón y I. Acosta. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9: 849-858.
- Hunt R. y J.H.C. Cornelissen. 1997. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *New Phytol.* 135: 395-417
- Hunt R., D.R. Causton, B. Shipley y A. P. Askew. 2002. A Modern Tool for Classical Plant Growth Analysis. *Annals of Botany* 90: 485-488.
- Hooper E., Condit, R. y Legendre, P. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12: 1626-1641.
- Kappelle M. y A. D. Brown. 2001. Bosques nublados del neotrópico. Instituto Nacional de la Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Kitajima K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*. 98: 419-428.
- Kobe R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187-201.

- Köhler P., T. Ditzer y A. Huth. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 591-602.
- Latham R.E. 1992. Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resource varied experimentally. *Ecology* 73: 2129-2144
- Leakey A. D. B., M. C. Press y J. D. Scholes. 2003. Patterns of dynamic irradiance affect the photosynthetic capacity and growth of dipterocarp tree seedlings. *Oecologia* 135: 184-193.
- Lee D. W. 1996. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology* 77: 568-580.
- Lin J., P.A. Harcombe, M. R. Fulton y R.W. Hall. 2002. Sapling growth and survivorship as a function of light in a mesic forest of south Texas, USA. *Oecologia* 132: 428-435.
- Meazine D. y B. Shipley. 1999. Interacting components of interspecific relative growth rate: constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply. *Functional Ecology* 13: 611-622.
- Meinzer F. C. 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134: 1-11.
- Montgomery R. A. y R. L. Chazdon. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165-174.
- Niklas K. J. y B. J. Enquist. 2002. On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots. *The American Naturalist* 159: 482-497.
- Pearson T. R. H., Burslem D.F.R.P., Goeriz R.E. y Dalling J.W. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* 137: 456-465.
- Penfold G. C. y Lamb D. 2002. A test of the hypothesis of ecological equivalence in an Australian subtropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 327-352.
- Peña-Claros M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35: 450-461.

- Poorter L. y Rose S. A. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142, 378-387.
- Poorter L. 1999. Growth responses of 15 rain forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.
- Portsmuth A. y Ü. Niinemets. 2007. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology* 21: 61-77.
- Quero, J. L. 2007. Mecanismos y procesos implicados en la regeneración del bosque mediterráneo en respuesta a la heterogeneidad ambiental: desde la fisiología hasta la demografía. Tesis de doctorado. Universidad de Granada. España. 268 pp.
- Ramírez-Marcial, N. 2003. Survival and growth of tree seedlings in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forests. *J. Veg Sci.* 14:881-890.
- Ramírez-Marcial, N., A. Camacho-Cruz y M. González-Espinosa. 2005. Potencial florístico para la restauración de bosques en Los Altos y Montañas del Norte de Chiapas. En: M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya (eds.). *Diversidad biológica de Chiapas*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Reich P. B. y M. B. Walters. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- Reich, F. (2005). La fisiología de plantas. *Ecology*, 14-21.
- Ruiz-Robledo J. 2002. Ecofisiología de las especies caducifolias y perennifolias relacionadas filogenéticamente. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba, España.

- Ruiz-Robledo J. y R. Villar. 2005 Relative growth rate and biomass allocation in ten woody species with different leaf longevity using phylogenetic independent contrasts PICs. *Plant Biology* 7: 484-494.
- Romero-Nájera I. 2000. Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Sack L. y Grubb P.J. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* 131: 175-785.
- Saldaña-Acosta A., J. A. Meave y L.R. Sánchez-Velázquez. 2009. Seedling biomass allocation and vital rates of cloud forest tree species: Responses to light in shade house conditions. *Forest Ecology and Management*. 258: 1650-1659
- Singhakumara B. M. P., H. K. Gamage y M. S. Ashton. 2003. Comparative growth of four *Syzygium* species within simulated shade environments of a Sri Lankan rain forest. *Forest Ecology and Management* 174: 511-520.
- Sipe T.W. y Bazzaz F.A. 1995. Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: survival and growth. *Ecology* 76: 1587-1602.
- Slik J. W. F. 2005. Assessing tropical lowland forest disturbance using plant morphological and ecological attributes. *For. Ecol. Manage.* 205:241-250.
- Sobrado M. A. 1991. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology* 5: 608-616.
- Sterck F. J., L. Poorter y F. Shieving. 2006. Leaf traits determine the growth survival trade off across rain forest tree species. *The American Naturalist* 167: 758-765.
- Toledo V. M, P. Alarcón-Chares, P. Moguel, M. Olivo, A. Cabrera, E. Lyequien y A. Rodríguez-Aldabe. 2002. Biodiversidad y Pueblos indios en México y Centroamérica. *Biodiversitas* 43: 1-8
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, M. E. Sánchez-Coronado, M. Rojas-Aréchiga y A. I. Bátis. 2000. Seed ecology at the northern limit of the tropical rain forest in America. En: M. Black, K. J. Bradford y J. Vázquez-Ramos (eds.).

- Seed Biology: Advances and Applications, pp. 375-388. CAB International, Nueva York.
- Veenendaal E. M., Swaine M.D., Lecha R.T., Walsh M.F., Abebrese I. K., and Owusu-Afriyie. 1996. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Functional Ecology* 10: 501-511.
- Villar R., E. J. Veneklaas, P. Jordano y H. Lambers. 1998. Relative growth rate and biomass allocation in 20 *Aegilops* (Poaceae) species. *New Phytol.* 140:425-437.
- Villar R., J. Ruiz-Robledo, J. L. Quero, H. Porter, F. Valladares y T. Marañón. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Villar R., T. Marañón, J. L. Quero, P. Panadero, F. Arenas y H. Lambers. 2005. Variation in relative growth rate of 20 *Aegilops* species (Poaceae) in the field: The importance of net assimilation rate or specific leaf area depends on the time scale. *Plant and Soil* 272: 11-27.
- Wright I. J. y M. Westoby. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87: 85-97.
- Wright I. J. y M. Westoby. 2000. Cross-species relationships between seedlings relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* 14:97-107.

## **CAPÍTULO 4. Plantaciones de enriquecimiento y sitios potenciales para la restauración de bosques montanos**

### RESUMEN

Debido a su posición geográfica e historia geológica, Chiapas alberga una gran diversidad de flora y fauna, que junto con las tradiciones culturales generan un mosaico de paisajes complejos. Esta diversidad tiene un alto valor para el mantenimiento de funciones y servicios ecosistémicos que han sido alterados por actividades antrópicas tales como la agricultura extensiva, tala inmoderada y el establecimiento de nuevos asentamientos ocasionando la pérdida de la cobertura forestal y principalmente la diversidad de especies nativas. El objetivo de este estudio fue reintroducir y evaluar el desempeño de grupos ecológicos de árboles nativos y su relación con áreas potenciales para la restauración en los bosques de montaña en Chiapas. A lo largo de tres regiones fisiográficas del Estado: Altos, Montañas del Norte y Frontera fueron establecidas 38 parcelas piloto (desde el año 2000 hasta el 2007) bajo algún grado de disturbio, donde un total de 10 680 individuos correspondientes a 50 especies arbóreas nativas fueron reintroducidos. Evaluamos su desempeño en altura, diámetro y supervivencia. Las especies fueron asignadas a cuatro grupos ecológicos: *Pinus*, *Quercus*, Tolerantes a la sombra e Intolerantes a la sombra mientras que, las áreas potenciales para la restauración se clasificaron en tres tipos: Alto, Medio y Bajo. Asimismo, relacionamos el desempeño de los grupos ecológicos con las tres áreas potenciales para la restauración. Las especies reintroducidas en la región de las Montañas del Norte, alcanzaron el mayor crecimiento y supervivencia, debido a la benignidad ambiental que caracteriza esta zona. Los cuatro grupos ecológicos obtuvieron el mejor desempeño en las áreas con Alto potencial para la restauración. Los resultados sugieren que una estrategia viable para recuperar los bosques de montaña es la reintroducción de grupos de especies nativas acordes al área a restaurar lo cual, asegura un mejor crecimiento y supervivencia que a su vez,

promueven diversas relaciones ecológicas que pueden mantener el funcionamiento del ecosistema. De esta manera, las prácticas de restauración deben estar orientadas a conocer la biología y ecología de las especies a introducir, caracterizar el espacio físico-geográfico y evaluar el aspecto socioeconómico de la población que habita estos lugares. Aunque esto último, sigue siendo una tarea pendiente.

## INTRODUCCIÓN

En las áreas montañosas de Chiapas (1500 - 2700 msnm) se ha registrado alta diversidad en la flora (Miranda, 1952; Breedlove, 1973, 1981), fauna (Álvarez del Toro, 1993) y cultura (Parra-Vázquez *et al.*, 1989). Sin embargo, actividades antrópicas como la agricultura y el establecimiento de nuevos asentamientos tienen como consecuencia la continua pérdida de la cobertura vegetal y, por lo tanto, de la fauna que ocupa esas áreas (Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000). A pesar de que cada año se invierten cuantiosos recursos para la producción de millones de plantas en viveros oficiales, la masa forestal no se recupera (González-Espinosa *et al.*, 1991; Ramírez-Marcial *et al.*, 2005).

Particularmente, la reducción de las áreas montañosas se ha acentuado por los sistemas tradicionales para la agricultura (roza - tumba - quema), la extracción forestal (madera y leña), el pastoreo, el ramoneo extensivo y el pisoteo de las plántulas, juveniles e individuos rebrotados de un amplio número de especies leñosas por animales domésticos (Ramírez-Marcial *et al.*, 1996, Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000). Lo anterior, conlleva al deterioro del equilibrio ecológico y de la capacidad productiva de los suelos (Heuveldop y Chang, 1981; Garríguez, 1983; García-Barrios y González-Espinosa, 2004).

El cambio en los patrones de uso de suelo puede alterar la composición y estructura de los bosques, y en consecuencia, las condiciones ecológicas para la regeneración de las especies nativas (Camacho-Cruz *et al.*, 2002, Galindo-Jaimes *et al.*, 2002). En algunos estudios, se ha documentado que con la disminución

inmediata en la densidad de individuos y la eliminación de los árboles más grandes se crean claros en el dosel que alteran seriamente las condiciones microambientales (p. ej., mayor radiación solar a todos los niveles verticales de la vegetación, incremento en la temperatura del suelo y aumento en la tasa de evaporación de la humedad) (Barik *et al.*, 1996; Pulido *et al.*, 2000; Ramírez-Marcial *et al.*, 2003; Romero-Najera, 2000).

En la actualidad existe un interés en la conservación, recuperación y uso duradero de los recursos forestales (Pulido, 2002; Ramírez-Marcial *et al.*, 2005). Aunque sería imposible lograr restaurar un ambiente similar al original (Vásquez-Yánes y Batis, 1996; Balaguer, 2002), pueden realizarse estrategias viables para la recuperación de comunidades forestales, de tal manera que se genere una mayor variabilidad de condiciones de hábitat y de microclima que favorezcan a los dispersores y promuevan la regeneración de una mayor diversidad de especies (Guariguata *et al.*, 1995; Carnevele y Montagnini, 2000).

Una de las estrategias consiste en la reintroducción de plantas nativas en sitios apropiados, la cual es una herramienta para la restauración de áreas degradadas que conlleva a mejorar la estructura de la vegetación, microclimas y suelos (Pedraza y Williams-Linera, 2003; Ramírez-Marcial *et al.*, 2005). Sin embargo, el uso de plantaciones para recuperar las propiedades del bosque (fertilidad de los suelos, estructura arbórea y riqueza de especies) dependerá de objetivos económicos, administrativos (Guariguata y Ostertag, 2001) y sociales, además de los estrictamente técnicos y biológicos (Ramírez-Marcial *et al.*, 2005).

En este capítulo se evaluó el crecimiento y la supervivencia de 10 680 individuos correspondientes a 50 especies arbóreas reintroducidas en 38 parcelas establecidas desde el año 2000 hasta el 2007 en comunidades pertenecientes a las regiones Altos, Montañas del Norte y Frontera de Chiapas. El total de las especies de árboles nativos fueron clasificados en cuatro grupos ecológicos y se identificaron tres tipos áreas potenciales (alto, medio y bajo) para la restauración exitosa en los

bosques de montaña en Chiapas. Finalmente se relacionó el desempeño de las especies arbóreas dentro de estas áreas.

## MÉTODOS

*Área de estudio.* El presente trabajo se realizó en tres regiones del estado de Chiapas: Altos, Montañas del Norte y Frontera con elevaciones altitudinales que van desde los 1500 hasta 2700 msnm (Fig. 1). El clima es templado - subhúmedo, C (w''2) (w) (García, 1987) con temperaturas anuales de 13 - 23 °C. Las precipitaciones anuales en verano oscilan entre los 1100 - 2500 mm, el 85% ocurren desde mayo hasta octubre. La mayor parte presentan heladas que abarca desde el mes de noviembre hasta febrero (INEGI, 2007), aunque en la región Frontera no se presentan heladas (CONANP, 2007). La constitución geológica es de rocas sedimentarias del Mesozoico, Cretácico y Cenozoico; con laderas y pendientes pronunciadas (INEGI, 1985). La mayoría de los suelos son arcillas oscuras (leptosol y cambisol asociados con regozol) con profundidades entre los 30 - 100 cm. Estos suelos tienen un pH neutral o alcalino debido a su material parental (Mendoza-Vega et al., 2003).

### **Características generales de las tres regiones de estudio**

*Región Altos.* Se encuentra dentro de la región fisiográfica conocida como Los Altos de Chiapas, entre las coordenadas 91° 42' y 93° 18' de Longitud oeste, y 16° 07' a 17° 32' de Latitud norte. Localizada a una altitud mayor de 1500 msnm, la temperatura media anual va de 13 - 17 °C, con una precipitación media anual entre los 1100 - 1600 mm. Está compuesta por 18 municipios (San Andrés Larrainzar, Chalchihuitán, Pantelhó, Chenalhó, San Juan Chamula, Zinacantán, Mitontic, Tenejapa, San Cristóbal de Las Casas, Teopisca, Amatenango del Valle, Villas Las Rosas, Chanal, Huixtán, Oxchuc, Altamirano, Santiago el Pinar y Aldama) con una superficie aproximadamente de 27,850 km<sup>2</sup> (INEGI, 2007). La vegetación predominante incluye Bosque Mesófilo de Montaña, Bosque de Encino, Bosque de Pino-Encino (Miranda, 1952; Breedlove, 1981).

*Región Norte.* Localizada en la región fisiográfica Montañas del Norte, dentro de las coordenadas 17° 03' - 17° 43' Latitud Norte y 92° 43' - 93° 11' Latitud Oeste. Presenta rangos de elevaciones entre los 1500 y 2300 msnm, con una temperatura media anual aproximada de 15 °C, una precipitación anual promedio de 2000 - 2500 mm. La vegetación de la región corresponde a bosques de pino-encino, bosque de pino-encino-liquidambar, y el bosque mesófilo de montaña en menor extensión (Miranda, 1957, Breedlove, 1981). Está conformado por 15 municipios (Sunuapa, Chapultenango, Simojovel, El Bosque, Bochil, Jitotol, San Andrés Duraznal, Amatan, Ixhuatan, Rayón, Pantepec, Tapalapa, Tapilula, Coapilla, Pueblo Nuevo Solistahuacán) cubriendo una superficie de 18 000 km<sup>2</sup> aproximadamente.

*Región Fronteriza.* Comprende 5 municipios (La Trinitaria, Las Margaritas, La Independencia, Comitán de Domínguez y Tzimol). Esta dentro de las coordenadas 16° 04' - 16° 12' Latitud Norte y 91° 47' - 92° 08' Longitud Oeste. Presenta una altitud entre los 1300 - 1700 msnm, con una precipitación anual promedio de 800 - 1400 mm, la temperatura media anual entre 21 - 23 °C, en ciertas partes se llegan a presentar heladas desde noviembre hasta marzo. Las asociaciones vegetales son bosque de pino, bosque de pino-encino-liquidámbar, bosque mesófilo de montaña. En esta región se encuentra el área natural protegida, Parque Nacional Lagunas de Montebello, se localiza entre los municipios La Independencia y La Trinitaria y abarca una superficie de 6 425 hectáreas aproximadamente (CONANP, 2007).

### **Selección de las especies**

A lo largo de las áreas descritas anteriormente se plantaron 8 172 individuos de 46 especies arbóreas en 31 parcelas establecidas entre los años 2000 y 2004, ubicadas en 9 sitios dentro de las zonas montañosas de Chiapas. Asimismo se incorporaron datos de siete nuevas parcelas que se establecieron durante los meses de noviembre de 2006 - julio de 2007 en cuatro sitios con 2 508 individuos y cuatro especies. Todas las parcelas fueron establecidas en sitios con alguna alteración por

distintos disturbios (Fig. 1). La selección de las especies se basó en: (1) disponibilidad existente y (2) pertenencia de su existencia en la región de estudio.

Antes de la plantación los individuos fueron mantenidos en áreas abiertas con el fin de aclimatarse (endurecimiento) y tuvieron riego periódico y control de arvenses. La edad de las plantas osciló entre 6 y 12 meses antes de su reintroducción. Las mediciones de las distintas variables (altura, diámetro del tallo y supervivencia) comenzaron una semana después de que fueron plantadas las distintas especies. De cada individuo evalué su altura a la yema apical con un flexómetro y el diámetro basal del tallo con un vernier 0.01 precisión, además registré la supervivencia.

Los sitios fueron clasificados de acuerdo a cinco condiciones que presentaban: (1) acahual arbóreo, (2) áreas abiertas provenientes de zonas agrícolas, (3) matorral, (4) pastizal y (5) bosque de pino abierto.

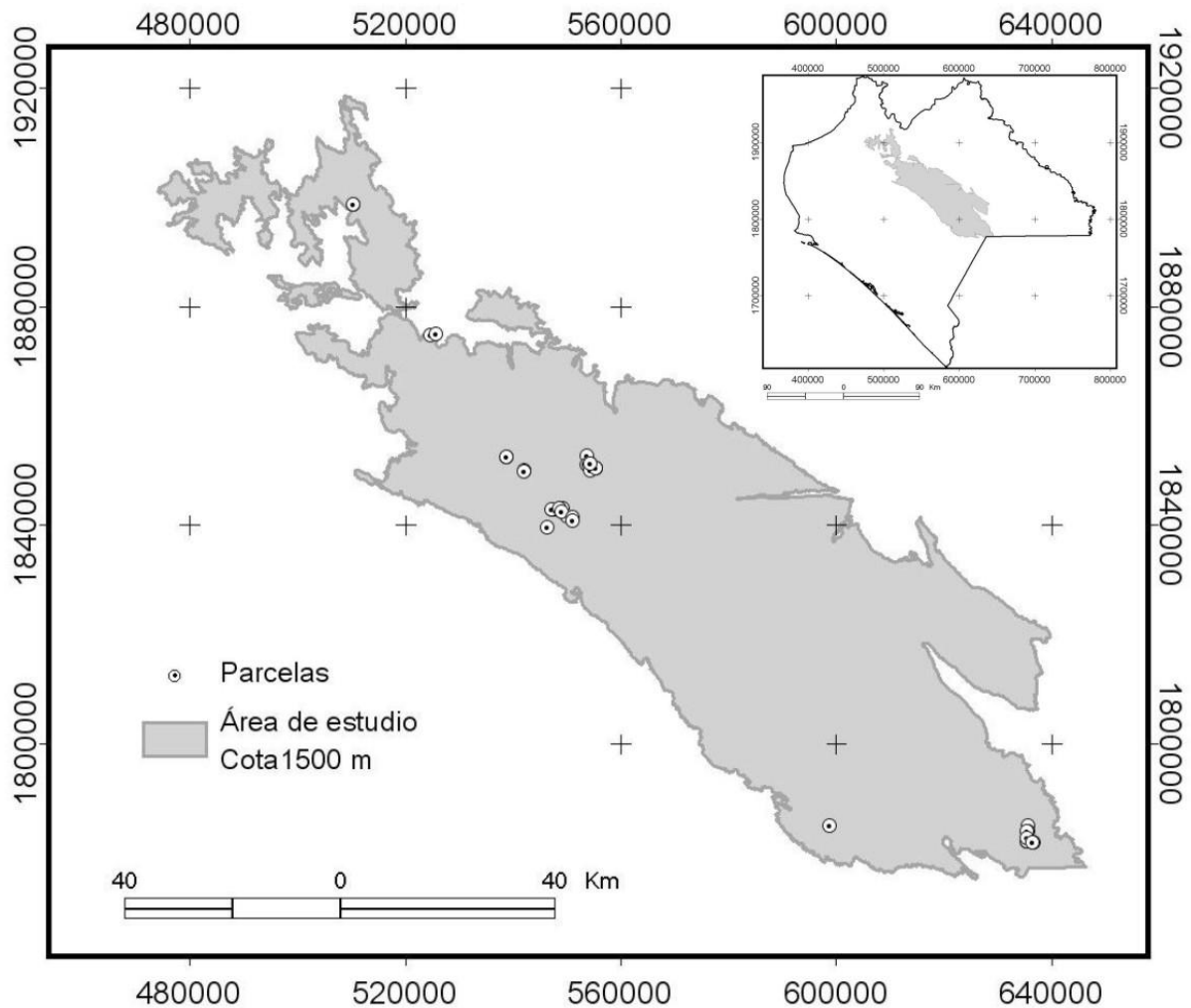
Fueron empleadas 50 especies arbóreas (Anexo 1) reintroducidas en un total de 38 parcelas de diferentes áreas y condiciones (Anexo 2).

### **Establecimiento de las plantaciones**

Todas las parcelas fueron delimitadas con estacas y cuerdas; luego se procedió al cercado con postes y alambre de púas. Esto con el fin de disminuir el efecto del ramoneo por vacas o borregos. Dentro de cada parcela el número de plantas vario de acuerdo al tamaño de la misma; y regularmente fueron distribuidas a distancias de 2 o 3 m entre cada una. Las plantas utilizadas se obtuvieron por germinación directa en tierra forestal y fueron mantenidas bajo condiciones de vivero en las instalaciones de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) unidad San Cristóbal. Con la finalidad de monitorear frecuentemente, cada planta fue numerada con etiqueta plástica adherida a la base del tallo con un alambre.

Para el traslado de las plantas del vivero hacia las diferentes parcelas se realizó con vehículos de 3 toneladas. La plantación se realizó con la ayuda de una pala cavahoyos con la que se abrieron las cepas a una profundidad de 25-30 cm.

del suelo superficial, depositando una planta sin bolsa dentro de cada orificio y rellenando con la misma tierra extraída.



**Figura 1.** Mapa de ubicación del área de estudio. La parte superior izquierda, corresponde a la región Altos, la parte media a Montañas del Norte y la parte inferior derecha a Frontera del estado de Chiapas. Los puntos indican las parcelas establecidas dentro de ellas.

#### VARIABLES DE RESPUESTA

*Crecimiento y supervivencia.* En cada planta se hizo una evaluación semestral de las dos variables de crecimiento: (1) altura máxima a la yema apical (cm) y (2) diámetro basal del tallo (cm). La supervivencia final de cada individuo se

determinó con presencia (planta viva = 1) o ausencia (planta muerta = 0) con respecto al número originalmente plantado y se calculó el porcentaje de supervivencia de cada especie en las diferentes regiones, condiciones y grupos ecológicos.

*Tasa relativa de crecimiento.* Para cada individuo se estimó la tasa relativa de crecimiento (TRC) basada en altura y diámetro de cada planta, usando la siguiente fórmula (Hunt, 1978):

$$TCR = (\ln h_2 - \ln h_1) / t_2 - t_1$$

Donde:

$\ln$  = logaritmo natural

$h_2$  = crecimiento final (altura o diámetro)

$h_1$  = crecimiento inicial (altura o diámetro)

$t_1$  = tiempo inicial

$t_2$  = tiempo final

*Índice de Respuesta Integrada.* Para obtener un parámetro adicional y que muestre el desempeño de cada especie, se calculó el índice de respuesta integrada (IRI; De Steven, 1991a, 1991b), que relaciona las tasas relativas de crecimiento (altura y diámetro) y el porcentaje de supervivencia:

$$IRI = \text{Proporción de supervivencia} \times TRC_{\text{altura}} \times TRC_{\text{diámetro}}.$$

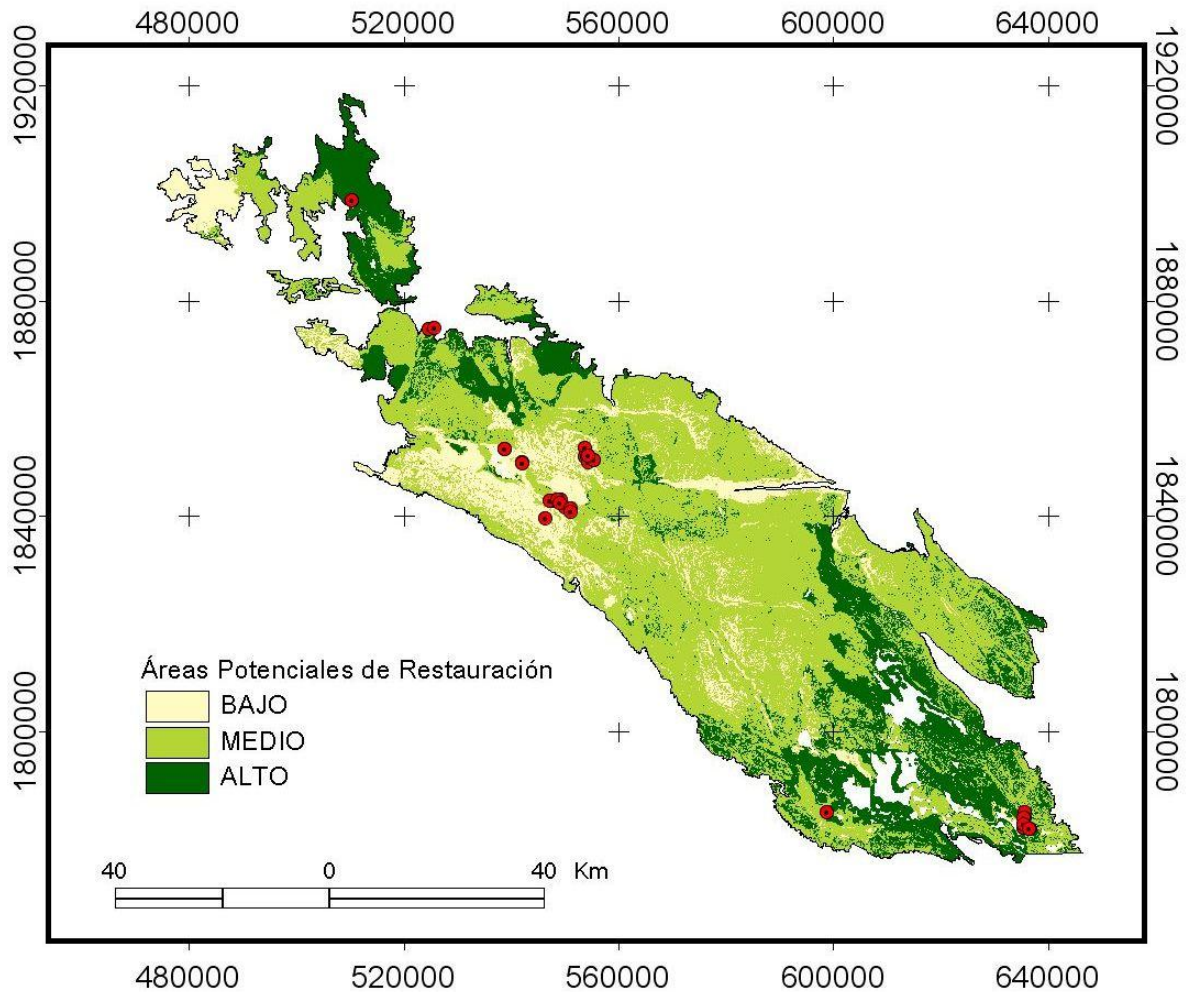
*Áreas potenciales para la restauración.* Galindo-Jaimes *et al.* (2009), realizaron un mapa donde utilizaron variables ambientales correspondientes a la región Altos, Montañas del Norte y Frontera a escala 1:50000. Donde se tiene sistematizada información sobre las variables de tipo topográfico (altitud y pendiente) y, climático (temperatura, precipitación y evapotranspiración). Con estas condiciones ambientales, se propusieron tres áreas potenciales para determinar la relación del desempeño de las especies con las áreas potenciales para la restauración. El potencial de restauración, es definido como la benignidad ambiental en el buen desempeño, el éxito de las plantaciones y especies para la restauración en función

de la fertilidad del suelo, humedad y la evapotranspiración. Las variables ambientales utilizadas para la elaboración de los mapas y definir las áreas potenciales fueron:

- a) Retención de agua. El modelo de elevación digital detecta los sitios donde hay mayor acumulación y determinar la tendencia de escurrimiento del agua. Favoreciendo el establecimiento y desarrollo de la vegetación. Con base en este modelo de elevación digital para la zona de estudio, se pudo generar la capa de información.
- b) Fertilidad y calidad de suelos. Esta capa fue obtenida a partir del trabajo realizado por González-Espinosa *et al* (2005), donde se construye un índice que explica los atributos físicos y químicos de los diferentes taxa edáficos (combinaciones de unidades, sub-unidades y fases físicas del suelo), junto con la información sobre la textura y las fases físicas disponibles en las cartas del INEGI 1:250000. Se asignó a cada taxón edáfico un valor categórico para uso forestal según las propiedades del tipo de suelo, asignando un puntaje entre 1 y 8 a cada una de las siguientes categorías: drenaje, profundidad efectiva, textura-estructura, saturación de bases, contenido de materia orgánica, reservas minerales, y contenido de arcillas. Estos puntajes se sumaron, obteniendo el dato de fertilidad para cada polígono, y luego se estandarizaron en relación al puntaje máximo (56).
- c) Evapotranspiración real. Con la evapotranspiración real se mide la pérdida de agua en el ambiente, este criterio ayuda a identificar las áreas cuyas pérdidas sean las menores posibles para cada sitio y que son favorables para el desarrollo de la cobertura vegetal; ya que está relacionado con la productividad primaria de los ecosistemas. A menor pérdida de agua, mayor productividad. Se basa en los datos combinados de precipitación y temperatura que recopilan periódicamente las estaciones meteorológicas de la zona.

Se generó un análisis para definir el mapa de potencial ambiental para la restauración, en donde se hizo las sumatorias de los valores generados por cada

criterio (Anexos 3 y 4). Las combinaciones de los valores derivados de los criterios arriba mencionados se utilizaron para clasificar a los sitios de acuerdo a su potencial alto, medio y bajo (Fig. 2; mas detalles, ver Galindo-Jaimes *et al.*, 2009).



**Figura 2.** Clasificación de las áreas potenciales de restauración para los Altos, Montañas del Norte y Frontera del estado de Chiapas.

*Análisis estadístico.* Las variables de crecimiento (altura, diámetro basal) y la supervivencia de las especies fueron evaluadas semestralmente y, a través de un análisis de varianza (ANOVA; Zar, 1974) determinamos el efecto de la región, la condición y el grupo ecológico al que fueron asignadas a las especies. Asimismo, obtuvimos el efecto del potencial de restauración, grupo ecológico y condición sobre las variables de respuesta: crecimiento (altura y diámetro basal) y

supervivencia de las especies. Todos los datos de crecimiento de las especies se encontraban normalizados debido a que ya estaban transformados al logaritmo natural. Todo fue realizado en el ambiente estadístico de R.

## RESULTADOS

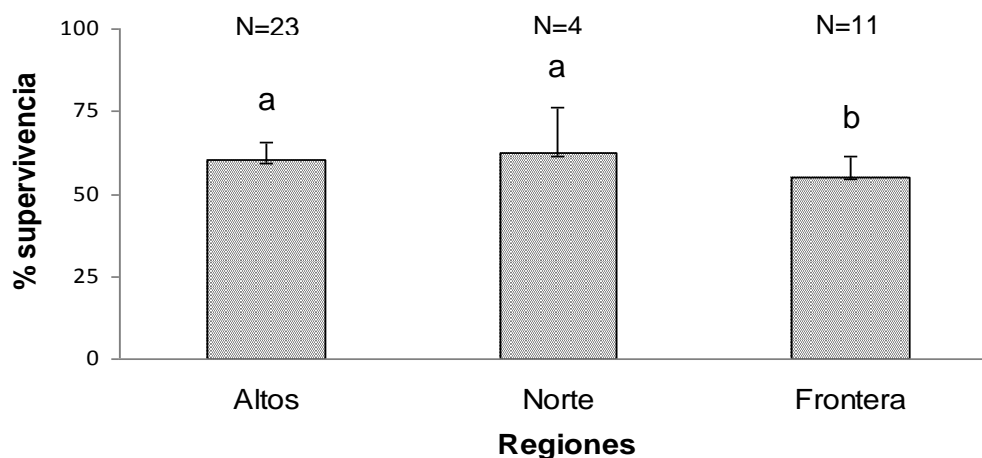
*Establecimiento de parcelas.* Reintroduje árboles nativos en 31 parcelas establecidas entre los años 2000 y 2004 y, siete parcelas más entre los años 2006 y 2007 todas ellas ubicadas en un rango altitudinal entre 1500 y 2700 msnm. Evalúe la supervivencia y crecimiento en altura y diámetro a la base del tallo de un total de 10 680 individuos que representan a 50 especies arbóreas nativas. Cuatro parcelas (11%) se encuentran en la región Montañas del Norte, 24 parcelas (63%) en Los Altos y 10 parcelas (26%) en la región Fronteriza. Las condiciones iniciales de las parcelas fueron clasificadas en cinco tipos: (1) acahual arbóreo con 16 parcelas (42%), (2) áreas abiertas provenientes de zonas agrícolas con 10 parcelas (26.3%), (3) matorral con seis parcelas (16%), (4) pastizal con cuatro parcelas (11%) y (5) bosque de pino abierto con solo dos parcelas (5%; Anexo 2).

Cada una de las 50 especies arbóreas fueron asignadas a alguno de los siguientes cuatro grupos ecológicos: (1) *Pinus* (todas las coníferas), (2) *Quercus* (todos los encinos-robles), (3) Tolerantes a la sombra y 4) Intolerantes a la sombra. El grupo que concentró el mayor número de especies fue el de tolerantes a la sombra con 29, seguido de intolerantes a la sombras con nueve, después el grupo de los encinos con siete y finalmente cinco especies para el grupo de las coníferas (Anexo 3).

### **VARIABLES DE RESPUESTA**

*Supervivencia.* La supervivencia de las especies reintroducidas en las primeras 31 parcelas fue del 53%, y de siete parcelas establecidas posteriormente fue del 84%. El promedio general de las 38 parcelas fue casi del 60%. De acuerdo a la figura 3, en la región Norte la supervivencia es mayor seguida de la región Los Altos y

finalmente la Frontera. Los resultados de ANOVA, muestran que la supervivencia en la Frontera tuvo diferencias significativas con Altos y Norte ( $F = 30.260, 2 \text{ g.l.}, p < 0.05$ ; Cuadro 1).

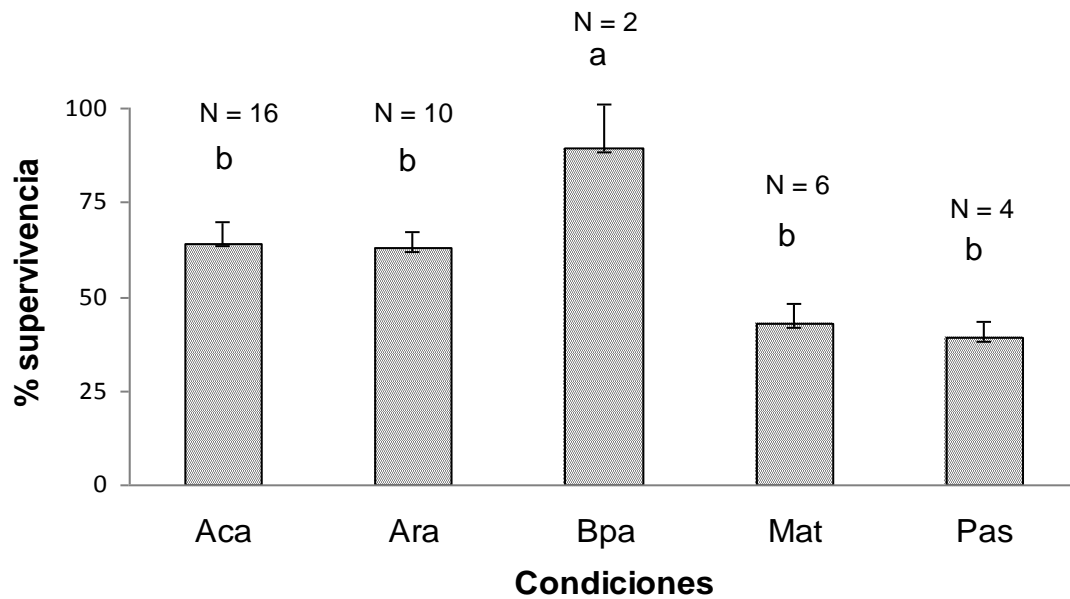


**Figura 3.** Porcentaje de supervivencia en 38 parcelas ( $\pm$  error estándar) ubicadas en las regiones Altos, Montañas del Norte y Frontera donde se reintrodujeron 50 especies arbóreas nativas. N = número de parcelas establecidas. Las letras arriba de las gráficas indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonferroni 95% intervalo de confianza.

Respecto a la condición inicial que tenían las parcelas antes de establecer las plantaciones (acahual arbóreo, áreas abiertas, bosque de pino abierto, matorral y pastizal), dentro del bosque de pino abierto se obtuvo la mayor supervivencia con aproximadamente 90%, mientras que en la condición de pastizal fue la menor con 39% (Fig.4). Asimismo, el bosque de pino abierto presenta diferencias significativas con el acahual arbóreo, áreas abiertas, matorral y pastizal ( $F = 14.631, 4 \text{ g.l.}, p < 0.05$ ; Cuadro 1).

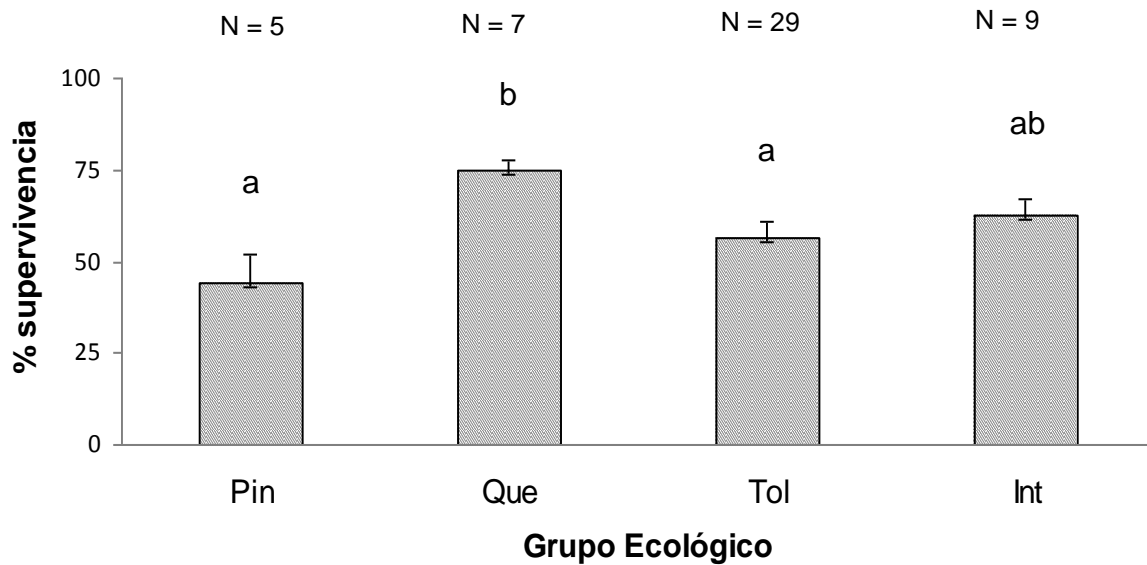
Las especies de encinos (*Quercus*) tuvieron una supervivencia alrededor de 75%, seguidas de las Intolerantes a la sombra con 63%, Tolerantes a la sombra 57% y finalmente el grupo de los *Pinus* con un 44% (Fig. 5). Dentro del grupo de los *Pinus* la especie que obtuvo la mayor supervivencia fue *Pinus tecunumanii* con 84%; y la menor fue *Pinus strobus* var. *chiapensis* con 19%; para el grupo de encinos,

*Quercus crispipilis* fue la especie con mayor supervivencia con 85% y *Quercus sp.* la de menor supervivencia (24%). En el grupo de las Tolerantes a la sombra, *Photinia microcarpa* fue el valor más alto de supervivencia (98%) la más baja fue presentada por *Prunus brachybotrya* (9%). Dentro del grupo Intolerates a la sombra, *Turpinia paniculata* presentó el valor máximo (86%) y *Myrica cerifera* presentó la mínima supervivencia (21%; Fig. 5; Anexo 3).



**Figura 4.** Porcentaje de supervivencia ( $\pm$  error estándar) calculada para las cinco condiciones iniciales de las 38 parcelas establecidas en la zona de estudio (Altos, Norte y Frontera). N = número de parcelas dentro de cada condición. Las letras indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonferroni 95% intervalo de confianza. Aca = Acahual arbóreo, Ara = Áreas abiertas, Bpa = Bosque de pino abierto, Mat = Matorral y Pas = Pastizal.

De las 50 especies arbóreas nativas, sólo dos especies (*Synardisia venosa* y *Daphnopsis tuerkheimiana*) fueron las menos exitosas ya que tuvieron mortalidad total. La supervivencia fue significativamente diferente entre los grupos ecológicos de *Quercus*, Tolerantes a la sombra y *Pinus* ( $F = 6.75$ , 3 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1).



**Figura 5.** Porcentaje de supervivencia ( $\pm$  error estándar) de los cuatro grupos ecológicos en el que están clasificadas las 50 especies arbóreas nativas. N = Número de especies dentro de cada grupo. Las letras arriba de las gráficas indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonferroni 95% intervalo de confianza. Pin = *Pinus*, Que = *Quercus*, Tol = Tolerante a la sombra e Int = Intolerante a la sombra.

El análisis de dos factores (condición y grupo ecológico) con cinco y cuatro niveles respectivamente, muestran que en el Matorral existen diferencias significativas del grupo de las Intolerantes a la sombra con *Pinus* y las Tolerantes a la sombra y en el Acahual arbóreo las Tolerantes a la sombra con *Pinus* y *Quercus* ( $F = 3.11$ , 10 g.l.,  $p < 0.05$ ). Asimismo, se realizó un análisis entre la condición y la región (tres niveles), donde se evidencia que en la condición Acahual arbóreo la región Altos presento diferencias significativas con Frontera; y dentro de la condición Matorral con Norte ( $F = 11.93$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1).

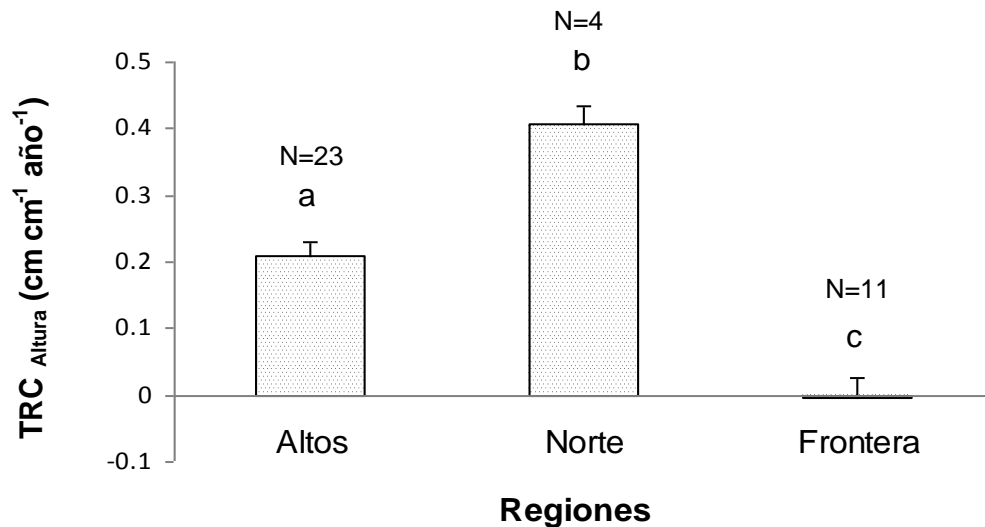
**Cuadro 1.** Análisis de varianza del porcentaje de supervivencia, de la tasa relativa de crecimiento en altura (TRCA), la tasa relativa de crecimiento en diámetro (TRCD) y el índice de respuesta integrada (IRI) de especies arbóreas nativas en Chiapas de acuerdo a los factores de variación (FV): Región (R), condición (C), grupo ecológico (GE) y potencial de restauración (PR). SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad,  $F$  = estadístico de la prueba,  $p$  = nivel de significancia.

FV	Supervivencia (%)				TRCA ( cm.cm <sup>-1</sup> .año <sup>-1</sup> )				TRCD ( cm.cm <sup>-1</sup> .año <sup>-1</sup> )				IRI			
	SC	gl	$F$	$p$	SC	gl	$F$	$p$	SC	gl	$F$	$p$	SC	gl	$F$	$P$
Región	68240.6	2	30.3	0.000	67.9	2	478.8	0.000	40.1	2	358.0	0.000	2073.9	2	36.0	0.000
Condición	66583.9	4	14.6	0.000	90.4	4	337.9	0.000	61.9	4	297.8	0.000	2374.3	4	21.1	0.000
Grupo ecológico	25118.1	3	6.7	0.000	40.4	3	177.3	0.000	35.7	3	209.7	0.000	770.8	3	7.9	0.000
Potencial	49041.2	2	20.8	0.000	19.8	2	124.2	0.000	2.5	2	20.1	0.000	822.8	2	12.9	0.000
C x R	23004.7	2	11.9	0.000	7.0	2	55.5	0.000	2.5	2	25.4	0.000	136.6	2	2.6	0.077
C x GE	32444.2	10	3.1	0.001	17.7	10	29.9	0.000	16.2	10	35.1	0.000	1517.2	10	6.5	0.000
P x GE	8868.6	6	1.3	0.254	12.2	6	29.3	0.000	10.5	6	32.3	0.000	696.9	6	4.0	0.001
GE x P	8868.6	6	1.3	0.254	12.2	6	29.3	0.000	10.5	6	32.3	0.000	696.9	6	4.0	0.001
Error total	1489471.5	392			531.	545			675.9	545			16407.7	392		
					0	3				3						

## Crecimiento

*Tasa relativa de crecimiento en altura (TRCA).* La tasa relativa de crecimiento en altura promedio final de las especies evaluadas, después de nueve años fue de 0.20  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  (31 parcelas) y las que se establecieron hace cuatro años tuvieron una TRCA de 0.08  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  (7 parcelas). El crecimiento promedio general en altura de las 38 parcelas independientemente de la región, condición y grupo ecológico fue 0.17  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ .

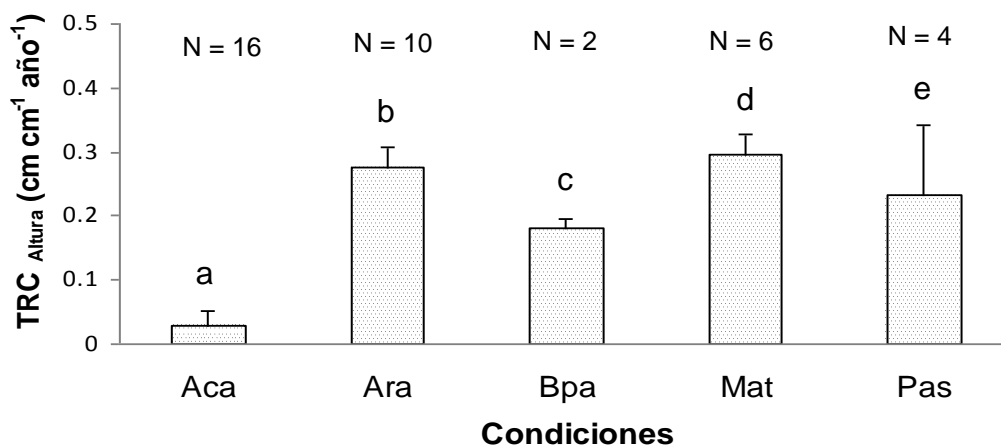
De acuerdo con la región, la zona Norte obtuvo el valor más alto (0.41  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ), después la región Altos (0.21  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) y por último la región Frontera (-0.01  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ; Fig. 6). El análisis estadístico demuestra que la tasa relativa de crecimiento en altura presentó diferencias significativas entre las tres regiones ( $F = 478.77$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1).



**Figura 6.** Promedio de la tasa relativa de crecimiento (TRC) para la altura máxima calculada en las plantas establecidas en las regiones de estudio: Altos, Montañas del Norte y Frontera del estado de Chiapas. N = número de parcelas establecidas. Las letras arriba de las gráficas indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonferroni 95% intervalo de confianza.

En cuanto a la condición inicial que presentaban las parcelas, el Matorral obtuvo el crecimiento más alto con 0.30  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  mientras que, el más bajo se

registró en el Acahual arbóreo con  $0.03 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ; (Fig. 7). Los resultados del ANOVA mostraron que existen diferencias significativas entre las condiciones iniciales ( $F = 337.86, 4 \text{ g.l.}, p < 0.05$ ; Cuadro 1).

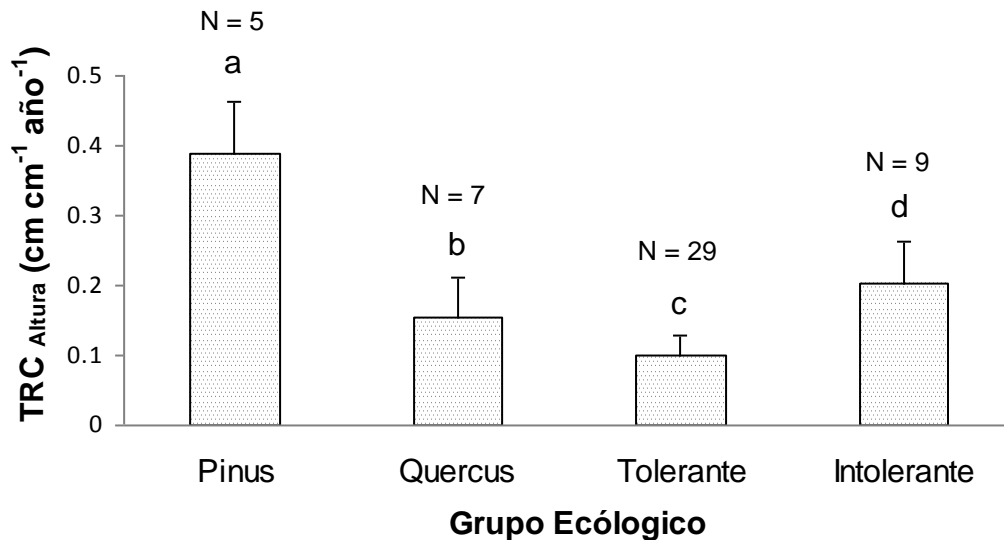


**Figura 7.** Promedio de la tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura para las cinco condiciones iniciales de las 38 parcelas establecidas en Los Altos, Norte y Frontera del estado de Chiapas. N = número de parcelas establecidas. Las letras arriba de la barra indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonferroni 95% intervalo de confianza. Aca = Acahual arbóreo, Ara = Áreas abiertas, Bpa = Bosque de pino abierto, Mat = Matorral y Pas = Pastizal.

Para los cuatro grupos ecológicos, las especies de coníferas (*Pinus*) mostraron un crecimiento significativamente mayor ( $0.39 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) que el del resto de los grupos: Intolerantes a la sombra,  $0.20 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ; *Quercus*,  $0.15 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  y Tolerantes a la sombra,  $0.10 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  (3 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1, Fig. 8).

Con respecto a las especies, dentro del grupo de las coníferas, *Pinus strobus* var. *chiapensis* obtuvo el máximo crecimiento ( $0.68 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) y el mínimo fue *Pinus tecunumanii* ( $0.22 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ); en el grupo de encinos, el crecimiento más alto fue de *Quercus laurina* ( $0.17 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) y el más bajo de *Quercus* sp. ( $-0.01 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ). Dentro del grupo de las Tolerantes a la sombra, *Fraxinus uhdei* fue el que tuvo el crecimiento máximo ( $0.42 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) y *Oreopanax xalapensis* ( $-0.26 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) fue el mínimo crecimiento y para las Intolerantes a la sombra, *Alnus*

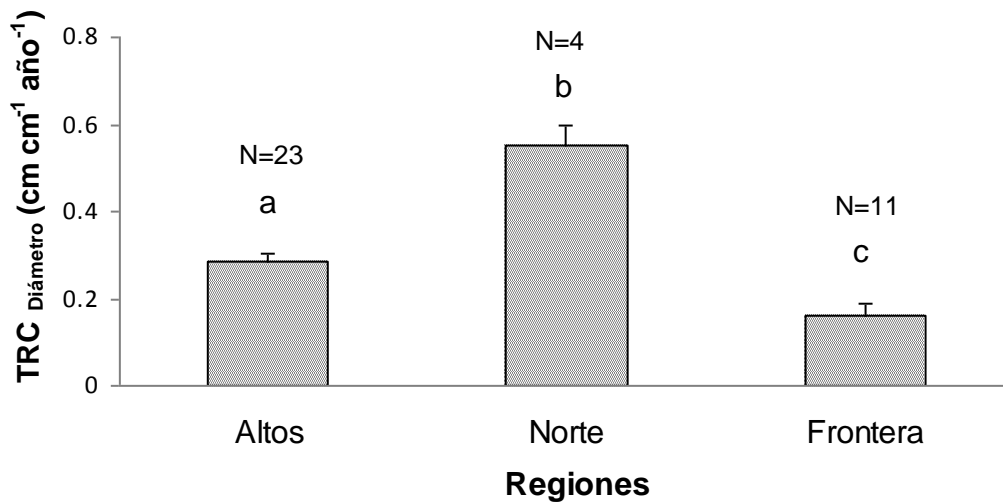
*acuminata* fue el valor más alto ( $0.37 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) y el valor más bajo *Turpinia paniculata* ( $-0.08 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ; Anexo 3). De acuerdo al análisis estadístico todos los grupos tuvieron diferencias significativas ( $F = 177.27$ , 3 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1).



**Figura 8.** Promedio de la tasa relativa de crecimiento (TRC) de altura del tallo para los cuatro grupos ecológicos en el que están clasificadas las 50 especies arbóreas nativas. N = Número de especies dentro de cada grupo. Las letras arriba de la barra indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonferroni 95% intervalo de confianza. Pin = *Pinus*, Que = *Quercus*, Tol = Tolerante a la sombra e Int = Intolerante a la sombra.

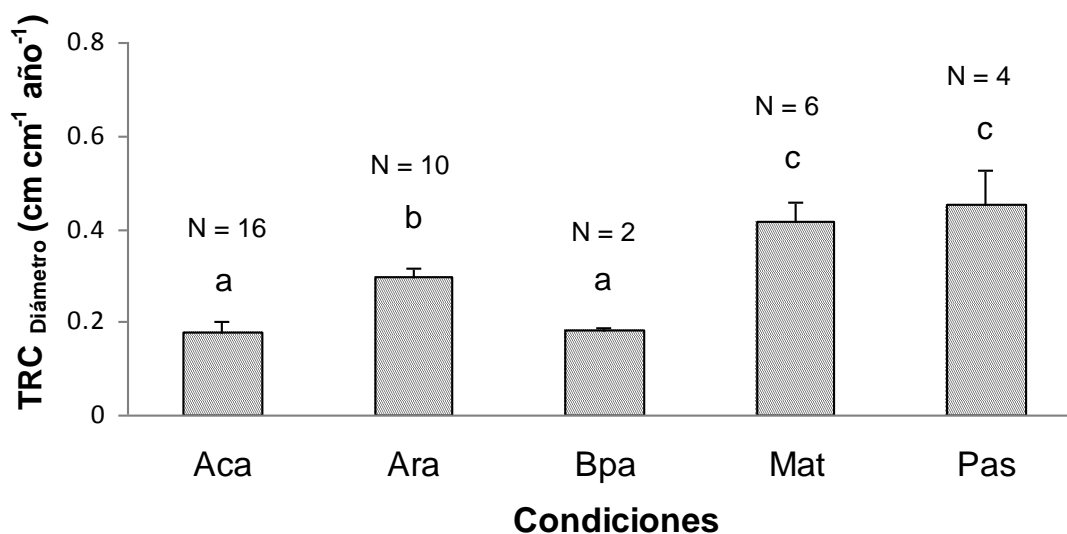
El análisis de dos variables efectuado entre las condiciones y los grupos ecológicos, presentó que dentro de la condición Matorral y Acahual arbóreo existen diferencias significativas entre los cuatro grupos ecológicos (*Pinus*, *Quercus*, Tolerantes a la sombra e Intolerantes a la sombra) ( $F = 29.86$ , 10 g.l.,  $p < 0.05$ ) y en la condición Pastizal, *Quercus* fue diferente con *Pinus*, Tolerante a la sombra e Intolerante a la sombra ( $p < 0.05$ ). El análisis entre las condiciones y las regiones, muestra que la TRCA dentro de la condición Pastizal las regiones tuvieron diferencias ( $F = 55.44$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ), en el Acahual arbóreo fue la región Altos y la región Frontera ( $p < 0.05$ ), otra condición que mostró diferencias significativas fue la del Matorral entre la región Altos y Norte ( $p < 0.05$ ; Cuadro 1).

*Tasa relativa de crecimiento en diámetro (TRCD)*. El crecimiento del diámetro a la base del tallo de las especies en parcelas que se establecieron hace nueve años fue de  $0.29 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  y las que tienen cuatro años presentaron un crecimiento de  $0.24 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ . De manera general el promedio de las 38 parcelas fue  $0.28 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ . Entre las tres regiones, la región Norte registró un diámetro significativamente mayor ( $0.55 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) que en Altos ( $0.29 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) y Frontera ( $0.16 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ). Según el análisis realizado se encontraron diferencias significativas entre regiones para esta variable de respuesta ( $F = 358.033$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1, Fig. 9).



**Figura 9.** Promedio de la tasa relativa de crecimiento para el diámetro (TRCD) máximo calculado para las regiones de estudio: Altos, Montañas del Norte y Frontera del estado de Chiapas. N = número de parcelas. Las letras arriba de la barra indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonferroni 95% intervalo de confianza.

El grosor del tallo dentro de las cinco condiciones iniciales, fue significativamente mayor en la condición pastizal y matorral ( $0.45 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ). En la condición de bosque de pino abierto y acahual arbóreo se registraron valores bajos ( $0.18 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ; Fig. 10). De acuerdo al análisis efectuado, la condición acahual arbóreo y bosque de pino abierto no presentan diferencias significativas, asimismo entre el matorral y pastizal tampoco presentan ( $p > 0.05$ ; Cuadro 1).

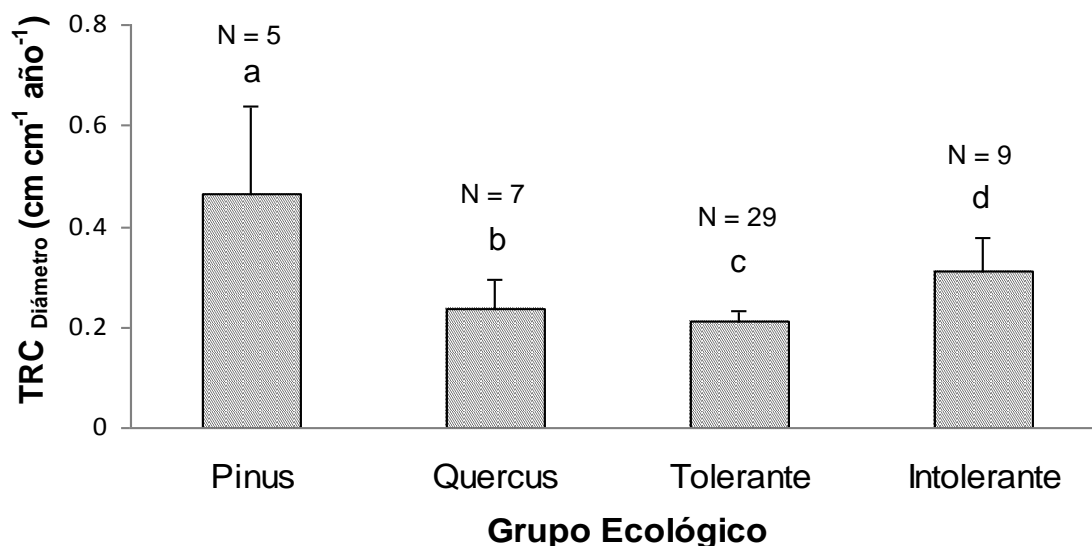


**Figura 10.** Promedio de la tasa relativa de crecimiento (TRC) del diámetro basal del tallo para las cinco condiciones iniciales de las 38 parcelas establecidas en Los Altos, Norte y Frontera del estado de Chiapas. N = número de parcelas establecidas dentro de cada condición. Las letras arriba de la barra indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonferroni 95% intervalo de confianza. Aca= Acahual arbóreo, Bpa = Bosque de pino abierto, Mat = Matorral, Ara = Áreas abiertas y Pas = Pastizal.

Con respecto a los cuatro grupos ecológicos donde se agruparon las 50 especies, el grupo de los *Pinus* mostró el crecimiento más alto ( $0.46 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ), seguidos de las intolerantes a la sombra ( $0.31 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ), luego el grupo de los *Quercus* ( $0.24 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ), y finalmente las tolerantes a la sombra ( $0.21 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) (Fig. 11). El grupo de los *Pinus* presentó diferencias significativas con los otros tres grupos ( $p < 0.05$ ) y las tolerantes a la sombra tuvieron diferencias significativas con las intolerantes a la sombra ( $p < 0.05$ ; Cuadro 6).

En el grupo de las coníferas, *Pinus strobus* var. *chiapensis* tuvo un crecimiento mayor ( $0.58 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) y *Pinus ayacahuite* el menor crecimiento ( $0.41 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ), en los encinos, *Quercus rugosa* fue el máximo valor ( $0.34 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) y el menor *Quercus* sp ( $0.12 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ), con las tolerantes a la sombra *Fraxinus uhdei*

presentó un crecimiento mayor ( $0.46 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) y el menor fue *Oreopanax xalapensis* ( $-0.07 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ). Las intolerantes a la sombra, *Juniperus gamboana* tuvo el máximo crecimiento ( $0.68 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) y el menor *Randia acuelata* ( $0.14 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ; Anexo 3). Los cuatro grupos ecológicos tuvieron diferencias significativas ( $F = 209.70$ , 3 g. l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1).

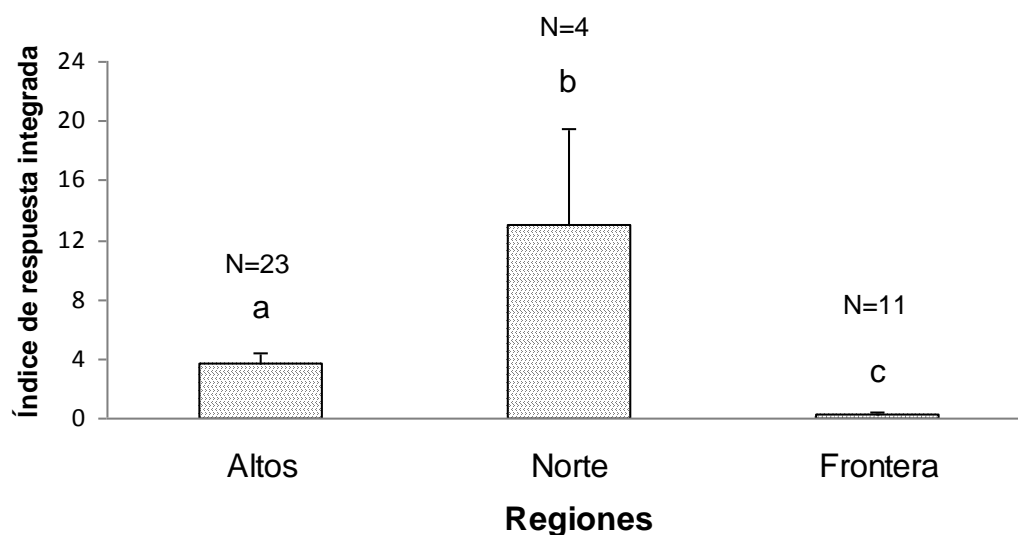


**Figura 11.** Promedio de la tasa relativa de crecimiento para el diámetro (TRCD) alcanzado por los cuatro grupos ecológicos en el que están clasificadas las 50 especies arbóreas nativas. N = Número de especies dentro de cada grupo. Pin = *Pinus*, Que = *Quercus*, Tol = Tolerante a la sombra e Int = Intolerante a la sombra. Las letras arriba de la barra indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonferroni 95% intervalo de confianza.

Se realizó un ANOVA de dos factores (condición y grupo ecológico) el cual indicó que en la condición acahual arbóreo todos los grupos mostraron diferencias significativas con los otros dos grupos ( $F = 35.05$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ). Por otro lado, dentro del pastizal el grupo de *Quercus* presentó diferencias significativas con el grupo de los *Pinus* y las tolerantes a la sombra e intolerantes a la sombra ( $p < 0.05$ ). También se analizó la interacción entre las cinco condiciones y las tres regiones, y se observó que en la condición acahual arbóreo en la región, los Altos mostró diferencias significativas con Frontera y en el matorral Altos con Norte; mientras

que dentro del pastizal todas las regiones tuvieron diferencias ( $F = 25.38$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1).

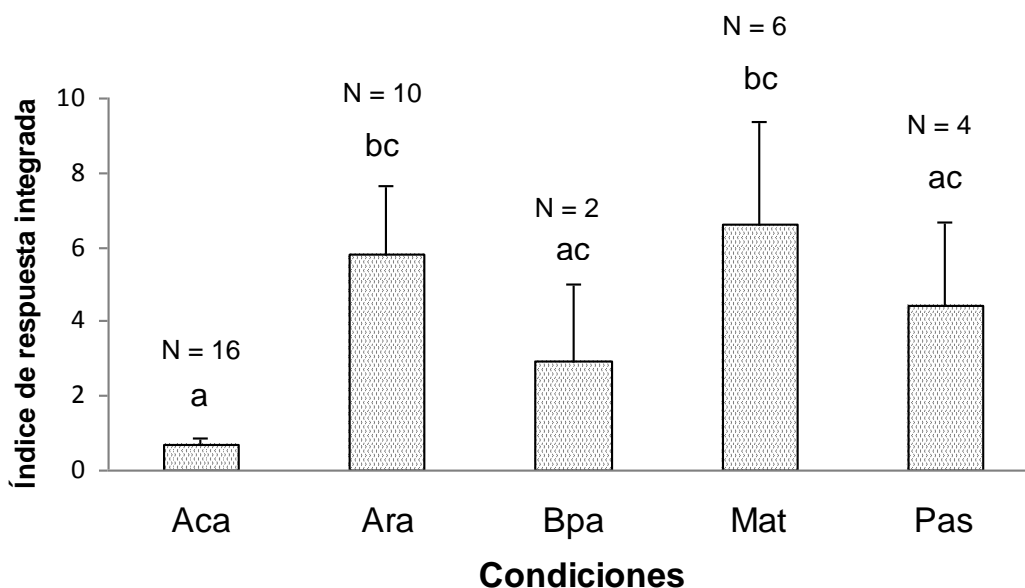
*Índice de Respuesta Integrado (IRI)*. El IRI combina los valores de las tasas relativas de crecimiento en altura y diámetro, con la proporción de supervivencia de cada región, condición inicial y grupo ecológico. En parcelas con nueve años de establecimiento (31 parcelas) el valor fue de casi 4 unidades mientras que aquellas establecidas hace cuatro años (siete parcelas) tuvieron un valor de 2.7 unidades. De manera general, las 38 parcelas tuvieron un valor de 3.7 unidades. La región Norte tuvo un valor significativamente mayor (13 unidades) que la región Altos con casi 4 unidades y la región Frontera con 0.3 unidades, se presentaron diferencias significativas entre las tres regiones ( $F = 36.04$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1, Fig. 12).



**Figura 12.** Promedio del índice de respuesta integrada para las regiones de estudio: Altos, Montañas del Norte y Frontera del estado de Chiapas. N = Número de parcelas. Las letras arriba de la barra indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonferroni 95% intervalo de confianza.

El matorral presentó el valor más alto (6.63) y el más bajo fue el acahual arbóreo (0.67; Fig. 13). De acuerdo con las condiciones iniciales, el acahual arbóreo

presenta diferencias significativas con los cuatro grupos ( $F = 21.09$ , 4 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1).

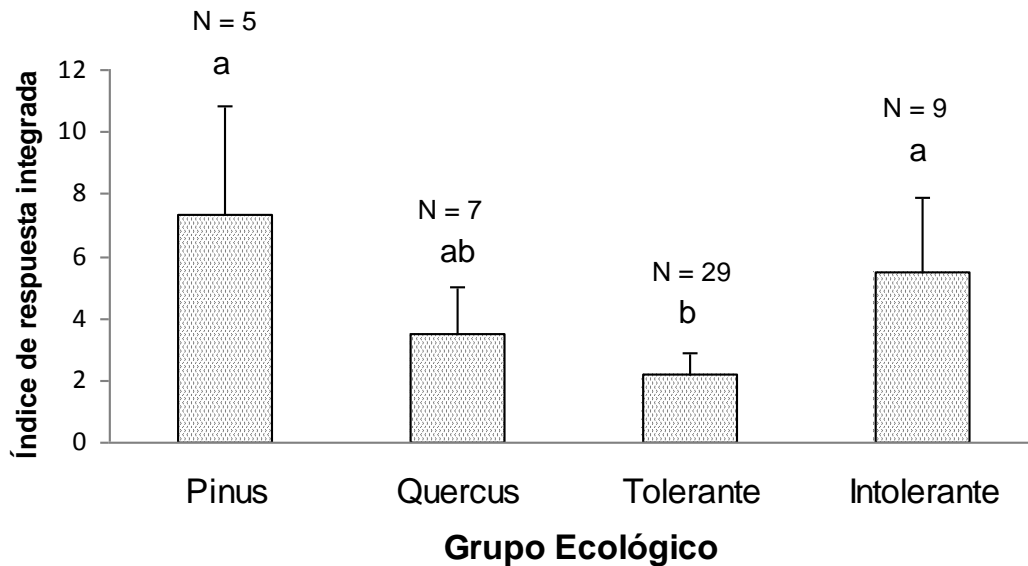


**Figura 13.** Promedio del índice de respuesta integrada de las cinco condiciones iniciales de las 38 parcelas establecidas en Los Altos, Norte y Frontera del estado de Chiapas. N = número de parcelas establecidas dentro de cada condición. Las letras arriba de la barra indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ), Bonforreni 95% intervalo de confianza. Aca= Acahual arbóreo, Bpa = Bosque de pino abierto, Mat = Matorral, Ara = Áreas abiertas y Pas = Pastizal.

En el grupo *Pinus* el IRI fue de 7.3, seguido para el grupo de las intolerantes a la sombra con 5.5, *Quercus* con 3.5 y el menor IRI lo registró el grupo de las tolerantes a la sombra con 2.2.

En el grupo de *Pinus*, la especie con menor valor fue *Pinus pseudostrobus* (3.3) y el máximo fue para *Pinus montezumae* (16.3); dentro de los *Quercus*, el mínimo valor fue para la especie *Quercus sp* (-0.02) y el máximo para *Quercus laurina* (3.4); en las tolerantes a la sombra, *Fraxinus uhdei* fue la especies con el valor más alto (14.4) mientras que *Myrsine juerguensenii* fue el valor más bajo (-0.9) y en las intolerantes a la sombra, *Juniperus gamboana* obtuvo el valor máximo con (15.2) y el mínimo *Turpinia paniculata* (-1.1; Cuadro 5). El único grupo que presentó

diferencias significativas fue el grupo de las tolerantes a la sombra con el grupo de *Pinus* y las Intolerantes a la sombra ( $F = 7.98, 3 \text{ g.l.}, p < 0.05$ ).



**Figura 14.** Promedio del índice de respuesta integrada para los cuatro grupos ecológicos en el que están clasificadas las 50 especies arbóreas nativas. N = Número de especies dentro de cada grupo. Las letras arriba de la barra indican la diferencia significativa entre los grupos ( $p < 0.05$ ). Pin = *Pinus*, Que = *Quercus*, Tol = Tolerante a la sombra e Int = Intolerante a la sombra.

El análisis de dos factores efectuado entre las condiciones y los grupos ecológicos mostró que en la condición matorral los grupos ecológicos tuvieron diferencias significativas y en el acahual arbóreo el grupo de los *Pinus* con las Tolerantes a la sombra ( $F = 6.476, 10 \text{ g.l.}, p < 0.05$ ). Además se efectuó otra interacción entre las cinco condiciones y las tres regiones, donde solamente la región Altos dentro de matorral tuvo diferencias significativas con la región Norte ( $p < 0.05$ ; Cuadro 1).

## Potencial de éxito para la restauración

Se utilizó información espacial referente a condiciones ambientales que definen la posibilidad de tener éxito en la restauración, a partir de que las plantas (especies arbóreas) puedan sobrevivir y crecer. Tres niveles de éxito (alto, medio y bajo) propuestos fueron tomados en este trabajo para distribuir y asignar el valor correspondiente a las parcelas piloto establecidas. De esta manera se realizó un análisis del desempeño (supervivencia y crecimiento) de las especies clasificadas en cuatro grupos ecológicos en relación al potencial de éxito de restauración.

**Cuadro 2.** Variables de respuesta: supervivencia (%), tasa relativa de crecimiento en altura (TRCA) y diámetro (TRCD) ( $\text{cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ ) y el índice de respuesta integrado (IRI) para cada grupo ecológico con las tres áreas potenciales de restauración. Las letras indican las diferencias significativas.

Grupo ecológico	Potencial	Supervivencia	TRCA	TRCD	IRI
<i>Pinus</i>	Alto	67.9 ± 12.1 <sup>a</sup>	0.33 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.46 ± 0.06 <sup>a</sup>	9.56 ± 2.64 <sup>a</sup>
	Medio	35.2 ± 9.8 <sup>a</sup>	0.35 ± 0.06 <sup>b</sup>	0.37 ± 0.05 <sup>b</sup>	3.07 ± 2.16 <sup>a</sup>
	Bajo	36.1 ± 10.8 <sup>a</sup>	0.48 ± 0.06 <sup>c</sup>	0.57 ± 0.06 <sup>c</sup>	10.69 ± 2.36 <sup>a</sup>
<i>Quercus</i>	Alto	79.6 ± 8.1 <sup>a</sup>	0.25 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.27 ± 0.03 <sup>a</sup>	5.80 ± 1.46 <sup>a</sup>
	Medio	76.1 ± 6.7 <sup>a</sup>	0.11 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.22 ± 0.04 <sup>a</sup>	2.27 ± 1.76 <sup>a</sup>
	Bajo	64.9 ± 9.9 <sup>a</sup>	0.02 ± 0.06 <sup>b</sup>	0.18 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.30 ± 2.16 <sup>b</sup>
Tolerantes a la sombra	Alto	64.9 ± 6.5 <sup>a</sup>	0.16 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.25 ± 0.03 <sup>a</sup>	3.53 ± 1.41 <sup>a</sup>
	Medio	46.1 ± 6.9 <sup>a</sup>	0.06 ± 0.04 <sup>b</sup>	0.18 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.87 ± 1.52 <sup>b</sup>
	Bajo	57.5 ± 9.2 <sup>a</sup>	0.05 ± 0.05 <sup>c</sup>	0.19 ± 0.05 <sup>b</sup>	1.88 ± 2.00 <sup>a</sup>
Intolerantes a la sombra	Alto	56.8 ± 7.3 <sup>a</sup>	0.28 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.31 ± 0.04 <sup>a</sup>	5.62 ± 1.59 <sup>a</sup>
	Medio	68.2 ± 7.7 <sup>a</sup>	0.09 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.25 ± 0.04 <sup>b</sup>	2.63 ± 1.67 <sup>b</sup>
	Bajo	63.9 ± 8.6 <sup>a</sup>	0.24 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.39 ± 0.04 <sup>b</sup>	8.97 ± 1.87 <sup>a</sup>

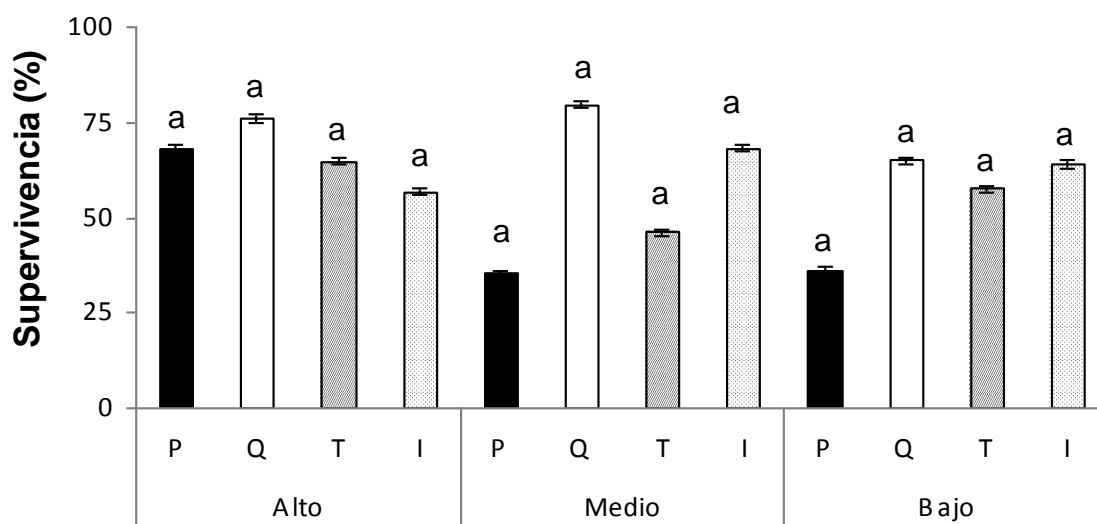
*Supervivencia.* En general la supervivencia promedio de las especies es mayor dentro de las áreas con potencial de restauración alto (66%), seguido de las áreas con potencial medio (58%) y el potencial bajo (52%). Además se encontraron

diferencias significativas en dichas áreas ( $F = 20.83$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1). La supervivencia dentro de las áreas con potencial de restauración fue variable. Dentro del potencial alto, las especies pertenecientes al grupo *Quercus* tuvieron la mayor supervivencia con 76%, seguido de *Pinus* con 68%, tolerantes a la sombra con 65% y finalmente el grupo de intolerantes a la sombra con 57%. Para el potencial medio, el grupo *Quercus* presentó el valor máximo (80%), seguido de Intolerantes a la sombra (68%), Tolerantes a la sombra (46%) y el grupo *Pinus* (35%). En áreas con potencial bajo, las especies del grupo *Quercus* e intolerantes a la sombra presentaron los valores más altos (65% y 64% respectivamente), seguidos del grupo tolerantes a la sombra (57%) y el grupo *Pinus* (36%; Cuadro 2).

Diferencias significativas entre grupos de especies no fueron encontradas en áreas con potencial de restauración medio ( $F = 1.633$ , 6 g.l.,  $p > 0.05$ ). En dichas áreas, *Quercus* presenta casi el doble de supervivencia promedio que las Tolerantes a la sombra y casi triplica la del grupo *Pinus*. (Fig. 15). Aunque en áreas con potencial de restauración bajo no se presentan diferencias significativas, *Quercus* casi duplica la supervivencia promedio de *Pinus* bajo estas condiciones.

De acuerdo al ANOVA, se encontraron pocas diferencias en los promedios de la supervivencia dentro de las especies a lo largo de las áreas potenciales para la restauración. El grupo *Pinus* mostró poca supervivencia en áreas con potencial bajo en comparación a las áreas con potencial alto (bajo: 36%; medio: 35% y alto: 68%). Para el grupo *Quercus*, la supervivencia fue mayor en áreas con potencial medio (bajo: 65%; medio: 80% y alto: 76%). Las especies del grupo tolerantes a la sombra, presentaron una supervivencia superior en áreas con potencial alto y en áreas con potencial medio la supervivencia fue inferior (bajo: 57%; medio: 46% y alto: 65%). Finalmente las especies intolerantes a la sombra en áreas con potencial medio la supervivencia fue mayor en contraste con las áreas con potencial alto (bajo: 64%; medio: 68% y alto: 57%). No fue posible detectar diferencias estadísticas significativas ( $F = 1.63$ ; 6 g.l.,  $p > 0.05$ ; Cuadro 1). Sin embargo la tendencia para los

grupos de especies *Pinus*, *Quercus* y Tolerantes es mantener mayor supervivencia en áreas con potencial medio y alto (Fig. 15).



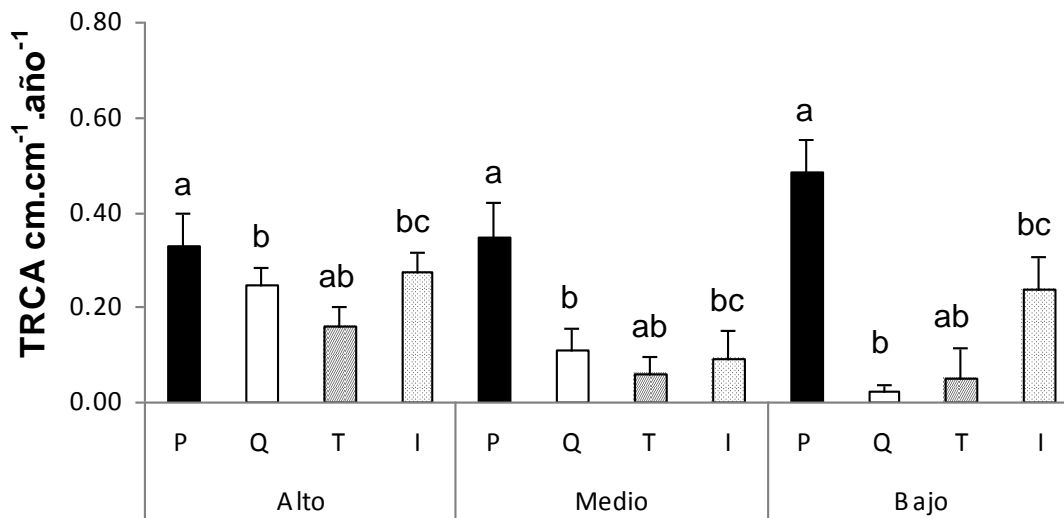
**Figura 15.** Porcentaje de supervivencia ( $\pm$  error estándar) para cuatro grupos ecológicos: *Pinus* (P), *Quercus* (Q), Tolerantes a la sombra (T) e Intolerantes a la sombra (I) dentro de las áreas potenciales para la restauración (Alto, Medio y Bajo). Las letras arriba de las gráficas representan las diferencias significativas de las especies dentro de cada área ( $p < 0.05$ ).

La tasa relativa de crecimiento en altura (TRCA). Entre grupos de especies varió de 0.13  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  en áreas con potencial medio a 0.24  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  en áreas con potencial alto, en las tres áreas se encontraron diferencias significativas ( $F=124.16$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ; Anexo 2). En áreas con potencial de restauración alto, el grupo de *Pinus* presentó los valores más altos de crecimiento en altura (0.30  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) mientras que el valor más bajo fue presentado por el grupo de las tolerantes a la sombra con 0.16  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ . En áreas con potencial bajo se presenta la misma respuesta con el grupo *Pinus* crecimiento en altura a una tasa de 0.35  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  y las especies del grupo tolerantes a la sombra a 0.06  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ . En áreas con potencial bajo, la máxima velocidad de crecimiento nuevamente fue presentada por las especies pertenecientes a *Pinus* con 0.48  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  y el menor crecimiento para los *Quercus* con 0.02  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  (Anexo 1).

El análisis efectuado entre el potencial y los grupos ecológicos, sólo mostró diferencias significativas, en la velocidad de crecimiento en altura, entre los grupos de especies que se desarrollan en las tres áreas. El grupo *Pinus* presentó diferencias significativas en su tasa de crecimiento con el grupo de los *Quercus*, el grupo de tolerantes a la sombra y el grupo de las Intolerantes a la sombra ( $F = 29.04$ , 6 g.l.,  $p < 0.05$ ; Fig. 16).

El crecimiento en altura de los grupos de especies a lo largo de las áreas potenciales fue variable. El grupo de los *Pinus* presentó mayor crecimiento dentro áreas con potencial bajo con  $0.48 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  respecto a las áreas con potencial alto y medio. De forma contraria, *Quercus* presento en áreas con potencial alto el mayor crecimiento en altura con  $0.25 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  mientras que en áreas con potencial bajo su crecimiento solo alcanzo  $0.02 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ . Para el grupo de las especies tolerantes a la sombra, la tasa de crecimiento en el potencial alto fue el valor más alto con  $0.16 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  respecto al crecimiento en áreas con potencial bajo donde se alcanzó un crecimiento de  $0.05 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ . Las especies del grupo intolerantes a la sombra, presentan su valor máximo dentro de las áreas con potencial alto con  $0.28 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  y el mínimo dentro del potencial medio con  $0.09 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  (Fig. 16; Cuadro 2).

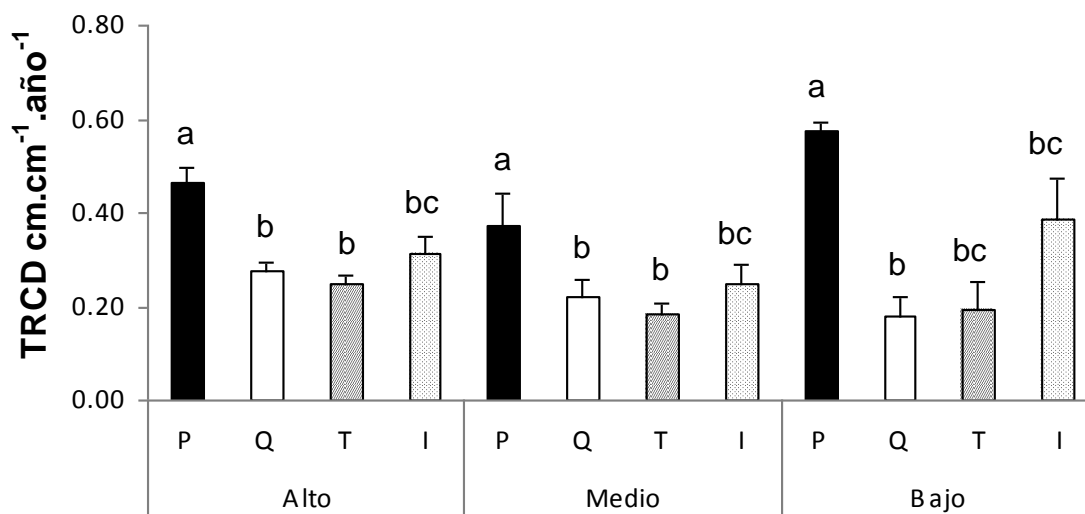
Diferencias significativas se encontraron en todas las áreas; dentro de *Pinus* y Tolerantes a la sombra el crecimiento de estas especies es significativamente diferente entre los potenciales, en el caso de *Quercus* el potencial bajo es diferente con el potencial alto y medio y para las Intolerantes a la sombra solo fueron encontradas que dentro del potencial medio su crecimiento es diferente con el potencial alto y bajo ( $F = 29.32$ , 6 g.l.,  $p < 0.05$ ).



**Figura 16.** Promedio de la tasa relativa de crecimiento (TRC) en la altura ( $\pm$  error estándar) calculado para cuatro grupos ecológicos: *Pinus* (P), *Quercus* (Q), Tolerantes a la sombra (T) e Intolerantes a la sombra (I) dentro de las áreas potenciales propuestas para la restauración (Alto, Medio y Bajo). Las letras arriba de las gráficas, son las diferencias significativas dentro de cada potencial ( $p < 0.05$ ).

*Tasa relativa de crecimiento en diámetro (TRCD).* El crecimiento basal del tallo en las tres áreas potenciales para la restauración fue mayor en el potencial alto (0.33 cm.cm<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>), seguido del potencial bajo (0.32 cm.cm<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>) y del potencial medio (0.26 cm.cm<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>). El análisis estadístico mostró que dentro del potencial medio existen diferencias significativas para la tasa de crecimiento en diámetro con las áreas con potencial alto y bajo ( $F= 20.061$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1 y 2). En las áreas con potencial alto, el grupo de los *Pinus* tuvieron el crecimiento más alto (0.46 cm.cm<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>), mientras que el más bajo fue para el grupo de Tolerantes a la sombra (0.25 cm.cm<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>). Para el potencial medio, la tasa de crecimiento en diámetro el grupo de los *Pinus* obtuvo fue la más alta con 0.37 cm.cm<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup> y el más bajo crecimiento fue el grupo de las Tolerantes a la sombra con 0.18 cm.cm<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>. En el potencial bajo, el grupo de *Pinus* mostraron el máximo valor (0.57 cm.cm<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>) y el mínimo valor fue para el grupo de los *Quercus* (0.18 cm.cm<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>; Fig. 17).

De acuerdo al ANOVA efectuado entre el potencial y el grupo ecológico, en las tres áreas se encontraron diferencias significativas entre los grupos ecológicos ( $F = 32.312$ , 6 g.l.,  $p < 0.05$ ). El grupo de los *Pinus* presentó de manera general los valores más altos en crecimiento del diámetro en las tres áreas potenciales para la restauración (bajo: 0.57, medio: 0.37 y alto: 0.46  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ). Para las especies pertenecientes a los *Quercus* su crecimiento fue disminuyendo de acuerdo al tipo de potencial de restauración (bajo: 0.18; medio: 0.22 y alto: 0.27  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ). Para las especies tolerantes a la sombra, el crecimiento en áreas con potencial alto fue de 0.25  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ , potencial medio 0.18  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  y potencial bajo 0.19  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ . Las especies intolerantes a la sombra tuvieron un crecimiento mayor dentro del potencial bajo con 0.39  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$ , mientras que en el potencial alto y bajo fue de 0.31 y 0.25  $\text{cm.cm}^{-1}.\text{año}^{-1}$  respectivamente (Fig. 17; Anexo 2). Las especies tienen diferentes tasas de crecimiento en el diámetro, por lo tanto el análisis estadístico mostró diferencias significativas en las tres áreas propuestas para la restauración ( $F = 32.31$ , 6 g.l.,  $p < 0.05$ ; Cuadro 1).



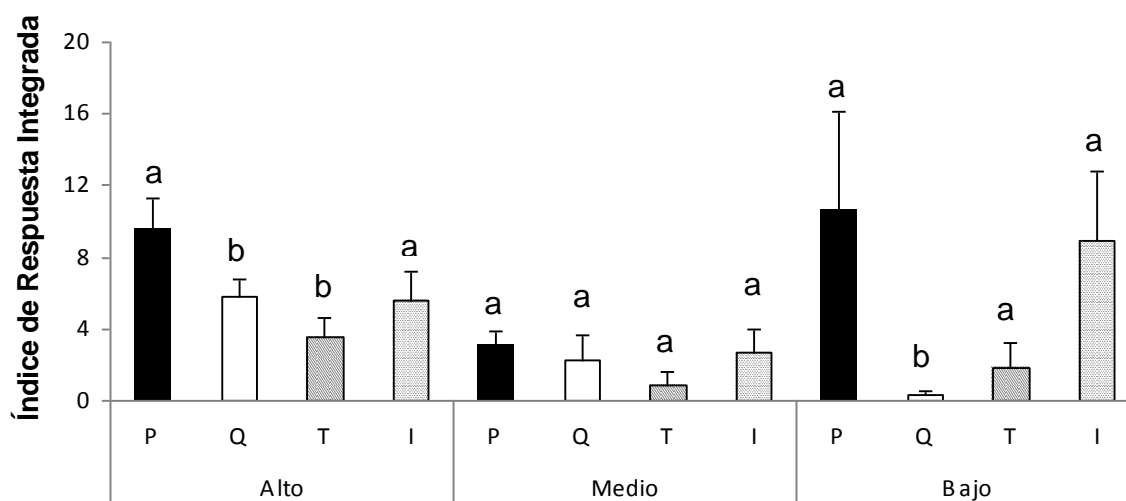
**Figura 17.** Promedio de la tasa relativa de crecimiento (TRC) en diámetro ( $\pm$  error estándar) calculado para cuatro grupos ecológicos: *Pinus* (P), *Quercus* (Q), Tolerantes a la sombra (T) e Intolerantes a la sombra (I) dentro de las áreas potenciales para la restauración (Alto, Medio y Bajo). Las letras arriba de las gráficas, son las diferencias significativas dentro de cada potencial ( $p < 0.05$ ).

*Índice de respuesta integrado (IRI)*. En las áreas con potencial alto para la restauración se presenta un IRI de 5 unidades, en el potencial medio es de 2 unidades y en el potencial bajo de 4 unidades, diferencias significativas del IRI se encontraron entre las áreas de potencial medio con alto y bajo ( $F = 12.86$ , 2 g.l.,  $p < 0.05$ ). En áreas con potencial alto, el índice de respuesta integrada para el grupo de *Pinus* presenta el valor más alto (9.5); seguidas del grupo de *Quercus* (5.8), las especies intolerantes a la sombra (5.6) y por último las tolerantes a la sombra (3.5). De la misma manera en el potencial medio, el máximo valor fue para el grupo de *Pinus* con 3.1 unidades, después las especies Intolerantes a la sombra que tuvieron un valor de 2.6; las especies de *Quercus* presentaron un valor de 2.2 y el valor más bajo fue para las especies pertenecientes a las tolerantes a la sombra con 0.8. En las áreas con potencial bajo, el grupo de los *Pinus* presentó el valor más alto con 10.6, las especies intolerantes a la sombra tuvieron un valor de 8.9, las especies tolerantes a la sombra su valor fue de 1.87 y finalmente el valor mínimo fue para el grupo de las especies *Quercus* con 0.3 unidades (Fig. 18).

En base al análisis estadístico efectuado entre el potencial de restauración y los grupos ecológicos, se evidencia que en las áreas con potencial alto, el grupo de los *Quercus* y tolerantes a la sombra presentaron diferencias significativas con el grupo de los *Pinus* y las intolerantes a la sombra; asimismo en el potencial bajo el grupo de *Pinus* con las tolerantes a la sombra ( $F = 4.03$ , 6 g.l.,  $p < 0.05$ ).

Para el grupo de los *Pinus*, dentro del potencial bajo el valor del IRI fue el más alto con 10.6 y en el potencial medio el más bajo con 3.1; en cambio los *Quercus* tuvieron su valor mayor dentro de las áreas con potencial alto (5.8) y el menor valor dentro de las áreas con potencial bajo (0.3). En el grupo de las tolerantes a la sombra, el IRI fue mayor (3.5) en áreas con potencial alto y en áreas con potencial medio fue menor (0.8). En cuanto a las especies intolerantes a la sombra, el valor más alto estuvo en áreas con potencial bajo (8.9) y el valor menor en áreas con potencial medio (2.6; Cuadro 8, Fig. 18). Existen diferencias significativas ( $F = 4.03$ , 6 g.l.,  $p < 0.05$ ) entre los grupos ecológicos y las áreas potenciales, es claro la

evidencia de que las especies tienen un IRI de acuerdo al área en el que están establecidas.



**Figura 18.** Promedio del índice de respuesta integrada ( $\pm$  error estándar) calculado para cuatro grupos ecológicos: *Pinus* (P), *Quercus* (Q), Tolerantes a la sombra (T) e Intolerantes a la sombra (I) dentro de las áreas potenciales propuestas para la restauración (Alto, Medio y Bajo). Las letras arriba de las gráficas, son las diferencias significativas dentro de cada potencial ( $p < 0.05$ ).

## DISCUSIÓN

Aunque el estudio tenga diferentes períodos de establecimiento y evaluación de las parcelas, los resultados obtenidos son suficientemente evidentes para mostrar diferencias entre las regiones, condiciones iniciales y los grupos ecológicos estudiados.

En la región Frontera la supervivencia de las especies tiende a ser menor que en las otras dos regiones (Fig.3), lo que, entre otros factores puede deberse a que en esta región la precipitación registrada es menos abundante que en las otras. Diversos estudios han demostrado que la escasez y variabilidad de las precipitaciones, tanto en su componente estacional como interanual, son factores

limitantes para el establecimiento de las plantas, causando un aumento en su mortalidad (Herrera *et al.* 1994; Rey y Alcántara 2000; Turner 2001).

En la condición de bosque de pino abierto, la supervivencia tiende a ser mayor comparada con las otras condiciones, presumiblemente por la cobertura que prestan los pinos del dosel (Fig. 4). Otros trabajos reportan que en parcelas de matorral, con características similares, los arbustos amortiguan las condiciones adversas (sequía) mediante la modificación del microclima; es decir, la temperatura media ambiental bajo los arbustos disminuye, la evapotranspiración es menor, y así se contribuye a mejorar el estado hídrico de los juveniles (Holmgren *et al.* 1997; Valladares 2001; Gómez-Aparicio, 2004).

Asimismo, la supervivencia de las plántulas es mayor en condiciones de sombra parcial, bajo árboles aislados, donde se evita, por una parte el desecamiento extremo de las zonas abiertas en verano, y por otra el déficit extremo de radiación en las zonas muy sombreadas (Marañón *et al.* 2004). Por lo cual, no podemos afirmar con exactitud que dentro de un bosque de pino abierto el factor temperatura sea una variable determinante en la supervivencia de las diferentes especies evaluadas, aunque sí fue claro que las diferentes especies permanecen más tiempo bajo condiciones sombreadas.

Dentro de los grupos ecológicos, las especies de *Quercus* sobreviven más que el grupo *Pinus* (Fig. 5), que fue el grupo funcional con menor supervivencia. Las especies de encinos tienen una alta supervivencia tanto en el interior como en el exterior del bosque (Álvarez-Aquino *et al.* 2004), en diferentes tipos de bosque (Camacho-Cruz *et al.*, 2002) y en diferentes hábitats sucesionales (Ramírez-Marcial *et al.*, 2006). En cuanto al grupo de las especies Tolerantes e Intolerantes a la sombra presentan altos niveles de supervivencia en dos tipos de hábitats sucesionales (Bosque temprano e intermedio), resultados similares fueron obtenidos por Ramírez-Marcial *et al.* (2006).

Respecto a las especies pertenecientes al grupo de los *Pinus*. La especie *Pinus tecunumanii* presenta la mayor supervivencia, posiblemente porque muestra

una mejor resistencia a la sequía que otras especies y son resistentes a plagas (Dvorak *et al.*, 2000).

En el grupo de los *Quercus*, la mayor supervivencia la tuvo *Quercus crispipilis*. Quintana-Ascencio *et al.* (1992) encontraron que las semillas de esta misma especie tuvo baja supervivencia en bosques con sombra profunda y que la mortalidad está asociada con la humedad. Asimismo, *Q. crispipilis* presenta baja supervivencia en lugares donde predominan las herbáceas, en comparación con individuos encontrados en sitios arbustivos, bosques secundarios y maduros.

Dentro de las especies Tolerantes a la sombra, *Photinia microcarpa* presentó la mayor supervivencia en contraste con *Prunus brachybotria* que tuvo la menor, mientras que para las Intolerantes a la sombra, *Turpinia paniculata* tuvo la supervivencia más alta y la menor estuvo en *Myrica cerífera*. Un estudio realizado por Ortíz (2006) dentro del Parque Nacional Lagunas de Montebello, encontró que *Prunus brachybotria* tuvo una menor supervivencia en comparación con las otras especies, mientras que *Myrica cerifera* presentó una supervivencia entre 70-90%.

De manera general, el desempeño de las 50 especies para las tres regiones fue significativamente diferente. Tanto en la supervivencia como en el crecimiento en altura y diámetro de los individuos evaluados, la región Norte (Fig. 6 y 9) presentó los mayores valores. Probablemente estos resultados se deben a que en esta zona, las condiciones ambientales, son más favorables para el establecimiento de las plantas, porque existe una menor evapotranspiración y mayor precipitación y humedad.

Dentro de la condición Matorral, se registró el mayor crecimiento en altura en comparación con las otras cuatro condiciones de perturbación. Lo cual, puede deberse a que en los matorrales se consigue favorecer la supervivencia y el crecimiento de los juveniles, al protegerlos del pisoteo y consumo de los herbívoros (Huntly, 1991). Incluso, otros estudios en esta misma zona muestran que existe una mayor riqueza de especies en los bancos de semilla dentro del

matorral y en el borde de un bosque medianamente maduro (Ramírez-Marcial, 1992).

Por otro lado, el valor más alto del crecimiento en diámetro fue encontrado en la condición de pastizal y se atribuye a la especie *Juniperus gamboana*, que tuvo un valor de  $0.68 \text{ cm.cm}^{-1}\text{.año}^{-1}$ , lo que puede deberse a que muchas especies asignan recursos para fortalecer raíces y encontrar agua antes de invertir en el crecimiento en altura (Karizumi 1974; Eissenstat y Van Rens 1994; Guerra *et al.* 2005). El valor más bajo en crecimiento en diámetro se registró en *Prunus serotina* con  $0.19 \text{ cm.cm}^{-1}\text{.año}^{-1}$  establecido en el bosque de pino abierto, probablemente el bajo crecimiento se deba a que estos lugares son dominados por pinos y los suelos suelen ser compactos, menos ácidos y menos fértiles (Galindo-Jaimes *et al.* 2002).

El grupo *Pinus* presentó baja supervivencia mientras que su crecimiento en altura y diámetro fue el mejor, contrastando con el grupo de los *Quercus*. Estos resultados apoyan la premisa de algunos autores sobre la existencia de un “trueque o conflicto” (*trade-off*) entre el crecimiento y la supervivencia, es decir sobrevivir o crecer ante condiciones ambientales adversas. Por ejemplo, la respuesta del crecimiento y la supervivencia de plántulas de especies arbóreas cambia en función del incremento en la disponibilidad de la luz y de la reducción de los niveles de humedad (Ramírez-Marcial *et al.* 2006), existen individuos que tienen un crecimiento mayor en claros donde existe una alta cantidad de luz, en comparación de aquellos sitios con doseles cerrados (Kitajima 1994; Quintana-Ascencio *et al.* 2004). Es por ello que en plantas con alta tolerancia a la sombra, el crecimiento se sacrifica en favor de la persistencia (Walters y Reich 1999; Lusk y del Pozo, 2002).

En el grupo de los *Pinus*, la especie *Pinus strobus* var. *chiapensis* tuvo un crecimiento mayor en altura y diámetro; en este sentido Ramírez-Marcial (2003) encontró que de 16 especies evaluadas, fue la única que presentó un crecimiento continuo en cualquier condición. En el caso del grupo de los encinos, *Quercus laurina* y *Q. rugosa* presentaron el mayor crecimiento en altura y diámetro,

respectivamente. Esto se debe a que *Quercus rugosa* y *Q. laurina* tienen una mayor respuesta en crecimiento y supervivencia de acuerdo con la cobertura del dosel (Quintana-Ascencio *et al.* 1992), aunque se ha demostrado que *Quercus rugosa* tiene una mayor tolerancia al ramoneo o pisoteo que *Quercus laurina* (Ramírez-Marcial *et al.* 1996).

Dentro de las Tolerantes a la sombra, *Fraxinus uhdei* su crecimiento fue mayor en altura y diámetro, por el contrario de *Oreopanax xalapensis*. No obstante, un estudio indica que las tasas relativas de crecimiento en altura y diámetro de las especies arbóreas del bosque que necesitan de la luz decrecen con mayor facilidad en comparación con las especies tolerantes a la sombra (Lusk 2004).

En las Intolerantes a la sombra, *Alnus acuminata* y *Juniperus gamboana* presentaron una tasa de crecimiento en altura y diámetro mayor respecto a otras especies pertenecientes a este grupo y a las Tolerantes a la sombra, a excepción de *Fraxinus uhdei* en donde fue mayor que *Alnus acuminata* con respecto al diámetro; es decir, las especies que necesitan de luz incrementan sus tasas de crecimiento a través del tiempo (Bazzaz, 1996).

Mediante el uso del índice de respuesta integrada (IRI) que engloba la supervivencia y el crecimiento de las especies, se puede estimar el éxito de cada especie dentro de las regiones, condiciones, y grupos ecológicos. La región Norte fue la región más exitosa en comparada con las otras dos regiones, debido a que en ella se presentó alta supervivencia y el mayor crecimiento en altura y diámetro de las especies (Fig. 12). Dentro de las cinco condiciones, el Matorral tuvo el mayor valor (Fig. 13) respecto a las demás condiciones, esto quizás se debió a que sus valores se mantuvieron constantes en la supervivencia y en la tasa relativa de crecimiento en diámetro, y el máximo valor en la tasa relativa de crecimiento en altura. A pesar de que el grupo de las especies pertenecientes a los *Pinus* tuvieron la más baja supervivencia, el IRI fue elevado, porque sus tasas relativas de crecimiento de altura y diámetro fueron las mejores. En el grupo de los *Pinus*, *P. montezumae*, *P. tecunumanii* y *P. strobus* var. *chiapensis* presentaron los valores más

elevados, lo que sugiere que estas especies son adecuadas para establecerlas en diferentes zonas y condiciones. Con respecto al grupo de las especies pertenecientes a los encinos, *Quercus laurina*, *Q. crispipilis* y *Q. crassifolia* tuvieron los máximos valores, mientras que *Quercus sp.*, tuvo un mínimo valor. En el caso de *Q. laurina* se ha documentado que presenta un mínimo crecimiento cerca de los bordes (López-Barrera, 2003) y que su capacidad de establecimiento en sitios con disturbios es bajo (Ramírez-Marcial *et al.*, 1996).

Por otro lado, las especies Tolerantes a la sombra, *Fraxinus uhdei*, *Clethra macrophylla* y *Photinia microcarpa* tuvieron índices de respuesta altos, lo que nos indica que estas especies pueden ser introducidas en condiciones variables y su éxito de respuesta es útil para establecerlos en bosques maduros. En el caso de las Intolerantes a la sombra, *Juniperus gamboana*, *Alnus acuminata* y *Turpinia tricornuta* presentaron los mayores valores. Estas especies se encontraron en las condiciones de Matorral y Pastizal y en ambas tuvieron un alto desempeño, por lo que podría decirse que son especies adecuadas para establecerse en lugares que presenten ese tipo de condiciones.

Los datos señalan que la supervivencia de las especies fue mayor en las áreas que tienen un potencial alto. Esto puede deberse a que en las áreas con potencial alto hay condiciones ambientales favorables, porque existe una menor evapotranspiración, la fertilidad-calidad de los suelos son mejores y la humedad del suelo es mayor. Se ha demostrado que el éxito del establecimiento de las plantas dependerá de la disponibilidad de sitios adecuados y que la calidad de un sitio es generada por el conjunto de factores abióticos y bióticos. p. ej., humedad y compactación del suelo, disponibilidad de luz, profundidad de hojarasca (Quero, 2007).

En el grupo de los *Pinus* y *Quercus*, las condiciones ambientales dentro del potencial alto permitió que la supervivencia de ambos fuera mayor, asimismo se ha demostrado que las variables ambientales no solo influyen en la supervivencia de la estas; si no también en su distribución, Alba-López *et al.* (2003) destacan que

algunas variables ambientales afectan la distribución de las especies de *Pinus* en la altiplanicie central, estas variables son la precipitación en época de lluvias y seca, la evapotranspiración, las temperaturas máximas y mínimas y la calidad-fertilidad de suelos. Por lo tanto, estas especies de acuerdo a ciertas variables ambientales pueden establecerse en varias regiones al igual que las especies de *Quercus* las variables tales como la altitud y la precipitación determinan que se encuentren en diferentes tipos de hábitats dentro de la Meseta Central de Chiapas (Álvarez 1998).

Para las especies Tolerantes a la sombra, de acuerdo al ambiente en que se encuentren responden de manera positiva, así dentro de las áreas con potencial alto tuvieron una alta supervivencia y esto se atribuye a la presencia de una densa cubierta arbórea, que reduce la disponibilidad de luz incrementando la humedad del ambiente (Callaway 1995; Marañón *et al.* 2004). Además los distintos factores ambientales como la luz (Valladares *et al.* 2003) y el agua (Corcuera *et al.*, 2004) parecen estar relacionados con el crecimiento, supervivencia y distribución de las plantas (Sultan 2001).

El presente estudio muestra que el crecimiento de las especies en altura tiende a tener máximos valores dentro de áreas con potencial alto. En estas áreas las características ambientales favorecen que las plantas crezcan rápidamente, ya que tienen las condiciones ambientales favorables para que puedan establecer una raíz profunda que les asegure el agua en los períodos de sequía, competir por el espacio, la luz y los nutrientes con las hierbas y arbustos del sotobosque, y dotarse de defensas químicas y mecánicas para resistir la presión de los herbívoros (Brown *et al.* 1998; Villar *et al.* 2004).

Para el grupo de los *Pinus*, el crecimiento en altura y diámetro se obtuvo en el área con potencial bajo respecto a las otras dos áreas potenciales. Haciendo referencia a esto, los *Pinus* pueden establecerse y crecer fácilmente en lugares que tienen suelos compactos y menos fértiles (Galindo-Jaimes *et al.* 2002), así mismo se pueden encontrar en lugares que estén a nivel del mar o en altitudes de 4000 msnm (Perry 1991).

Dentro del grupo de las especies pertenecientes a los *Quercus*, en el potencial alto presentaron un incremento notorio del crecimiento en altura y diámetro. A pesar de que las poblaciones están siendo afectadas por el cambio de uso del suelo (Ramírez-Marcial *et al.* 1996), las plantas pueden reintroducirse en condiciones en que el ambiente les proporcione la estabilidad física del sitio (flujo de nutrientes, régimen hídrico) (Wyant *et al.* 1995).

Las especies Tolerantes a la sombra, dentro del potencial alto tienen un crecimiento favorable. Algunos estudios sugieren que la variación de la radiación solar que penetran dentro del dosel influye en el establecimiento y crecimiento de las plantas del sotobosque (Chazdon y Pearcy 1991; Messier *et al.* 1998). En tal caso, las plantas responderán a las condiciones ambientales que se encuentren en el sitio (Chase y Leibold 2003; Miriti 2006).

Chazdon (1991), encontró que en sitios con una alta radiación solar el crecimiento es mayor que en sitios donde el aporte de luz es menor así el grupo de las especies Intolerantes al ser especies que no toleran un dosel desarrollado, su crecimiento se encontró en áreas con potencial bajo. Aunque no se ha demostrado que el índice de respuesta integrada tenga alguna justificación en el aspecto biológico, ha sido útil para propósitos comparativos en diferentes estudios y por lo tanto propuesto como una herramienta para la restauración (Quintana-Ascencio *et al.* 2004; Ramírez-Marcial *et al.*, 2008). El área con potencial alto presentó un índice de respuesta mayor en contraste con las otras dos áreas. Esto nos indica, que al ser un área que tiene las características ambientales favorables para la supervivencia y el crecimiento de las especies, es un área apta para el establecimiento de plantaciones con especies arbóreas dentro de las zonas montañosas de Chiapas.

Para las especies del grupo de los *Pinus* pueden establecerse en áreas que tengan diferentes características ambientales, mientras que el grupo de los *Quercus* necesitan de un dosel desarrollado por que las condiciones de luz, temperatura y humedad que predominan en dentro del bosque; favorecen el reclutamiento y desarrollo de un importante número de especies arbóreas del interior y arbustos en

el sotobosque (González-Espinosa *et al.* 1995). Dentro del grupo de las especies tolerantes a la sombra, el valor más alto fue en el área con potencial alto, estas son especies que para su desarrollo necesitan que los sitios tengan una densa cobertura arbórea. Para las especies Intolerantes a la sombra, su mayor IRI se presentó en el área con potencial bajo; tanto que, pueden ser especies capaces de establecerse en sitios que presenten condiciones menos óptimas en el ambiente.

Para que una plantación tenga éxito en la rehabilitación de una comunidad, se necesita conocer los atributos fisiológicos y morfológicos de las especies que determinen su respuesta. Así mismo, es importante evaluar los efectos que pueden ejercer factores tales como la intensidad de perturbación, cobertura del dosel y condiciones ambientales del sitio (sequía, heladas) (Berkowitz *et al.* 1995; Ramírez-Marcial *et al.* 2008).

#### LITERATURA CITADA

- Alba-López, M., González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Castillo-Santiago, M. A. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la Altiplanicie Central de Chiapas, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 73: 7-15.
- Álvarez-Aquino C., G. Williams-Linera y A.C. Newton. 2004. Experimental Native Tree Seedling Establishment for the Restoration of a Mexican Cloud Forest. Restoration Ecology 12 (3): 412-418.
- Álvarez, M. J. G. 1998. Hábitat y distribución de cinco especies de *Quercus* (Fagaceae) en la Meseta Central de Chiapas, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México. 32 pp.

- Álvarez del Toro M., E. Palacios Espinoza., T. G. Cabrera Cachón., y C. A. Guichard Romero. 1993. Chiapas y su biodiversidad. Tuxtla Gutiérrez. Gobierno del Estado de Chiapas. 152 pp.
- Balagopalan M., y Jose, A. Y. 1995. Soil chemical characteristics in a natural forest and adjacent exotic plantations in Kerala, India. *Journal of Tropical Forest Science* 8: 161-166.
- Barik, S. K., Tripathi, R. S., Pandey, H. N. y Rao, P. 1996. Tree regeneration in a subtropical humid forest : effect of cultural disturbance on seed production, dispersal and germination. *Journal of Applied Ecology* 33: 1551-1560.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and systematics* 10: 351-371.
- Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in changing environments*. Cambridge University Press. United Kindgdom.
- Berkowitz, A. R., Canham C. D., y Kelly, V. R. 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76: 1156 - 1168.
- Bradshaw, A. D. 1987. Reclamation of derelict land and the ecology of ecosystems. En: Jordan, III W. R., Gilpin, M. E. y Aber, J. D. (Editores). *Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press, Reino Unido. Pp 53-74.
- Breedlove, D. E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). Pp. 149-165 En Graham, A. (Ed.) 1973. *Vegetation and vegetational history of Northern Latin America*. Elsevier Scientific. Nueva York. E. U. A.
- Breedlove, D. E. 1981. *Flora of Chiapas. Part 1: Introduction to the Flora of Chiapas*. Academia de Ciencias de California. EUA. Pp. 35 - 38.
- Brown, J. R., Scanlan, J. C. y McIvor, J. C. 1998. Competition by herbs as limiting factor in shrub invasion in grassland: a test with different growth forms. *Journal of Vegetation Sciencie* 9: 829 - 836.

- Brown, A.D., y Kappelle, M.. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotrópico: una síntesis regional. Páginas 25–40. En: M. Kappelle, y A. D. Brown, editores. Bosques Nublados del Neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad, San José, Costa Rica.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- Camacho-Cruz, A. y González-Espinosa, M. 2002. Establecimiento temprano de árboles nativos en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas. *Ecosistemas* 1: 6-10.
- Carnavele, N. J., y Montagnini, F. 2000. Facilitamiento de la regeneración de bosques secundarios por plantaciones de especies nativas. *Yvyrareta* (Argentina) 10: 21-26.
- Cavalier, J. y Santos, C. 1999. Efectos de plantaciones forestales abandonadas de especies exóticas y nativas sobre la regeneración natural de un bosque montano en Colombia. Consejo Internacional de las Maderas Tropicales. 2004. Consecución del Objetivo 2000 y la Ordenación Forestal Sostenible en el Ecuador. Interlaken, Suiza
- Cayuela, L., Rey-Benayas, J. M. y Echeverría, C. 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975-2000). *Forest Ecology and Management* 226: 208-218.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO. Instituto de Biología-UNAM y agrupación Sierra Madre. México. Pp 33-154.
- Chase, J. M y Leibold M. A. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press Chicago & London.

- Chazdon, R. L. y Pearcy, R. W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* 41: 760 - 766. *BioScience* 41: 760 - 766.
- Conafor.2008. Reforestación: ¿Reforestación o Forestación?. <http://www.conafor.gob.mx/index>.
- Connell, J. H. y Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organizations. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2007. Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Lagunas de Montebello. CONANP-SEMARNAT. México. Pp. 17-25.
- Day, R. W. y Quinn, G. P. 1989. Comparisons of treatments alter an analysis of variante in ecology. *Ecological Monographs* 59: 433 - 463.
- De Jong, B. H. J., Cairns, M. A., Haggerty, P. K., Ramírez-Marcial, N., Ochoa-Gaona, S., Mendoza-Vega, J., González-Espinosa M. y March-Mifsut. 1999. Land-use change and carbón flux between 1970s and 1990s in central highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Managament* 23: 373-385.
- De Steven, D. 1991a. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergent. *Ecology* 72: 1066-1075.
- De Steven, D. 1991b. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72: 1076-1088.
- Dvorak, W. S., G. R. Hodge, E. A. Gutiérrez, L. F. Osorio, F. S. Malan and T. K. Stanger. 2000. *Pinus tecunumanii*. In: Conservation and Testing of Tropical and Subtropical Forest Species by the CAMCORE Cooperative. College of Natural Resources, NCSU. Raleigh, NC. USA. Pp. 188-209.
- Eissenstat, D. M. y Van Rees, K. C. J. 1994. The growth and function of pine roots. *Ecology Bulletin (Copenhagen)* 43: 76-91

- Faber-Langendoen, D. 1992. Ecological constraints on rain forest management at Bajo Calima, Western Calima. *Forest Ecology and Management* 53: 213-244.
- FAO. 1959. Elección de especies arbóreas para plantación.
- FAO, 2007. Situación de los Bosques del Mundo.
- Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P. y García-Barrios, L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162:259-272.
- Galindo-Jaimes, L., López, S., López, M., Solís, A., Martínez, A., Salinas, S., Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A. y Santiago, J. A. 2009. Diversificación y restauración de paisajes transformados en comunidades de la reserva de la biosfera El Triunfo, Chiapas, México. BIOCORES, A.C.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen : Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F.
- García-Barrios, L. E. y González-Espinosa, M. 2004. Change in oak to pine dominante in secondary forests may reduce shifting agricultura yields: experimental evidence from Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Enviroment* 102: 389-401.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 243-258.
- Gómez-Aparicio, L. 2004. Papel de la heterogeneidad en la regeneración del *Acer opalus* subsp *granatense*: implicaciones para la conservación y restauración de sus poblaciones en la montaña mediterránea. Tesis Doctoral, Universidad de Granada.
- González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N. y Gaytán-Guzmán, P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests of the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2: 351-360.

- González-Espinosa, M., S., Ochoa-Gaona, N., Ramírez-Marcial y P. F., Quintana-Ascencio. 1995. Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, Mexico. Proceedings of the Conservation of Neotropical Migrant Birds in Mexico. The Maine Agriculture and Forestry Experiment Station. NSF and USFWS. Orono, Maine. 190-198.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial, N., Méndez-Dewar, G., Galindo-Jaimes, L y Golicher, D. 2005. Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas al nivel regional. En: González-Espinosa, M., N., Ramírez-Marcial, L. Ruiz M. (Coord.). 2005. Diversidad biológica en Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur, Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Chiapas y Plaza y Valdés. Pp 81-125.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz, A., Holz, S. C., Rey-Benayas, J. M. y Parra-Vázquez, M. 2007. Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: modelos ecológicos y estrategias de acción. Boletín de la Sociedad Botánica de México 80: 11-23.
- Gorchov, D. L., Cornejo, F., Ascorra, L. y Jaramillo, C. 1993 The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest alter strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetation* 107/108: 339-349.
- Guariguata, M. R., Rheingans, R. y Montagnini, F. 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restoration Ecology and management* 3: 252-260.
- Guariguata, M. R., y Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.

- Guerra, J., J. Gayoso., J. Schlatter y R. Nespolo. 2005. Análisis de la biomasa de raíces en diferentes tipos de bosques: Avances en la evaluación de *Pinus radiata* en Chile. *Bosque* 26 (1): 5-21.
- Herrera, C. M., P. Jordano, L. López-Soria y J. A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64:315-344.
- Heuvelop, J. y Chang, B. 1981. Agroforestry for improvements of deforested montains lands in Costa Rica : a pilot study. Turrialba, Costa Rica. 6 pp.
- Holmgren M., Scheffer, M. y Huston, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.
- Hooper, E., Condit, R. y Pierre, L. 2002. Responses of native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12: 1626-1641.
- Hunt, R. 1978. Plant growth analysis. *Studies in Biology* no.96. Edgard Arnold (Publishers) Ltd, London.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477-503.
- INEGI, 2007. Carta climatica (Tuxtla Gutiérrez). Escala 1:250,000.
- Karizumi, N. 1974. The mechanism and function of tree root in the Process of Forest Production. *Bull GovFor. Exp. Sta. Japan* 259: 315.
- Kitajama, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Lindner, M., Lasch, P. y Erhard, M. 2000. Alternative forest management strategies under climatic change - prospects for gap model applications in risk analyses. *Silva Fennica* 34: 101-111.

- López-Barrera, F. 2003. Edge effects in a forest mosaics: implications for oak regeneration in the Highlands of Chiapas, México. Thesis of Doctor. University of Edinburgh. 238 pp.
- López-Barrera, F. y Newton, A. 2005. Edge type effect on germination of oak tree species in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 217: 67-79.
- Lusk, C. H. y Del Pozo, A. 2002. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: gas exchange and biomass distribution correlates. *Austral Ecology* 27: 173-182.
- Lusk, C. H. 2004. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Functional Ecology* 18: 820-828
- Manson, R. H. 2004. Los servicios hidrológicos y la conservación de los bosques de México. *Madera y Bosques* 10: 3-20
- Marañón T, Zamora R, Villar R, Zavala M. A, Quero J. L, Pérez-Ramos I, Mendoza I y Castro J. 2004. Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 30: 187-196.
- McIntosh, R. P. 1981. Succession and ecological theory. Pp. 10-23. En: D. C. West, H. H. Shugart y D. B. Botkin (eds). *Forest succession: concepts and applications*. Springer -Verlag, New York.
- Meffe, G. K. y Carroll, C. R. 1994. *Principles of conservation biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Mendoza-Vega J., E. Karlton., y M. Olsson. 2003. Estimations of amounts of soil organic carbon and fine root carbon in land use and land cover classes, and soil types of Chiapas highlands, Mexico. *Forest Ecology and Management* 177: 191-206.

- Messier, C., Parent, S., y Bergeron, Y. 1998. Effects of overstory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 9: 511 - 520.
- Miranda, F. 1952. La vegetación de Chiapas. Vol I. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Miriti, M. 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* 94: 973-979.
- Montagnini, F. 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: experiences from Latin America. *Interciencia* 26: 498-503.
- Ochoa-Gaona S. y González-Espinosa, M. 2000. Land use and deforestation in the highlands of Chiapas, México. *Applied Geography* 20: 17-42.
- Ortiz Aguilar, D. R. 2006. Plantaciones de enriquecimiento con árboles nativos para la restauración de un Bosque Mesófilo de Montaña en el parque nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Pp 31-52.
- Parra-Vázquez, M. R., Alemán, S. T., J. Nahed T., Mera, L. M., López, L. M., López A. M. 1989. El subdesarrollo agrícola en los Altos de Chiapas. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 405 pp.
- Pedraza, R. A. y Williams-Linera, G. 2003. Evaluation of native tree species for the rehabilitation of deforested areas in a Mexican cloud forest. *New Forests* 26: 83-99.
- Perry, J. P. 1991. *The Pines of Mexico and Central America*. Timber Press. Portland, Obregon. 231 pp.
- Pulido, F. J., Díaz, B y Martínez-Patur, G. 2000. Incidencia del ramoneo del guanaco (*Lama guanicoe*) sobre la regeneración temprana de lenga

- (*Nothofagus pimilio*) en Tierra del Fuego, Argentina. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* (Argentina) 9: 381-394.
- Pulido, F. J. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 5-15.
- Quero, J. L. 2007. Mecanismos y procesos implicados en la regeneración del bosque mediterráneo en respuesta a la heterogeneidad ambiental: desde la fisiología hasta la demografía. Tesis de doctorado. Universidad de granada. España. 268 pp.
- Quinta-Ascencio, P.F., N. Ramírez-Marcial., y M. González-Espinosa. 1992. Acorn removal, seedling survivorship and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forest of the highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119:6-18.
- Quintana-Ascencio, P. F., Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y Martínez-Icó, M. 2004. Sapling survival and growth of coniferous and broad-leaved trees in successional Highland habitats in Mexico. *Applied Vegetation Science* 7: 81-88
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y Quintana-Ascencio, P. F. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 20: 59-79.
- Ramírez-Marcial, N., Ochoa-Gaona, S. y Quintana-Ascencio, P. F. 1998. Análisis florístico y sucesional en la Estación Biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 44: 59-85.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y García-Moya, E. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 30:249-257.

- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A. y González-Espinosa, M. 2003. Guía para la propagación de especies leñosas nativas de Los Altos y Montañas del Norte de Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Ramírez-Marcial, N., A. Camacho C., M., González-Espinoza. 2005. Potencial florístico para la restauración de bosques en Los Altos y Montañas del Norte de Chiapas. En González-Espinosa, M., N., Ramírez-Marcial, L. Ruiz M. (Coord.). 2005. Diversidad biológica en Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur, Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Chiapas y Plaza y Valdés. 329 pp.
- Ramírez-Marcial N., A. Camacho-Cruz; M. González-Espinosa y F. López-Barrera. 2006. Establishment, survival and growth of tree seedlings under sucesional montane oak forests in Chiapas, Mexico. En Kappelle M. ed. Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests, Ecological Studies 185: 177-189 p. Springer-Verlag, Berlín.
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A. y González-Espinosa, M. 2008. Clasificación de grupos funcionales vegetales para la restauración del bosque mesófilo de montaña. En: L.R. Sánchez- Velázquez, J. Galindo-González y F. Díaz-Fleischer (eds.). Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México. Editorial Mundi-Prensa, México. Pp. 1-23.
- Rey-Benayas, J. M. y Camacho-Cruz, A. 2004. Performance of *Quercus ilex* saplings planted in abandoned Mediterranean cropland after long-term interruption of their management. Forest Ecology and Management 194: 223-233.
- Rey, P. y Alcántara, J. M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. Journal of Ecology: 88: 622-633.

- Romero-Najera, I. 2000. Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Pp. 20-50.
- Román, F., Levy-Tacher., S., Perales-Rivera, H., Ramírez-Marcial, N., Douterlunge, D. y López., S. 2007. Establecimiento de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la selva Lacandona, Chiapas, México. *Ecología Aplicada* 6: 1-8.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta botánica Mexicana* 35: 25-44.
- SER. 2002. *The SER primer on ecological restoration*. Science & Policy Working Group, Society for Ecological Restoration Internacional, Tucson, Arizona, EU. Disponible en: [www.ser.org](http://www.ser.org)
- Shono, K., Davies, S. J. y Chua, Y. K. 2007. Performance of 45 natives tree species on degraded lands in singapore. *Journal of Tropical Science* 19: 25-34.
- Turner, I.M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 298 pp.
- Valladares, F. 2001. Características mediterráneas de la conversión fotosintética de la luz en biomasa: de órgano a organismo. Páginas: 67-94 en: R. Zamora y F.I. Pugnaire (editores). *Ecosistemas mediterráneos, análisis funcional*. CSIC. Madrid.
- Vázquez-Yanes, C. y Batis, A. I. 1996. La restauración de la vegetación, árboles exóticos vs. árboles nativos. *Ciencia* 43: 16-23.
- Vázquez-Yanes, C., Batiz Muñoz, A. I., Alcocer Silva, M. I., Gual Díaz M. y Sánchez Dirzo, C. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la

- restauración ecológica y reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM.
- Villar, R., T. Marañón, Quero, J. L., Panadero, P., Arenas, F., y Lambers, M. 2004. Variation in growth rate of 20 *Aegilops* species (Poaceae) in the field: The importance of net assimilation rate or specific leaf area depends on the time scale. *Plant and Soil* 272: 11-27.
- Walker, L. R., y Chapin, F. S. 1987. Interactions for tropical among processes controlling successional change. *Oikos* 50: 131-135.
- Walters, M. B., y Reich, P. B. 1999. Low-Light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143: 143-154.
- Williams-Linera, G. 2007. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. CONABIO- Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México.
- Wyant, J. G., Meganck, R. A. y Ham S.H. 1995. A planning and decision-making framework for ecological restoration. *Environmental Management* 19: 789-796.
- Zar, J. H. 1974. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. New Jersey. 620 pp.

# **ANEXOS**

**Anexo 1.** Listado de 50 especies arbóreas utilizadas en 38 parcelas distribuidas en bosques de montañas del estado de Chiapas. La afinidad sucesional se definió con base en estudios previos sobre sucesión ecológica (Ramírez-Marcial *et al.* 1998; González Espinosa *et al.* 2005; 2006). Además se incorporó a las especies con alguna categoría aceptada por la lista roja de la UICN (González-Espinosa *et al.* 2011).

No.	Familia	Nombre científico	Nombre común	Grupo ecológico	Potencial para la restauración	Estatus sucesional	UICN
1	Altingiaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	Liquidámbar	Intolerante	Alto	Intermedia	
2	Aquifoliaceae	<i>Ilex vomitoria</i> Aiton.		Tolerante	Bajo	Intermedia	
3	Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i> (H.B.K.) Decne. & Planchon	Yichakmut	Tolerante	Alto	Intermedia	NT
4	Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> H.B.K. <i>ssp.</i> <i>arguta</i> (Schldl.) Furlow	Nok	Intolerante	Alto	Temprana	
5	Clethraceae	<i>Clethra chiapensis</i> L.M. González	Svish-oben	Tolerante	Bajo	Tardía	EN
6	Clethraceae	<i>Clethra suaveolens</i> Turcz	Sacbayanté	Tolerante	Medio	Intermedia	
7	Cornaceae	<i>Cornus disciflora</i> Moc. & Sessé		Tolerante	Alto	Intermedia	VU
8	Cornaceae	<i>Cornus excelsa</i> Kunth	Isbón	Tolerante	Alto	Temprana	
9	Cornaceae	<i>Nyssa sylvatica</i> Marshall	Palo de luk	Tolerante	Medio	Temprana	
10	Cupressaceae	<i>Juniperus deppeana</i> <i>var.</i> <i>gamboana</i> Martínez	Ciprés rojo	Intolerante	Bajo	Temprana	
11	Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	Madrón	Intolerante	Bajo	Temprana	
12	Fagaceae	<i>Quercus crassifolia</i> Humb. & Bonpl.	Tulán	<i>Quercus</i>	Alto	Intermedia	
13	Fagaceae	<i>Quercus crispipilis</i> Trelease	Chiquinib	<i>Quercus</i>	Alto	Temprana	VU

14	Fagaceae	<i>Quercus laurina</i> Humb. & Bonpl.		<i>Quercus</i>	Alto	Temprana	
15	Fagaceae	<i>Quercus rugosa</i> Née		<i>Quercus</i>	Alto	Temprana	
16	Fagaceae	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebmann		<i>Quercus</i>	Alto	Temprana	VU
17	Fagaceae	<i>Quercus segoviensis</i> Liebmann		<i>Quercus</i>	Alto	Temprana	VU
18	Fagaceae	<i>Quercus cortesii</i> Liebm.		<i>Quercus</i>	Alto		NT
19	Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> Hartw.ex Benth.		Tolerante	Medio	Intermedia	VU
20	Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill.	Oben, aguacate	Tolerante	Alto	Intermedia	EN
21	Lauraceae	<i>Persea donnell-smithii</i> Mez		Tolerante	---	Intermedia	VU
22	Magnoliaceae	<i>Magnolia sharpii</i> Miranda	Tojchuj	Tolerante	Bajo	Tardía	EN
23	Malvaceae	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreategui	Flor de manita	Tolerante	Medio	Tardía	VU
24	Myricaceae	<i>Morella cerifera</i> L.	Satín	Intolerante	Alto	Temprana	
25	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i> subsp. coriacea (Mez) Ricketson & Pipoly	Atzam te	Tolerante	Alto	Intermedia	
26	Myrsinaceae	<i>Myrsine juergensenii</i> Mez	Tilil	Tolerante	Medio	Intermedia	NT
27	Myrsinaceae	<i>Synardisia venosa</i> Marsh.	Pajal té	Tolerante	Bajo	Tardía	NT
28	Oleaceae	<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	Fresno	Tolerante	Alto	Intermedia	
29	Pentaphylacaceae	<i>Cleyera theoides</i> (Swartz) Choisy		Tolerante	Alto	Intermedia	NT
30	Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia lineata</i> DC.		Tolerante	Bajo	Intermedia	NT

31	Pinaceae	<i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schltldl.	Pinabete	<i>Pinus</i>	Alto	Temprana	VU
32	Pinaceae	<i>Pinus montezumae</i> Lamb.		<i>Pinus</i>	---	Temprana	
33	Pinaceae	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.		<i>Pinus</i>	Alto	Temprana	
34	Pinaceae	<i>Pinus chiapensis</i> Martínez	Pinabeto	<i>Pinus</i>	Bajo	Temprana	VU
35	Pinaceae	<i>Pinus tecunumanii</i> Eguiluz & J.P. Perry	Toj	<i>Pinus</i>	Alto	Temprana	NT
36	Rhamnaceae	<i>Rhamnus capreifolia</i> Schldl.	Palo amarillo	Tolerante	Alto	Temprana	VU
37	Rhamnaceae	<i>Rhamnus sharpii</i> M.C. Johnst. & L.A. Johnst.		Tolerante	Medio	Tardía	
38	Rosaceae	<i>Photinia microcarpa</i> Standl.		Tolerante	Medio	Intermedia	VU
39	Rosaceae	<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	Boyté	Tolerante	Medio	Tardía	VU
40	Rosaceae	<i>Prunus lundelliana</i> Standl.	Boyté	Tolerante	Medio	Intermedia	EN
41	Rosaceae	<i>Prunus rhamnoides</i> Koehne.	Boyté	Tolerante	Medio	Tardía	VU
42	Rosaceae	<i>Prunus serotina</i> Ehrenberg ssp. Capuli (Cav.) McVaugh	Capulín	Tolerante	Alto	Temprana	
43	Rubiaceae	<i>Randia aculeata</i> L.		Intolerante	Bajo	Intermedia	
44	Salicaceae	<i>Olmediella betschleriana</i> (Goeppert) Loesener	K'oromash	Tolerante	Bajo	Tardía	EN
45	Sapindaceae	<i>Acer negundo</i> L ssp. <i>mexicanum</i> (DC.) Wesmael	Arce mexicano	Tolerante	Medio	Tardía	VU
46	Scrophulariaceae	<i>Buddleja americana</i> L.		Intolerante	---	Temprana	
47	Staphyleaceae	<i>Turpinia paniculata</i> Ventenat	Chijiteté	Intolerante	Medio	Tardía	
48	Staphyleaceae	<i>Turpinia tricornuta</i> Lundell	Chijiteté	Intolerante	Alto	Tardía	CR
49	Styracaceae	<i>Styrax magnus</i> Lundell.		Tolerante	Medio	Tardía	EN
50	Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis tuerckheimiana</i> Donn. Sm.		Tolerante	Bajo	---	VU

**Anexo 2.** Ubicación y condición de las 38 parcelas establecidas en las tres regiones de estudio del estado de Chiapas.

Región	No. Parcela	Año de la plantación	Área (m <sup>2</sup> )	Localidad, Municipio			Condición inicial	Acrónimo	Latitud UTM	Longitud UTM	Altitud msnm
Altos	1	Julio 2000	100	Rancho	Merced	Bazom, Huixtán	Milpa	RMBmi	554389	1851416	2120
	2	Julio 2000	100	Rancho	Merced	Bazom, Huixtán	Milpa	RMBmi	555428	1850558	2140
	3	Julio 2000	100	Rancho	Merced	Bazom, Huixtán	Milpa	RMBmi	553883	1852674	2125
	4	Julio 2000	100	Rancho	Merced	Bazom, Huixtán	Milpa	RMBmi	553857	1851199	2400
	5	Julio 2000	100	Rancho	Merced	Bazom, Huixtán	Milpa	RMBmi	554183	1851077	2380
	6	Julio 2000	100	Rancho	Merced	Bazom, Huixtán	Milpa	RMBmi	554541	1850033	2400
	7	Julio 2000	100	Ejido	Mitzitón,	San Cristóbal de Las Casas	Milpa	EMImi	547569	1842887	2400
	8	Julio 2000	100	Ejido	Mitzitón,	San Cristóbal de Las Casas	Milpa	EMImi	547687	1842918	2420
	9	Julio 2000	100	Ejido	Mitzitón,	San Cristóbal de Las Casas	Milpa	EMImi	546480	1839751	2420
	10	Julio 2000	100	Ejido	Mitzitón,	San Cristóbal de Las Casas	Milpa	EMImi	547272	1843040	2320
	11	Julio 2000	2500	Rancho	Merced	Bazom, Huixtán	Bosque de pino abierto	RMBpa	555428	1850558	2520
	12	Julio 2000	2500	Rancho	Merced	Bazom, Huixtán	Bosque de pino abierto	RMBpa	554389	1851415	2380

	13	Agosto 2003	100	Ejido Mitzitón, San Cristóbal de Las Casas	Matorral	EMIma	548664	1843166	2480
	14	Agosto 2003	100	Ejido Mitzitón, San Cristóbal de Las Casas	Matorral	EMIma	549345	1843229	2420
	15	Agosto 2003	100	Ejido Mitzitón, San Cristóbal de Las Casas	Matorral	EMIma	550178	1841633	2484
	16	Agosto 2003	100	Ejido Mitzitón, San Cristóbal de Las Casas	Matorral	EMIma	548664	1843166	2507
	17	Agosto 2003	100	Ejido Mitzitón, San Cristóbal de Las Casas	Pastizal	EMlpt	549080	1842491	2476
	30	Julio 2001	2500	Reserva privada Moxviquil, San Cristóbal de Las Casas	Acahual arbóreo	RPMaa	538961	1852457	2130
	31	Julio 2001	3600	Reserva privada Moxviquil, San Cristóbal de Las Casas	Acahual arbóreo	RPMaa	538961	1852457	2130
	35	Junio 2007	1350	Parque privado "El Encuentro", San Cristóbal de Las Casas	Acahual arbóreo	PPEaa	542273	1850076	2130
	36	Junio 2007	500	Parque privado "El Encuentro", San Cristóbal de Las Casas	Acahual arbóreo	PPEaa	542271	1849953	2170
	37	Julio 2007	1710	2 Lagunas, San Cristóbal de Las Casas	Acahual arbóreo	LAGaa	551115	1841437	2075
	38	Julio 2007	625	2 Lagunas, San Cristóbal de Las Casas	Acahual arbóreo	LAGaa	551201	1840992	2075
Norte	26	Agosto 2003	2500	San Cayetano, El Bosque	Matorral	SCAma	524842	1874899	1620
	28	Julio 2001	100	Universidad Linda Vista,	Pastizal	ULVpt	510457	1898794	1720

	29	Julio 2001	100	Pueblo Solistahuacán Universidad Linda Vista, Pueblo Nuevo Solistahuacán	Nuevo	Pastizal	ULVpt	510457	1898794	1720
	34	Febrero 2007	1360	San Cayetano, El Bosque		Matorral	SCAma	525819	1875168	1556
Frontera	18	Enero 2003	2400	Parque Nacional Lagunas de Montebello		Acahual arbóreo	PLMaa	635769	1850244	1503
	19	Enero 2003	1500	Parque Nacional Lagunas de Montebello		Acahual arbóreo	PLMaa	635603	1782103	1500
	20	Enero 2003	2500	Parque Nacional Lagunas de Montebello		Acahual arbóreo	PLMaa	635595	1782103	1478
	21	Enero 2003	2500	Parque Nacional Lagunas de Montebello		Acahual arbóreo	PLMaa	635591	1784070	1516
	22	Enero 2003	2500	Parque Nacional Lagunas de Montebello		Acahual arbóreo	PLMaa	635680	1784071	1487
	23	Enero 2003	2500	Parque Nacional Lagunas de Montebello		Acahual arbóreo	PLMaa	635591	1784040	1498
	24	Enero 2003	1800	Parque Nacional Lagunas de Montebello		Acahual arbóreo	PLMaa	635602	1782165	1507
	25	Enero 2003	2500	Parque Nacional Lagunas de Montebello		Acahual arbóreo	PLMaa	635598	1782872	1475
	27	Agosto 2004	2500	La Trinitaria		Pastizal	TRIpt	598959	1785012	1600
	32	Noviembre 2006	3600	Parque Nacional Lagunas de Montebello		Acahual arbóreo	PLMaa	636832	1781907	1581
	33	Noviembre 2006	2500	Parque Nacional Lagunas de Montebello		Acahual arbóreo	PLMaa	636539	1782002	1590

**Anexo 3.** Promedios ( $\pm 1$  e.e) de la supervivencia (Sup), tasa relativa de crecimiento en altura (TRCA) y diámetro (TRCD) e índice de respuesta integrado (IRI) para 50 especies arbóreas nativas clasificadas en cuatro grupos ecológicos.

Especies por grupo ecológico	N	Sup (%)	TRCA (cm.cm <sup>-1</sup> .año <sup>-1</sup> )	TRCD (cm.cm <sup>-1</sup> .año <sup>-1</sup> )	IRI
I. PINUS	1252				
<i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schltdl.	418	40 $\pm$ 1.9	0.29 $\pm$ 0.010	0.41 $\pm$ 0.010	5.7 $\pm$ 0.215
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	126	67 $\pm$ 6.0	0.37 $\pm$ 0.015	0.57 $\pm$ 0.013	16.3 $\pm$ 1.165
<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	276	20 $\pm$ 1.2	0.38 $\pm$ 0.011	0.46 $\pm$ 0.009	3.3 $\pm$ 0.321
<i>Pinus strobus</i> L. var. <i>chiapensis</i> Martínez	343	19 $\pm$ 1.0	0.68 $\pm$ 0.011	0.58 $\pm$ 0.014	7.4 $\pm$ 0.833
<i>Pinus tecunumanii</i> Eguiluz & J.P. Perry	89	84 $\pm$ 8.9	0.22 $\pm$ 0.023	0.43 $\pm$ 0.032	7.8 $\pm$ 0.640
II. QUERCUS	1913				
<i>Quercus crassifolia</i> Humb. & Bonpl.	93	52 $\pm$ 5.4	0.14 $\pm$ 0.013	0.22 $\pm$ 0.012	2.7 $\pm$ 0.448
<i>Quercus crispipilis</i> Trelease	307	85 $\pm$ 4.9	0.11 $\pm$ 0.011	0.32 $\pm$ 0.009	3.1 $\pm$ 0.160
<i>Quercus laurina</i> Humb. & Bonpl.	304	84 $\pm$ 4.8	0.17 $\pm$ 0.012	0.24 $\pm$ 0.011	3.4 $\pm$ 0.283
<i>Quercus rugosa</i> Née	220	48 $\pm$ 3.2	0.06 $\pm$ 0.012	0.34 $\pm$ 0.010	1.8 $\pm$ 0.302
<i>Quercus sapotaefolia</i> Liebmann	645	43 $\pm$ 1.7	0.01 $\pm$ 0.007	0.16 $\pm$ 0.010	0.09 $\pm$ 0.037
<i>Quercus segoviensis</i> Liebmann	49	71 $\pm$ 10.2	0.01 $\pm$ 0.017	0.23 $\pm$ 0.018	0.09 $\pm$ 0.136
<i>Quercus</i> sp.	295	24 $\pm$ 1.4	-0.01 $\pm$ 0.010	0.12 $\pm$ 0.010	-0.02 $\pm$ 0.016
III. TOLERANTES A LA SOMBRA	5535				

<i>Acer negundo</i> L ssp. <i>mexicanum</i> (DC.) Wesmael	61	93 ± 12.0	-0.04 ± 0.047	0.22 ± 0.020	-0.7 ± 0.108
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreategui	70	41 ± 5.0	0.22 ± 0.026	0.26 ± 0.022	2.3 ± 0.221
<i>Clethra macrophylla</i> M. Martens & Galeotti	115	72 ± 6.7	0.34 ± 0.014	0.37 ± 0.012	9.1 ± 0.772
<i>Clethra suaveolens</i> Turcz	81	90 ± 10.0	0.02 ± 0.034	0.38 ± 0.042	0.6 ± 0.099
<i>Cleyera theoides</i> (Swartz) Choisy	88	68 ± 7.3	-0.03 ± 0.022	0.17 ± 0.023	-0.3 ± 0.084
<i>Cornus disciflora</i> Moc. & Sessé	280	63 ± 3.9	0.10 ± 0.018	0.21 ± 0.010	1.4 ± 0.258
<i>Cornus excelsa</i> Kunth	60	59 ± 7.7	-0.02 ± 0.030	0.45 ± 0.024	1.3 ± 1.241
<i>Daphnopsis tuerkheimiana</i> Donn. Sm.	3	0	0	0	0
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	178	75 ± 5.7	0.42 ± 0.012	0.46 ± 0.010	14.4 ± 0.206
<i>Garrya laurifolia</i> Hartw.ex Benth.	18	28 ± 6.6	-0.05 ± 0.047	0.28 ± 0.027	-0.3 ± 0.185
<i>Ilex vomitoria</i> Aiton.	484	35 ± 1.6	-0.09 ± 0.008	0.10 ± 0.004	-0.3 ± 0.018
<i>Magnolia sharpii</i> Miranda	89	91 ± 9.7	0.15 ± 0.015	0.16 ± 0.010	2.1 ± 0.384
<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Ricketson & Pipoly	489	51 ± 2.3	-0.11 ± 0.012	0.15 ± 0.013	-0.9 ± 0.034
<i>Nyssa sylvatica</i> Marshall	370	52 ± 2.7	0.06 ± 0.012	0.13 ± 0.011	0.1 ± 0.029
<i>Olmediella betschleriana</i> (Goeppert) Loesener	480	60 ± 2.7	0.02 ± 0.010	0.19 ± 0.007	0.7 ± 0.160
<i>Oreopanax xalapensis</i> (H.B.K.) Decne. & Planchon	522	25 ± 1.1	-0.26 ± 0.019	-0.07 ± 0.017	0.4 ± 0.223
<i>Persea americana</i> Mill.	20	20 ± 4.5	0.26 ± 0.012	0.25 ± 0.012	1.3 ± 0.129
<i>Persea donnell - smithii</i> Mez	207	91 ± 6.4	0.01 ± 0.016	0.12 ± 0.011	0.05 ± 0.034
<i>Photinia microcarpa</i> Standl.	60	98 ± 12.7	0.28 ± 0.013	0.25 ± 0.013	6.8 ± 0.097

<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	180	9 ± 0.7	-0.08 ± 0.010	0.13 ± 0.004	-0.1 ± 0.009
<i>Prunus lundelliana</i> Standl.	92	43 ± 4.5	-0.06 ± 0.011	0.12 ± 0.011	0.4 ± 0.072
<i>Prunus rhamnoides</i> Koehne.	127	45 ± 4.0	0.17 ± 0.015	0.21 ± 0.014	1.5 ± 0.259
<i>Prunus serotina</i> Ehrenberg ssp. <i>Capuli</i> (Cav.) McVaugh	398	42 ± 2.1	-0.03 ± 0.013	0.19 ± 0.007	0.2 ± 0.221
<i>Rapanea juergensenii</i> Mez	171	13 ± 1.0	0.17 ± 0.008	0.22 ± 0.022	0.4 ± 0.025
<i>Rhamnus capraeifolia</i> Schldl.	89	43 ± 4.5	0.05 ± 0.016	0.16 ± 0.013	0.5 ± 0.055
<i>Rhamnus sharpii</i> M. C. Johnst. & L.A. Johnst	24	21 ± 4.3	-0.08 ± 0.001	0.13 ± 0.007	-0.2 ± 0.109
<i>Styrax magnus</i> Lundell.	419	19 ± 0.9	0.03 ± 0.010	0.13 ± 0.008	0.1 ± 0.060
<i>Synardisia venosa</i> Marsh.	62	0	0	0	0
<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	298	53 ± 3.1	0.08 ± 0.009	0.20 ± 0.010	0.9 ± 0.049
IV. INTOLERANTE A LA SOMBRA	1980				
<i>Alnus acuminata</i> H.B.K. ssp. <i>arguta</i> (Schldl.) Furlow	573	43 ± 1.8	0.37 ± 0.018	0.61 ± 0.013	13.5 ± 0.817
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	159	46 ± 3.6	0.27 ± 0.022	0.31 ± 0.009	3.9 ± 0.357
<i>Buddleja americana</i> L.	137	60 ± 5.1	0.14 ± 0.012	0.21 ± 0.014	1.8 ± 0.053
<i>Juniperus gamboana</i> Martínez	89	85 ± 9.0	0.29 ± 0.036	0.62 ± 0.014	15.2 ± 0.936
<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	258	80 ± 5.0	0.15 ± 0.010	0.20 ± 0.009	2.3 ± 0.150
<i>Myrica cerifera</i> L.	130	21 ± 1.8	0.05 ± 0.004	0.18 ± 0.006	0.1 ± 0.035
<i>Randia aculeata</i> L.	188	62 ± 4.6	-0.03 ± 0.005	0.14 ± 0.009	-0.1 ± 0.083
<i>Turpinia paniculata</i> Ventenat	175	86 ± 6.5	-0.08 ± -0.006	0.16 ± 0.010	-1.1 ± 0.075
<i>Turpinia tricornuta</i> Lundell	271	43 ± 2.6	0.22 ± 0.003	0.36 ± 0.017	4.5 ± 0.158

**Anexo 4.** Áreas potenciales de éxito para la restauración. Valores de importancia asignados a cada uno de los intervalos por clase de retención de agua (siete clases), exposición (tres clases)-radiación (cuatro clases) con sus respectivas combinaciones (12 clases) y fertilidad-calidad del suelo (seis clases).

Clase	Intervalos de retención de agua	Valor
1	3 - 4	5
2	4 - 5	10
3	5 - 6	20
4	6 - 7	30
5	7 - 8	40
6	8 - 9	60
7	9 - 18	100
Intervalos de exposición-radiación		
1	NO (270° - 360°)	1
2	NE-SO (0°-90°, 180°-270°)	2
3	SE (90°-180°)	3
1	Radiación baja	1
2	Radiación moderada	2
3	Radiación media	3
4	Radiación alta	4
Combinaciones resultantes		
11	NO- Radiación baja	100
12	NE-SO-Radiación baja	95
13	SE-Radiación baja	90
21	NO- Radiación moderada	80
22	NE-SO-Radiación moderada	70
23	SE-Radiación moderada	60
31	NO- Radiación media	50
32	NE-SO-Radiación media	40
33	SE-Radiación media	30
41	NO- Radiación alta	20
42	NE-SO-Radiación alta	10
43	SE-Radiación alta	5
Intervalo de Fertilidad-calidad del suelo		
1	Muy alta	100
2	Alta	90
3	Moderadamente alta	80
4	Media	70
5	Moderadamente media	60
6	Baja	50

**Anexo 5.** Sumatorias por píxel para definir las áreas potenciales para la restauración.

Clases finales	
Áreas potenciales de éxito para la restauración	
75 - 140	Bajo
141 - 175	Medio
176 - 295	Alto

## **CAPÍTULO 5. Clasificación de especies arbóreas nativas para propósitos de restauración en ambientes tropicales**

### **RESUMEN**

Diferentes métodos se han utilizado para la clasificación de especies, sin embargo poco se conoce sobre agrupaciones dentro de una misma forma de vida como son los árboles. Mas recientemente aparece en la literatura la preocupación por conocer las funciones que desempeñan las especies en ciertos ambientes, aunque, aún sin el enfoque hacia la restauración de los ecosistemas. En este sentido, proponemos generar una aproximación a la agrupación de especies arbóreas de acuerdo a ciertas características vegetativas y regenerativas fáciles de evaluar y con el propósito de guiar prácticas de recuperación forestal. Lo anterior nos permitirá mantener o adecuar grupos de especies que previamente se han propuesto para la región de estudio. A través de un análisis de clasificación y ordenación (multidimensional scaling y cluster, respectivamente) con un total de 47 especies arbóreas nativas y 19 atributos funcionales fue posible distinguir entre 4 y 5 asociaciones vegetales que corresponden a variables ambientales presentes en ciertas regiones del estado de Chiapas. Además, cada una de las regiones está representada por especies típicas de dichos ambientes. De esta manera, es posible proponer que de acuerdo a atributos como: área foliar, peso de la hoja y de la semilla así como, crecimiento en altura y diámetro y la supervivencia alcanzados en espacios abiertos es posible clasificar una amplia gama de árboles que pueden ser útiles para diferentes prácticas de enriquecimiento y recuperación forestal.

### **INTRODUCCIÓN**

Dada la enorme cantidad y complejidad de especies vegetales que existen en el planeta, han inspirado varios esquemas de clasificación basados en características ecológicas que integran diferentes aspectos de la diversidad. Un sistema pionero fue desarrollado por Raunkiaer (1934) quien sugirió generalizar la forma de vida de las plantas usándola para analizar y explicar patrones de la vegetación en diferentes

partes del mundo. Las estrategias en el ciclo de vida, como las sugeridas por la teoría de selección r-k (MacArthur y Wilson 1967) y la teoría de ruderales, competidoras y resistentes al estrés (C-S-R) de Grime 1979 son esquemas de clasificación bien conocidos. Sin embargo, ejemplos más recientes (Swaine y Whitmore 1988; Walker 1992; Solbrig 1993; Catovsky 1998) han sido enfocados principalmente a los árboles como una forma de vida cuyos miembros comparten características que determinen la estructura y composición de las comunidades vegetales. El propósito, ha sido desarrollar escenarios de los cambios y funciones de los ecosistemas (Ehrlich y Ehrlich 1981; Díaz y Cabido 1997; Lavorel *et al.* 1997; Catovsky 1998; Bastow 1999; Fonseca y Ganade 2001;). Debido a que las especies pueden jugar papeles equivalentes, es decir, funcionalmente redundantes algunas de ellas irían localmente a la extinción sin la pérdida sustancial de la función de los ecosistemas (Walker 1992). Aunque si las comunidades son pobres en especies la pérdida funcional es mayor (Fonseca y Ganade 2001). Otra forma de clasificación es la sugerida por Westoby (1998) quien clasifica las plantas de acuerdo a tres características: área específica de la hoja (SLA), altura del individuo y peso de la semilla, (denominado LHS por sus siglas en inglés). En la opinión de Grime (1997) las relaciones causales entre las especies y ecosistemas están mediadas a través de características funcionales de las especies y las especies que comparten estas características son funcionalmente similares.

En ecología este concepto es relevante porque la agrupación va más allá de una filogenia común (Bastow 1999) donde las condiciones ambientales y el uso de los recursos toman relevancia (Wilson 1999). La información incluida para clasificación dependerá del propósito y uso (Fonseca y Ganade 2001). No sólo un conjunto de tipos funcionales será ideal para todos los propósitos, criterios directos pueden ser necesarios de acuerdo a la escala y propósito de investigación (Thompson *et al.* 1996). No puede esperarse que las clasificaciones sean universales, los resultados varían de acuerdo al número de atributos usados y, es importante reconocer cuáles características de las plantas están correlacionadas (Leishman y Westoby 1992; Lavorel *et al.* 1997). Elegir cuáles atributos incluir depende de los propósitos del estudio (Thompson *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 2003; Petchey y Gaston 2006). Los

caracteres de la planta propuestos por Westoby (1998) requieren relativamente poco esfuerzo para estimarse aunque no es posible capturar el 100% de diferencias ecológicas entre las especies. Se reconoce la dificultad de escalar de individuo al funcionamiento de los ecosistemas. Lavorel *et al.* (1998) señalan que la diversidad funcional, la existencia de varios grupos funcionales, favorecidos bajo diferentes condiciones es la clave para la persistencia del sistema frente al disturbio. En un estudio sobre la clasificación funcional de las plantas de pantanos (Boutin y Keddy 1993) mencionan cinco pasos a seguir para encontrar los gremios en las comunidades de plantas: 1) definir una función, 2) buscar características que reflejen dicha función, 3) seleccionar las características, 4) construir la matriz de características y, 5) agrupar las especies de acuerdo a éstas. El trabajo manifiesta la importancia de características funcionales como: captación de nutrientes, capacidad competitiva, tolerancia al estrés, capacidad de dispersión etc. En este sentido, Box (1996) dice que sería idealmente deseable identificar y clasificar aspectos puramente funcionales de las plantas, relacionarlos con los procesos correspondientes y aplicar criterios para los tipos funcionales de plantas, con la mínima referencia como sea posible en los atributos de forma. Esto se hace difícil ya que algunos aspectos importantes de la función de la planta no tienen manifestación externa obvia. Inevitablemente, el autor menciona aspectos funcionales que se manifiestan en la forma, por ejemplo: requerimientos de agua (tamaño y consistencia de la hoja), mecanismos de defensa (bulbos, espinas), respiración y tasa relativa de crecimiento (tamaño de la planta, tasa fotosintética, área de la hoja). El tipo de órgano fotosintético es básico para una clasificación de tipo funcional fotosintética. Las hojas más duras y otras superficies fotosintéticas (tallos suculentos y leñosos) resisten la pérdida de agua pero generalmente tienen más baja captación de CO<sub>2</sub> y bajas tasas fotosintéticas. Sin embargo, el uso de grupos funcionales es un medio de evitar la acumulación de casos especiales y la dispersión de “esfuerzo de investigación sobre la miríada de especies o vínculos que maquillan una comunidad”. Es también una manera de generalizar resultados y adoptar sistemas de manejo basados en cuestiones más ecológicas (Lacroix y Luc 1998). La técnica más usada en la clasificación funcional es el enfoque multivariado que toma en cuenta patrones de correlación entre los atributos de las

especies y simultáneamente, deriva clasificaciones de especies que relacionan función. Identifica un conjunto de características relacionadas con la respuesta de las especies a factores ambientales (Lavorel *et al.* 1998).

Los caracteres funcionales o rasgos funcionales (o *traits* en inglés) son características morfológicas, fisiológicas y (o) fenológicas medibles a nivel individual, desde el nivel celular hasta un organismo, que influyen en su crecimiento, reproducción y supervivencia y (o) en los efectos de dicho organismo en el ecosistema (Lavorel y Garnier 2002; Cornelissen *et al.* 2003; Violle *et al.* 2007). Los mejores caracteres son aquellos que, siendo lo más informativos posible desde el punto de vista ecológico, pueden ser medidos más fácilmente y a un menor costo, para un número representativo de individuos dentro de una población (Cornelissen *et al.* 2003).

Diferentes conceptos han sido desarrollados para agregar la diversidad de especies arbóreas dentro de unos pocos tipos funcionales. No hay una sola clasificación, depende del contexto en que se desarrolle. Lo cierto es que la interpretación de resultados es más fácil con un número pequeño de tipos funcionales. Nosotros pretendemos desarrollar un enfoque incluyente (aplicable a diferentes ambientes) basado en una combinación sistemática de estudios a priori y de información derivada de experimentos puntuales. Es cierto que existen trabajos que se han enfocado a clasificar funcionalmente diferentes formas de vida tanto en ambientes tropicales, templados como mediterráneos y hasta en humedales, de acuerdo a su estado sucesional -pioneros/clímax-, permanencia de hojas -perennes/caducifolios-, tipos de raíces (Gaudet y Keddy 1988; Brown 1992; Latham 1992; Leishman y Westoby 1992; Brzeziecki y Kienast 1994; Díaz y Cabido 1997; Damesin *et al.* 1998; Médait *et al.*; Köhler y Huth 2000; Kennedy *et al.* 2000; Slik 2005) pero ninguna con el propósito explícito de generar protocolos para la restauración forestal (árboles). En este sentido, se propone realizar un análisis de clasificación que permita mantener o cambiar (de un grupo sucesional) la asignación 'previa' de las especies y generar agrupaciones que puedan reflejarse en un desempeño óptimo en diferentes ambientes de perturbación.

## MÉTODOS

### *Especies y sitio de estudio*

A lo largo de tres regiones fisiográficas del estado de Chiapas (Los Altos, Fronteriza y Norte, ver métodos capítulo 4) fueron colectadas semillas y hojas de un total de 47 especies arbóreas. El material fue sometido a análisis de laboratorio para obtener datos sobre peso, forma y área de hojas y semillas. Las variables como: tipo de fruto, peso y forma de las semillas fueron obtenidas de una muestra de 30 individuos. Para el caso del área foliar (obtenida a través de Image tool), peso de la hoja, área específica de la hoja y esclerofilia fueron considerados 5 individuos. Finalmente, la supervivencia y las tasas relativas de crecimiento en ambientes cerrados y abiertos, corresponden al seguimiento en campo, entre 2 y 8 años, del desempeño de los individuos (detalles en capítulo 4). Con los datos anteriores fue construida una matriz de datos con 19 atributos, divididos en 7 regenerativos y 12 vegetativos. Algunas variables como: tasas de crecimiento en diámetro y altura y supervivencia no estuvieron disponibles para la totalidad de las especies (Cuadro 1 y 2).

### *Análisis de los datos*

Bajo la plataforma estadística de R realizamos un análisis exploratorio conocido como Multidimensional Scaling (MDS, Escalamiento Multidimensional), técnica que trata un conjunto de similitudes (o distancias) observadas entre objetos para encontrar una representación gráfica de estos en pocas dimensiones, de modo que sus posiciones casi ajusten las similitudes (o distancias) originales. El MDS es generalmente el más efectivo método de ordenación para datos de comunidades ecológicas, diseña e interpreta desde otras técnicas de ordenación mide el concepto del estrés y, busca representaciones geométricas de modo que el estrés sea mínimo. Empíricamente, se considera que si el estrés es alrededor de 0.2, la bondad del ajuste es pobre; si es del 0.05, la bondad del ajuste es buena y a partir de 0.025 es excelente (McCune y Grace 2002).

**Cuadro 1.** Atributos regenerativos de 47 especies arbóreas nativas de los bosques de montaña de Chiapas. Consideramos el % de supervivencia tanto en ambientes abiertos (Sup\_a) como cerrados (Sup\_c); la forma de la semilla (largo/ancho: Fs); peso de la semilla en gramos (Ps); el tipo de fruto (Tf) en dos categorías: 1 = seco y 2 = carnosos; tipo de hábitat (Mhab) en donde se distribuye la especie: 1 = méxico, 2 = xérico y 3 = ambos y; el mecanismo de dispersión (Md) clasificado en anemócoro y zoocoro.

N	Familia	Nombre científico	Acrónimo	Sup_c	Sup_a	Fs	Ps	Tf	Mhab	Md
1	Actinidiaceae	<i>Saurauia oreophila</i> Hemsl.	Sauore	0.0	0.0	1.0	0.0	2.0	1.0	2.0
2	Adoxaceae	<i>Viburnum jucundum</i> C.V.Morton	Vibjuc	0.0	0.0	1.6	0.1	2.0	1.0	2.0
3	Altingiaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	Liqsty	98.0	64.7	3.6	0.0	1.0	1.0	1.0
4	Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i> (H.B.K.) Decne. & Planchon	Orexal	25.5	0.0	1.5	0.0	2.0	1.0	2.0
5	Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> H.B.K. ssp. <i>arguta</i> (Schldl.) Furlow	Alnacu	71.4	29.0	1.2	0.0	1.0	1.0	1.0
6	Celastraceae	<i>Quetzalia contracta</i> (Lundell) Lundell	Quetcon	0.0	0.0	1.4	0.2	2.0	1.0	2.0
7	Clethraceae	<i>Clethra chiapensis</i> L.M. González	Clechi	0.0	80.0	1.0	0.0	1.0	1.0	1.0
8	Clethraceae	<i>Clethra suaveolens</i> Turcz	Clesua	0.0	0.0	1.0	0.0	1.0	1.0	1.0
9	Cornaceae	<i>Cornus disciflora</i> Moc. & Sessé	Cordis	0.0	54.5	1.7	0.4	2.0	1.0	2.0
10	Cornaceae	<i>Cornus excelsa</i> Kunth	Corexc	0.0	58.2	1.2	0.0	2.0	3.0	2.0
11	Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	Arbxal	0.0	38.9	1.0	0.0	2.0	2.0	2.0
12	Fagaceae	<i>Quercus crassifolia</i> Humb. & Bonpl.	Quecra	0.0	70.0	1.2	2.8	1.0	1.0	2.0
13	Fagaceae	<i>Quercus crispipilis</i> Trelease	Quecri	78.0	50.0	1.1	1.3	1.0	2.0	2.0
14	Fagaceae	<i>Quercus laurina</i> Humb. & Bonpl.	Quelau	89.0	72.2	1.5	2.4	1.0	1.0	2.0
15	Fagaceae	<i>Quercus rugosa</i> Née	Querug	0.0	77.8	1.8	3.9	1.0	1.0	2.0
16	Fagaceae	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebmann	Quesap	0.0	81.5	1.4	0.4	1.0	1.0	2.0
17	Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> Hartw.ex Benth.	Garlau	0.0	27.8	1.1	0.1	2.0	2.0	2.0
18	Lauraceae	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	Litgla	0.0	0.0	1.1	0.1	2.0	1.0	2.0
19	Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill.	Perame	0.0	0.0	1.2	12.9	2.0	1.0	2.0
20	Magnoliaceae	<i>Magnolia sharpii</i> Miranda	Magsha	86.0	0.0	1.5	0.2	1.0	1.0	2.0
21	Malvaceae	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreategui	Chipen	0.0	20.0	1.6	0.0	1.0	2.0	2.0
22	Myricaceae	<i>Morella cerifera</i> L.	Morcer	20.8	0.0	1.3	0.0	2.0	3.0	2.0

23	Myrsinaceae	<i>Myrsine juergensenii</i> Mez	Myrjue	51.3	0.0	1.1	0.0	2.0	1.0	2.0
24	Pentaphylacaceae	<i>Cleyera theoides</i> (Swartz) Choisy	Clethe	0.0	0.0	1.0	0.0	2.0	1.0	2.0
25	Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	Terlin	15.0	0.0	1.6	0.1	2.0	1.0	2.0
26	Pinaceae	<i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schldl.	Pinaya	41.7	44.0	1.6	0.1	1.0	2.0	1.0
27	Pinaceae	<i>Pinus devoniana</i> Lamb.	Pindev	0.0	0.0	1.3	0.1	1.0	2.0	1.0
28	Pinaceae	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	Pinpse	50.0	50.0	1.7	0.0	1.0	2.0	1.0
29	Pinaceae	<i>Pinus chiapensis</i> Martínez	Pinchi	0.0	27.0	1.9	0.0	1.0	2.0	1.0
30	Pinaceae	<i>Pinus tecunumanii</i> Eguluz & J.P. Perry	Pintec	0.0	0.0	1.9	0.0	1.0	2.0	1.0
31	Rhamnaceae	<i>Frangula capreifolia</i> (Schldl. Grubov.)	Fracap	13.5	0.0	1.1	0.0	2.0	1.0	2.0
32	Rhamnaceae	<i>Rhamnus sharpii</i> M.C. Johnst. & L.A. Johnst.	Rhasha	0.0	0.0	1.1	0.0	2.0	1.0	2.0
33	Rosaceae	<i>Crataegus pubescens</i>	Crapub	0.0	0.0	1.5	0.1	2.0	2.0	2.0
34	Rosaceae	<i>Photinia microcarpa</i> Standl.	Phomic	98.3	0.0	1.3	0.0	2.0	1.0	2.0
35	Rosaceae	<i>Prunus barbata</i> Koehne	Prubar	58.0	0.0	1.2	0.4	2.0	1.0	2.0
36	Rosaceae	<i>Prunus lundelliana</i> Standl.	Prulun	48.0	0.0	1.3	0.7	2.0	1.0	2.0
37	Rosaceae	<i>Prunus rhamnoides</i> Koehne.	Prurha	90.0	41.6	1.1	0.3	2.0	1.0	2.0
38	Rosaceae	<i>Prunus serotina</i> Ehrenberg <i>ssp. Capuli</i> (Cav.) McVaugh	Pruser	56.0	73.3	1.2	0.1	2.0	3.0	2.0
39	Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	Psypsp	0.0	0.0	0.9	0.0	2.0	1.0	2.0
40	Sabiaceae	<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	Melden	0.0	0.0	1.1	0.5	2.0	1.0	2.0
41	Salicaceae	<i>Olmediella betschleriana</i> (Goepfert) Loesener	Olbmet	100.0	59.3	1.8	0.1	2.0	1.0	2.0
42	Sapindaceae	<i>Acer negundo</i> L <i>ssp. mexicanum</i> (DC.) Wesmael	Aceneg	58.7	0.0	1.6	0.1	1.0	1.0	1.0
43	Scrophulariaceae	<i>Buddleja americana</i> L.	Budcor	0.0	0.0	1.0	0.0	1.0	2.0	1.0
44	Styracaceae	<i>Styrax magnus</i> Lundell.	Stymag	90.0	0.0	1.6	1.1	2.0	1.0	2.0
45	Symplocaceae	<i>Symplocos breedlovei</i> Lundell	Symbre	0.0	0.0	3.0	0.1	2.0	1.0	2.0
46	Verbenaceae	<i>Citharexylum hintonii</i> Moldenke	Cithin	0.0	0.0	1.3	0.0	2.0	1.0	2.0
47	Winteraceae	<i>Drimys granadensis</i> L.f. var. <i>mexicana</i> (DC.) A.C.Sm.	Drigra	0.0	0.0	1.9	0.0	2.0	1.0	2.0

**Cuadro 2.** Atributos vegetativos de 47 especies arbóreas nativas de los bosques de montaña de Chiapas. La caducidad (C) se refiere a especies con hojas caducas o perenes; la dureza (D) de la madera fue clasificada en blanda, media o dura; la longevidad (L) indica la vida media de la especie, donde 1 = < 80 años, 2 = 80-150 años y 3 = > 150 años; el área foliar (Af) es la superficie de la hoja en cm<sup>2</sup>; el peso de la hoja (Ph) expresado en gramos, el área específica de la hoja SLA (cm<sup>2</sup>\*g<sup>-1</sup>) que toma en cuenta área y peso de la misma; índice de dureza de la hoja (Dh) en gramos por cm<sup>2</sup>(g.cm-2); altura máxima (Amáx) en metros que puede alcanzar un individuo adulto; las tasas relativas de crecimiento en altura (TRCA) y diámetro (TRCD) tanto en áreas abiertas (a) como bajo sombra (c) expresadas en cm.cm<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>.

N	Familia	Nombre científico	Acrónimo	C	D	L	Af	Ph	SLA	Dh	Amáx	TRC Aa	TRC Da	TRC Ac	TRC Dc
1	Actinidiaceae	<i>Saurauia oreophila</i> Hemsl.	Sauore	2	1	1	57.8	0.4	137.0	0.6	15.0	0.00	0.00	0.00	0.00
2	Adoxaceae	<i>Viburnum jucundum</i> C.V.Morton	Vibjuc	1	1	1	94.7	1.0	96.4	0.3	12.0	0.00	0.00	0.00	0.00
3	Altingiaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	Liqsty	2	1	1	47.3	0.3	140.8	0.3	25.0	0.12	0.17	0.27	0.20
4	Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i> (H.B.K.) Decne. & Planchon	Orexal	1	2	2	151.1	2.3	65.7	0.4	30.0	0.00	0.00	0.06	0.09
5	Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> H.B.K. ssp. <i>arguta</i> (Schldl.) Furlow	Alnac	2	1	1	37.0	0.4	98.3	0.4	25.0	0.29	0.68	0.15	0.19
6	Celastraceae	<i>Quetzalia contracta</i> (Lundell) Lundell	Quetcon	1	2	2	14.2	0.1	128.7	0.3	10.0	0.00	0.00	0.00	0.00
7	Clethraceae	<i>Clethra chiapensis</i> L.M. González	Clechi	1	2	2	47.1	0.8	61.5	0.4	35.0	0.34	0.37	0.00	0.00
8	Clethraceae	<i>Clethra suaveolens</i> Turcz	Clesua	1	1	1	25.0	0.2	106.8	0.3	10.0	0.00	0.00	0.00	0.00
9	Cornaceae	<i>Cornus disciflora</i> Moc. & Sessé	Cordis	1	2	2	28.8	0.3	86.5	0.5	20.0	0.30	0.30	0.00	0.00

10	Cornaceae	<i>Cornus excelsa</i> Kunth	Corexc	2	1	1	11.8	0.1	103.5	0.4	9.0	0.25	0.57	0.00	0.00
11	Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	Arbxal	2	2	2	34.1	0.6	55.3	0.4	15.0	0.32	0.33	0.00	0.00
12	Fagaceae	<i>Quercus crassifolia</i> Humb. & Bonpl.	Quecra	1	3	3	83.6	1.6	52.6	0.6	25.0	0.28	0.29	0.00	0.00
13	Fagaceae	<i>Quercus crispipilis</i> Trelease	Quecri	2	3	3	25.2	0.2	109.0	0.5	30.0	0.24	0.30	0.19	0.20
14	Fagaceae	<i>Quercus laurina</i> Humb. & Bonpl.	Quelau	1	3	3	12.4	0.2	79.2	0.8	35.0	0.32	0.30	0.20	0.19
15	Fagaceae	<i>Quercus rugosa</i> Née	Querug	1	3	3	84.4	1.6	53.4	0.6	30.0	0.32	0.31	0.00	0.00
16	Fagaceae	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebmann	Quesap	1	3	3	28.2	0.5	61.6	0.5	30.0	0.13	0.28	0.00	0.00
17	Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> Hartw.ex Benth.	Garlau	1	3	2	39.2	0.7	58.1	0.4	10.0	0.05	0.28	0.00	0.00
18	Lauraceae	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	Litgla	1	2	2	10.9	0.1	103.8	0.5	12.0	0.00	0.00	0.00	0.00
19	Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill.	Perame	1	2	2	82.5	1.1	73.3	0.4	20.0	0.00	0.00	0.00	0.00
20	Loganiaceae	<i>Buddleja americana</i> L.	Budcor	1	2	1	42.1	0.4	94.8	0.4	20.0	0.00	0.00	0.00	0.00
21	Magnoliaceae	<i>Magnolia sharpii</i> Miranda	Magsha	1	2	2	260.5	5.0	52.1	0.5	25.0	0.00	0.00	0.21	0.21
22	Malvaceae	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreategui	Chipen	1	1	2	274.5	5.2	52.5	0.5	20.0	0.31	0.33	0.00	0.00
23	Myricaceae	<i>Morella cerifera</i> L.	Morcer	1	1	1	24.2	0.2	99.9	0.4	25.0	0.00	0.00	0.05	0.18
24	Pentaphylacaceae	<i>Cleyera theoides</i> (Swartz) Choisy	Clethe	1	2	2	10.7	0.2	57.8	0.4	30.0	0.00	0.00	0.00	0.00
25	Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	Terlin	1	1	1	8.6	0.2	55.0	0.4	15.0	0.00	0.00	0.21	0.17
26	Pinaceae	<i>Pinus ayacahuite</i> C.	Pinaya	1	1	3	7.0	0.1	65.3	0.5	40.0	0.30	0.50	0.54	0.51

		Ehrenb. ex Schltld.													
27	Pinaceae	<i>Pinus devoniana</i> Lamb.	Pindev	1	1	2	8.6	0.1	117.1	0.5	20.0	0.00	0.00	0.00	0.00
28	Pinaceae	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	Pinpse	1	1	2	7.2	0.1	51.0	0.5	40.0	0.26	0.44	0.68	0.68
29	Pinaceae	<i>Pinus chiapensis</i> Martínez	Pinchi	1	1	3	6.5	0.1	76.5	0.4	30.0	0.55	0.58	0.00	0.00
30	Pinaceae	<i>Pinus tecunumanii</i> Eguiluz & J.P. Perry	Pintec	1	1	2	4.9	0.1	49.6	0.5	45.0	0.00	0.00	0.00	0.00
31	Primulaceae	<i>Myrsine juergensenii</i> Mez	Myrjue	1	2	1	31.8	0.4	87.2	0.4	22.0	0.00	0.00	0.10	0.10
32	Rhamnaceae	<i>Frangula capreifolia</i> (Schldl. Grubov.)	Fracap	1	2	2	61.3	0.5	115.2	0.5	15.0	0.00	0.00	0.02	0.14
33	Rhamnaceae	<i>Rhamnus sharpii</i> M.C. Johnst. & L.A. Johnst.	Rhasha	1	2	2	35.5	0.4	90.6	0.5	20.0	0.00	0.00	0.00	0.00
34	Rosaceae	<i>Crataegus pubescens</i>	Crapub	2	2	2	16.0	0.1	118.4	0.4	10.0	0.00	0.00	0.00	0.00
35	Rosaceae	<i>Photinia microcarpa</i> Standl.	Phomic	2	2	2	23.2	0.4	58.7	0.4	10.0	0.00	0.00	0.28	0.25
36	Rosaceae	<i>Prunus barbata</i> Koehne	Prubar	2	2	2	29.5	0.4	72.2	0.5	25.0	0.00	0.00	0.08	0.13
37	Rosaceae	<i>Prunus lundelliana</i> Standl.	Prulun	2	2	2	33.6	0.8	44.8	0.5	20.0	0.00	0.00	0.21	0.11
38	Rosaceae	<i>Prunus rhamnoides</i> Koehne.	Prurha	1	2	2	12.8	0.1	110.1	0.4	10.0	0.20	0.26	0.15	0.13
39	Rosaceae	<i>Prunus serotina</i> Ehrenberg ssp. <i>Capuli</i> (Cav.) McVaugh	Pruser	2	1	1	22.9	0.1	173.8	0.4	20.0	0.21	0.27	0.14	0.09
40	Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	Psypsp	1	1	1	18.2	0.1	133.6	0.3	6.0	0.00	0.00	0.00	0.00
41	Sabiaceae	<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	Melden	1	2	2	36.1	0.4	93.1	0.4	15.0	0.00	0.00	0.00	0.00
42	Salicaceae	<i>Olmediella betschleriana</i>	Olmbet	1	2	2	47.0	0.8	58.2	0.4	20.0	0.31	0.29	0.09	0.16

43	Sapindaceae	(Goeppert) Loesener <i>Acer negundo</i> L ssp. <i>mexicanum</i> (DC.) Wesmael	Aceneg	2	2	2	63.5	0.5	131.7	0.4	23.0	0.00	0.00	0.28	0.43
44	Styracaceae	<i>Styrax</i> <i>magnus</i> Lundell.	Stymag	1	2	2	100.6	0.9	107.7	0.4	25.0	0.00	0.00	0.17	0.17
45	Symplocaceae	<i>Symplocos</i> <i>breedlovei</i> Lundell	Symbre	1	1	1	12.3	0.2	79.9	0.4	10.0	0.00	0.00	0.00	0.00
46	Verbenaceae	<i>Citharexylum</i> <i>hintonii</i> Moldenke	Cithin	1	2	2	120.4	3.2	38.1	0.7	10.0	0.00	0.00	0.00	0.00
47	Winteraceae	<i>Drimys granadensis</i> L.f. var. <i>mexicana</i> (DC.) A.C.Sm.	Drigra	1	2	2	20.7	0.3	79.9	0.3	15.0	0.00	0.00	0.00	0.00

---

También realizamos un análisis cluster que es una técnica cuya idea básica es agrupar un conjunto de observaciones en un número dado de grupos. Este agrupamiento se basa en la idea de distancia o similitud entre las observaciones.

Con respecto a las técnicas de Análisis de Cluster, el MDS comparte características como: a) investigar la estructura de un conjunto de variables, b) el punto de partida es una matriz de proximidades y, c) en la representación gráfica que se obtiene se pueden interpretar las distancias. La obtención de los grupos depende del criterio o distancia considerados, en el presente análisis el nivel de corte fue de cinco.

Para la construcción de una matriz funcional se han utilizado variables categóricas y (o) binarias. Aunque originalmente algunas características (altura, peso de semilla y tamaño de hoja) de las plantas son continuas (e.i. Kindscher y Wells 1995) generalmente son transformadas a categóricas o binarias (Díaz y Cabido 1997). Sin embargo, comparaciones funcionales entre las plantas son probablemente más informativas si se basan en características continuas más que discretas o categóricas. Las continuas permiten una descripción cuantitativa de los patrones. Cabe señalar que las comparaciones a amplia escala no son ciertamente la panacea para todos los problemas en ecología de plantas ya que, las relaciones derivadas son a menudo imprecisas y contienen información muy limitada acerca de las plantas y el ambiente, pero representan ahorativas expresiones de patrones generales (Duarte *et al.* 1995).

## RESULTADOS

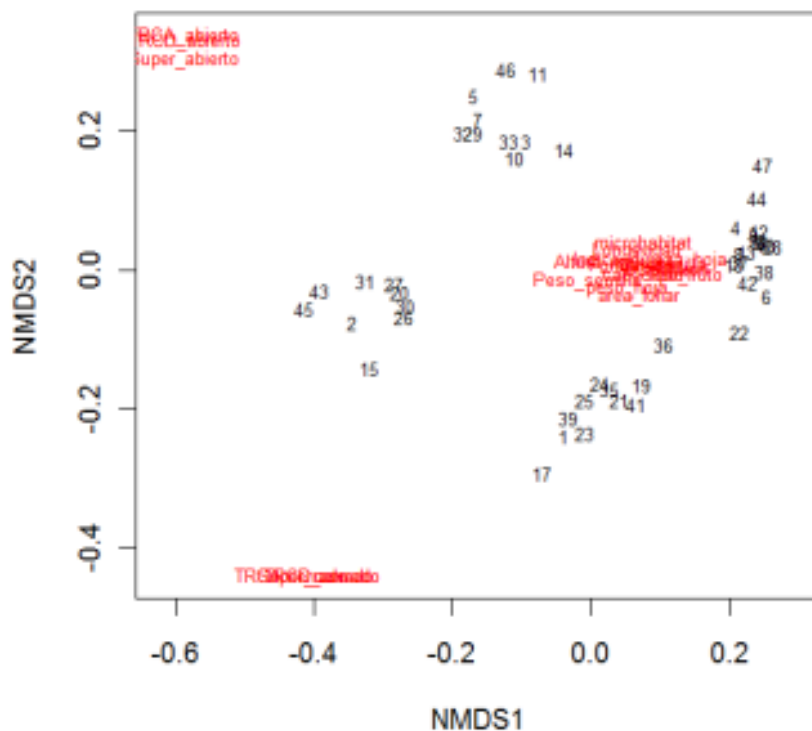
Las 47 especies estuvieron representadas en 29 familias. La familia Rosaceae estuvo compuesta por seis especies. Dos familias: Fagaceae y Pinaceae estuvieron integradas por cinco especies. Cada una de las siguientes cinco familias: Cornaceae, Clethraceae, Lauraceae, Pentaphylacaceae, Rhamnaceae integraron al menos dos especies y, el resto de familias sólo tuvo una especie. Casi el 70% de las variables (13) fueron obtenidas de datos numéricos, el resto (6) correspondieron a variables con datos categóricos. Las diferentes variables que integraron la base de datos representaron atributos relacionados

a la funcionalidad de las especies, los valores fueron obtenidos de varios individuos colectados en áreas distintas. Es decir, a partir de variables morfológicas se percibieron los resultados fisiológicos.

En relación al análisis MDS fue posible obtener cuatro grupos de comunidades vegetales diferenciadas por tres variables con valores positivos: peso de la hoja = 0.932, área foliar = 0.746, y peso de la semilla = 0.506 y seis variables de desempeño con datos negativos (Figura 1).

A lo largo de la dimensión 1, agrupadas por variables de crecimiento y supervivencia evaluadas en ambientes cerrados: TRCa = -0.696, TRCd = -0.599 y % supervivencia = -0.545, se asocian principalmente especies como: *Pinus ayacahuite*, *Pinus pseudostrobus*, *Quercus laurina*, *Quercus crispipilis*, *Prunus spp.*, *Olmediella betschleriana*, *Alnus acuminta*, *Liquidambar styraciflua*. Debido a la identidad de estas especies podemos denominarla como la asociación de un bosque de pino-encino-liquidambar.

Una segunda asociación de especies fue definida por el crecimiento y supervivencia obtenidos bajo ambientes abiertos: tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa) = -0.562, TRC en diámetro = -0.615 y % supervivencia = -0.686. Misma que está compuesta por una especie de pino (*Pinus chiapensis*) y un encino (*Quercus sapotifolia*) ambas características de zonas menos frías que las presentes en la anterior asociación. Acompañadas por *Chiranthodendron pentadactylon*, *Cornus spp.*, *Arbutus xalapensis*, *Garrya laurifolia*, *Clethra chiapensis*, *Cleyera theoides* y *Quercus rugosa* en conjunto representan a los bosques de pino-encino de zonas cálido-húmedas.

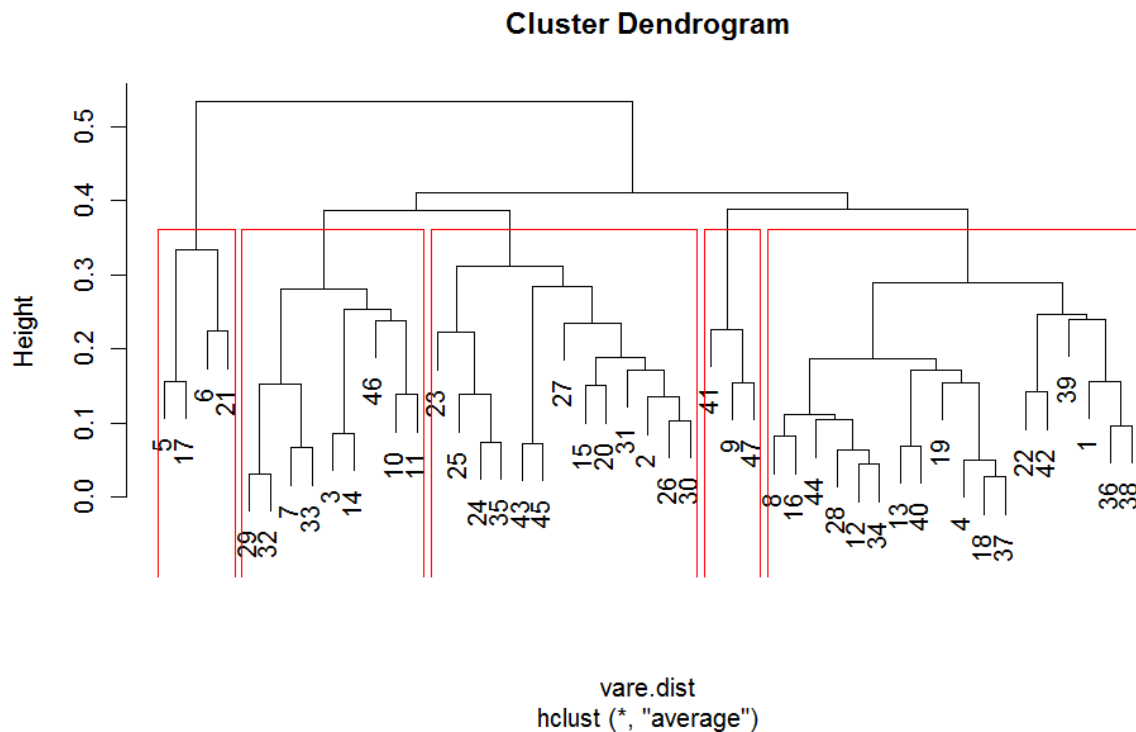


**Figura 1.** Análisis de ordenación que muestra cuatro asociaciones vegetales correspondientes a bosques de: (1) pino-encino-liquidámbar (izquierda-abajo), (2) pino-encino (izquierda-superior), (3) pino (derecha-superior) y, (4) mesófilo de montaña (derecha-inferior).

Las siguientes dos asociaciones estuvieron relacionadas a variables de peso foliar y de la semilla. En general, la asociación vegetal (3) representa especies con hojas y semillas pequeñas presentes en bosques de pino “seco” compuestos por: *Pinus tecunumanii*, *Pinus devoniana*, *Buddleja cordata*, *Saurauia orephila*, *Citharexylum hintonii*, *Crataegus pubescens*, *Viburnum jucundum*.

Finalmente, la asociación vegetal (4) la componen varias especies de latifoliadas (hojas y semillas más grandes, Cuadro 1 y 2) propias de áreas húmedas y protegidas encontrando especies características como: *Styrax magnus*, *Magnolia sharpii*, *Acer negundo*, *Oreopanax xalapensis*, *Ternstroemia lineata*, *Myrica cerifera*, *Prunus barbata*, *Prunus lundelliana*, *Photinia microcarpa*, *Rhamnus capreifolia*, *Persea americana* que forman parte del interior de los bosques mesófilos de montaña o de neblina.

En relación al análisis cluster fueron generados cinco grupos. De los cuales, el grupo I y II estuvieron representados por pocas especies en contraste con los grupos IV y V quienes albergan 13 y 18 especies respectivamente. El grupo I, lo integran cuatro especies (*Chiranthodendron pendatactylon*, *Magnolia sharpii*, *Citharexylum moccinii* y *Oreopanax xalapensis*) todas de hojas grandes y por lo general, recurrentes en ambientes húmedos, no mayores a 2000 msnm. presentes en la región fisiográfica conocida como Montañas del Norte. El grupo II, estuvo integrado por las dos especies de la familia Pentaphylacaceae (*Clethe* y *Terlin*) y *Pinus tecunumanii* presentes a más de 2000 msnm con presencia de heladas correspondientes a bosques de pino-encino de áreas frías (p. ej. Región Altos, Ejido Mitzitón, ver Anexos capítulo 4). En su conjunto el grupo III y IV también representan bosques de montaña fríos donde se desarrollan las cinco especies de encinos (*Quercus crassifolia*, *Q. rugosa*, *Q. laurina*, *Q. sapotifolia* y *Q. crispipilis*) que formaron parte de este análisis. Sin embargo, particularmente en el grupo III donde esta *Q. sapotifolia* acompañado de especies como *Pinus chiapensis*, *Garrya laurifolia*, *Arbutus xalapensis* y las dos especies de *Cornus*, agrupación de especies distribuidas en montañas que no presentan severas sequías ni heladas (Montañas del Norte). En cambio, en el grupo IV se encuentran los pinos y encinos característicos de altitudes mayores a 2100 msnm. Presentes en la región Altos (p. ej. Localidad Rancho Merced de Bazóm, ver capítulo 4) acompañados de todas las especies de la familia Rosaceae (*Prunus* y *Photinia*). Finalmente el grupo V es el más amplio el cual, integra 18 especies: 17 latifoliadas y, solamente un pino (*P. devoniana*). Especies como: *Clethra*, *Litsea*, *Rhamnus*, *Psychotria*, *Quetzalia*, *Symplocos*, etc. que se desarrollan debajo de 1600 msnm en climas cálidos y húmedos representantes de la región Fronteriza y bosques de pino-encino-liquidambar de las Lagunas de Montebello –ver capítulo 4, Figura 2).



**Figura 2.** Análisis de clasificación que muestra la agrupación de las 47 especies arbóreas nativas en cinco grupos correspondientes a las zonas fisiográficas determinadas principalmente por la altitud y la humedad. Dichas áreas están representadas por: 1) bosques de las montañas del norte, bosques de los Altos presentes en 2) ejido Mitzitón, 3) y 4) bosques de Rancho Merced Bazóm y 5) bosques de lagunas de Montebello.

## DISCUSIÓN

Coincidimos con Köhler *et al.* (2000) quienes argumentan que debido a la gran cantidad de especies arbóreas, variación de características morfológicas y fisiológicas dentro de la misma forma de vida, es posible clasificar a las especies de árboles dentro de unos pocos tipos funcionales útiles para analizar datos de campo y también para propósitos de modelación. Dicha riqueza puede ser simplificada definiendo grupos ecológicos de especies cuyos miembros comparten características de importancia para determinar la estructura y composición del bosque. Tal es el caso de lo propuesto por Swaine y Whitmore (1988) quienes se basaron en características morfológicas (densidad de la madera, tamaño de la semilla y forma de la hoja) para clasificar a las especies

arbóreas en pioneras y clímax. Sin embargo, dicha clasificación no puede contabilizar la gran diversidad de tipos funcionales revelados por las especies arbóreas. Es decir, la dicotomía frecuentemente falla para explicar adecuadamente la riqueza de los patrones sucesionales de los bosques. Esto, debido a que las especies pioneras son usualmente muy similares (rápido crecimiento y buena capacidad de dispersión; Brown 1992) y en el caso del las clímax hay una considerable diversidad durante la fase de su establecimiento. Por ejemplo, en un bosque caducifolio de los Estados Unidos (Kennedy, 2000) a partir de 62 especies de árboles fueron generados nueve grupos que se arreglaron en tres más amplios: pioneros (*Fraxinus*, *Pinus*, *Prunus serotina*, *Acer negundo*), oportunistas (*Platanus*, *Liquidambar*, *Cornus*) y persistentes (*Juniperus*, *Nyssa sylvatica*, *Ostrya* y *Quercus*) demostrando así que hay un gradiente en su desempeño. Al igual que en este trabajo, a través de una ordenación basada en atributos ecológicos, las variables ontogénicas (peso de semillas, peso de la hoja y área foliar) tuvieron más importancia (Brzeziecki y Kienast 1994). Asimismo, Poorter y Rose (2005) mencionan que la biomasa de la semilla puede ser usada como una medida para la tolerancia a la sombra de las especies arbóreas y de esta manera es posible evitar clasificaciones subjetivas entre especies demandantes a la luz y tolerantes a la sombra. Por lo tanto, las especies podrían colocarse a lo largo de un continuo de tolerancia de sombra. Más recientemente Wright *et al.* (2010) en un estudio en Barro Colorado Panamá identifican características funcionales que puedan proveer diferencias ecológicas entre las especies, donde variables como peso de semilla, peso foliar, densidad de la madera y altura máxima explicaron un 44 % de la variación inter específica. La agrupación en cuatro asociaciones vegetales encontrada en el presente estudio, también responde a variables relacionadas al desempeño en campo de las diferentes especies, similar a lo encontrado por Köhler *et al.* (2000) quienes evalúan 468 especies de árboles en los bosques de Borneo, Malasia y, distinguen 15 grupos basados en la tasa de crecimiento en diámetro entre otras variables (la altura de los individuos y su estado sucesional y densidad de la madera). Aunque se han realizado categorizaciones inter específicas en función de la ontogenia (Cornelissen *et al.* 2003; Chapman *et al.* 2008) siempre hay que tomar los resultados de la

extrapolación, a partir de plántulas a adultos, con gran precaución. Recientemente Poorter y Rose (2005) mencionan que la biomasa de la semilla puede ser usada como una medida para la tolerancia a la sombra de las especies arbóreas.

En particular para México y paisajes similares, la conservación de la diversidad biológica nativa en paisajes culturales puede depender de que entendamos y utilicemos el potencial funcional que mantiene servicios ecosistémicos importantes (Martínez-Ramos 2008). La identificación de características funcionales de las especies arbóreas, generadas de variables fácilmente medibles, en ambientes tropicales montanos permitirá proponer grupos que respondan a revertir la degradación de las funciones del ecosistema, incluyendo aquellas involucradas en el mantenimiento de ciclos biogeoquímicos e hidrológicos, control del clima, descomposición y formación del suelo, control de plagas y polinización (Ehrlich y Ehrlich 1981). En este sentido, reciente interés se ha puesto en estudios sobre la clasificación funcional de aquellos grupos de especies con relación a su efecto sobre el funcionamiento (fijación de N, ciclo de nutrientes, retención de agua, productividad, almacenamiento de C) de la comunidad y de los ecosistemas (Fonseca y Ganade 2001).

De cualquier manera, agrupar las especies inevitablemente ignoraría alguna información biológica relevante. Por lo tanto, es necesario definir cuántas y cuáles características incorporar además de elegir un nivel de corte adecuado. De acuerdo a los resultados obtenidos, para proponer la recuperación de espacios degradados con la reintroducción de especies nativas coincidimos con varios autores quienes sugieren (Leishman y Westoby 1992; Boutin y Keddy 1993; Díaz y Cabido 1997) altos niveles de corte y, basar el análisis en variables regenerativas (dispersión de semillas, germinación y establecimiento) que parecen depender críticamente de unas pocas variables medidas fácilmente, como tamaño y forma de semilla, y respuesta a la luz y temperatura (Thompson *et al.* 1996). Sin embargo, en las selvas altas perennifolias del sur de México se encontró que los árboles pioneros tuvieron semillas más pequeñas y mostraron tres tipos de germinación en plántulas, siendo el más común (82 %) la fanerocotilar epigea con cotiledones fotosintéticos (PEF). En contraste, especies que presentan plántulas tipo

(cotiledones hipogeos) CHR que tuvieron semillas más grandes y muchas de estas especies se desarrollan en la sombra. Es decir, el tipo de germinación está vinculado a la capacidad de dispersión y a la estrategia regenerativa de las especies (Ibarra-Manríquez *et al.*, 2001), lo cual puede ser útil para proponer grupos de árboles que tendrán éxito bajo condiciones adversas. En particular, un estudio desarrollado para los bosques montanos de Chiapas (Golicher *et al.* 2008) muestra seis asociaciones de especies relacionadas a condiciones climáticas que son propias de los diferentes tipos de bosques presentes en la región. Donde cuatro de ellos coinciden con los resultados obtenidos en el presente trabajo. Es decir, a pesar del enfoque y tipos de variables utilizadas, existe correspondencia entre las especies que conforman cada asociación vegetal, lo cual, permite fundamentar que los árboles nativos de Chiapas se distribuyen de acuerdo a un gradiente ambiental que favorece su desarrollo y es necesario identificar para diseñar propuestas acordes a cada espacio.

En otros ambientes como los bosques mediterráneos, los caracteres vegetativos de las plantas (forma de crecimiento, altura) fueron los principales involucrados en la definición de grupo funcional y se propone que, cuando las especies son distinguidas sólo por características vegetativas sería mejor llamarlos grupos adaptativos y no funcionales (Médait *et al.*, 1998). En ecosistemas pantanosos se distinguieron tres grupos funcionales de plantas de a partir de características como: captación de nutrientes, capacidad competitiva, tolerancia al estrés, capacidad de dispersión etc. (Boutin y Keddy, 1993). Para el caso de las praderas (158 pastos nativos) fueron generados 8 grupos basados en atributos ecológicos y morfológicos (Kindscher y Wells, 1995). En matorrales semiáridos australianos cinco grupos fueron identificados con base en caracteres vegetativos, de ciclo de vida, fenología y biología de las semillas (Leishman y Westoby, 1992). Lo anterior demuestra que al menos, para cada ecosistema debería de existir una clasificación de especies que promueva la recuperación de funciones clave.

## LITERATURA CITADA

- Aerts R. 1995. The advantage of being evergreen. *Trends ecology and evolution* 10: 402-407.
- Amezaga I. y Onaindia M. 1997. The effect of evergreen and deciduous coniferous plantations on the field layer and seed bank of native woodlands. *Ecography* 20: 308-318.
- Ashton P.M. S., Gamage S., Gunatilleke I. A. U. N. y Gunatilleke C. V. S. 1997. Restoration of a Sri Lankan rainforest: using Caribbean pine *Pinus caribea* as a nurse for establishing late-successional tree species. *Journal of Applied Ecology* 34: 915-925.
- Bakker J. P. y Berendse F. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends ecology and evolution* 14 (2): 63-67.
- Bakker J. P., Poschlod P., Strykstra R. J., Bekker R. M. y Thompson K. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Bot. Neerl.* 45 (4): 461-490.
- Bastow W. J. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86 (3): 507-522
- Bekker R. M., Verweij G. L., Smith R. E. N., Reine R., Bakker J. P. y Schneider S. 1997. Soil seed banks in European grassland: does land use affect regeneration perspectives? *Journal of Applied Ecology* 34: 1293-1310.
- Bellingham P. J. y Sparrow A. S. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities *Oikos* 89: 409-416.
- Boutin C. y Keddy P. A. 1993. A functional classification of wetland plants. *Journal of Vegetation Science* 4: 591-600.
- Box E. O. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science* 7: 309-320.

- Brown V. K. 1992. Plant succession and life history strategy. *Trends Ecology and Evolution* 7 (5): 812-813.
- Brown, S y Lugo, A. E., 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2: 97-111.
- Brzeziecki, B. y Kienast F. (1994) Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management* 69, 167-187.
- Catovsky S. 1998. Functional groups clarifying our use of the term. *Bulletin of the Ecological Society of America*. January: 126-127.
- Chapin III F. S. 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience* 41 (1): 29-36.
- Chapman C. A., Kitajima K., Zanne A. E., Kaufman L. S. y Lawes M. J. 2008. A 10-year evaluation of the functional basis for regeneration hábitat preference of trees in an African evergreen forest. *Forest Ecology and Management* 255: 3790-3796
- Cornelissen J. H. C., Cerabolini B., Castro-Díez P., Villar-Salvador P., Montserrat-Martí G., Puyravaud J. P., Maestro M., Werger M. J. A. y Aerts R. 2003 Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science* 14, 311-322.
- Cornelissen J.H.C, Lavorel S, Garnier E., Díaz S, Buchmann N., Gurvich D. E, Reich P. B., Ter Steege H, Morgan H. D., Heijden M. G. A. van der, Pausas J. G. y Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Damesin C., Rambal S. y Joffre R. 1998. Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecológica* 19: 195-204.
- Debussche M., Debussche G. y Lepart J. 2001. Changes in the vegetation of *Quercus pubescens* woodland after cessation of coppicing and grazing. *Journal of Vegetation Science* 12: 81-92

- Díaz S. y Cabido M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 465-474.
- Duarte C. M., Sand-Jensen K., Laurentius Nielsen S., Enríquez S. And Agustí S. 1995. Comparative functional plant ecology: rationale and potentials. *Trends ecology and evolution* 10: 418-421.
- Ekta Khurana y Singh J. S. 2001. Ecology of seed and seedlings growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28: 39-52.
- Enquist B. J., West G. B., Charnov E. L. y Brown J. H. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401: 907-911.
- Eriksson O. 2000. Functional roles of remnant plant populations in communities and ecosystems. *Global Ecology & Biogeography* 9: 443-449.
- Fonseca C. R. y Ganade G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 118-125.
- Gaudet C. L. y Keddy P. A. 1988 A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334: 242-243.
- Grime J. P. 1997. Biodiversity and ecosystem function: The debate deepens. *Science* 277: 1260-1261.
- Golicher D. J., Cayuela L., Alkemade J. R. M., González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 2008. Applying climatically associated species pools to the modelling of compositional change in tropical montane forests. *Global Ecology and Biogeography* 17: 262-273.
- Halpern C. B., Evans S. A., y Nielson S. 1999. Soil seed banks in young, closed-canopy forests of the Olympic Peninsula, Washington: potential contributions to understory reinitiation. *Canadian Journal of Botany* 77: 922-935.

- Harrington R. A. and Ewel J. J. 1997. Invasibility of tree plantations by native and non-indigenous plant species in Hawaii. *Forest Ecology and Management* 99: 153-162.
- Hermý M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. y Lawesson J. E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species in Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91: 9-22.
- Hewitt N. y Kellman M. 2002. Tree seed, dispersal among forest fragments. I. Conifer plantations as seed traps. *Journal of Biogeography* 29: 337-349.
- Hewitt N. y Kellman M. 2002. Tree seed, dispersal among forest fragments. II. Dispersal abilities and biogeographical controls. *Journal of Biogeography* 29: 351-363.
- Hooper D. U. and Vitousek P. M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277, august: 1302-1305
- Hubbell C. O., Marks M. C., Ruiz-Jaen C. M., Salvador y Zanne E. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91: 3664-3674.
- Ibarra-Manriquez G., Martínez-Ramos M. y Oyama K. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in México. *American Journal of Botany* 88: 1801-1812.
- Kennedy S.E., Hale B.J. y Hix D.M. 2000. Defining species guilds in the Central Harwood Forest, USA. *Plant Ecology* 147: 1-19.
- Khurana E. y Singh J. S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and reformation of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28: 39-52.
- Kindscher K. y Wells P. W. 1995. Prairie plants guilds: a multivariate analysis of prairie species based on ecological and morphological traits. *Vegetatio* 117: 29-50.
- Köhler P., Ditzer T. y Huth A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 591-602.
- Lacroix G. y Luc A. 1998. Linking biodiversity and ecosystem function: An introduction. *Acta Oecológica* 19: 189-193.

- Laurent A., Dupouey J. L., Picard J. F. and Ranger J. 2001. Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecológica* 22: 87-98.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsber J. y Forbes T. D. A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecology and Evolution* 12: 474-478.
- Lavorel S., Touzard B., Lebreton J-D. y Clément Bernard. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecológica* 19: 227-240.
- Lavorel S. y Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Leishman M. R. y Westoby M. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits -evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology* 80: 417-424.
- Leishman M. R. y Westoby M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional ecology* 8: 205-214
- Martínez-Ramos M. 2008. Cap. 13. Grupos funcionales. En *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, pp. 365-412.
- McCune B. y J. B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design. Oregon, USA. 300 Pág.
- Médait F., Roche P. y Taton T. 1998. Functional groups in phytoecology: an application to the study of isolated plant communities in Mediterranean France. *Acta Oecológica* 19: 263-274.
- Niklas K. J. y Enquist B. J. 2002. Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany* 89: 812-819.

- Noble I. R. y Gitay H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 329-336.
- Oksanen J. 2010. *Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial*.
- Parrota J. A. 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal Vegetation Science* 6: 627-636
- Pausas J. G. y Austin M. P. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science* 12: 153-166.
- Pickett S. T. A., Cadenasso M. L. y Bartha S. 2001. Implications from the Buell-Small succession study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science* 4: 41-52
- Poorter L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410
- Poorter L. y Rose S. A. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142: 378-387.
- Prach K., Pyšek P. y Bastl M. 2001. Spontaneous vegetation succession in human-disturbed habitats: A pattern across seres. *Applied Vegetation Science* 4: 83-88.
- Prins A. H., Dijkstra G. A. y Bekker R. M. 1998. Feasibility of target communities in a Dutch brook valley system. *Acta Botanica Neerland* 47: 71-88.
- Pywell R. F., Putwain P. D. y Webb N. R. 1997. The decline of heathland seed populations following the conversion to agriculture. *Journal of Applied Ecology* 34: 949-960.
- Rodríguez-Barrueco J. R., Díaz Len T. A., Gormsen D., Korthals G. W., Lavorel S., Santa Regina I. y Smilauer P. 2000. Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecología* 124: 91-99.

- Rousset O. y Lepart J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercu humilis*). *Journal of Ecology* 88: 401-4012.
- Sack L. y P. J. Grubb. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* 131: 175-185
- Shipley B. y Keddy P. A. 1988. The relationship between relative growth rate and sensitivity to nutrient stress in twenty-eight species of emergent macrophytes. *Journal of Ecology* 76: 1101-1110.
- Slik, J. W. F. 2005 Assessing tropical lowland forest disturbance using plant morphological and ecological attributes. *Forest Ecology and Management* 205: 241-250.
- Swaine, M. D. y Whitmore T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86
- Thompson K., Band S. R. y Hodgson J. G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7: 236-241.
- Thompson K., Hillier S. H., Grime J. P., Bossard C. C. y Band S. R. 1996. A functional analysis of a limestone grassland community. *Journal of Vegetation Science* 7: 371-380
- Tucker N. L. J. y Murphy T. M. 1997. The effects of ecological rehabilitation on vegetation recruitment: some observations from the Wet Tropicals of North Queensland. *Forest Ecology and Management* 99: 133-152.
- Van der Putten W. H., Mortimer S. R., Hedlund K., Van Dijk C., Brown V. K., Lepš J., Verhagen R., Klooker J., Bakker J. P. y van Diggelen R. 2001. Restoration success of low production plant communities on former agricultural soils after top-soil removal. *Applied Vegetation Science* 4: 75-82.

- Violle C., Navas M., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. y Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116: 882-892.
- Walker B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.
- Walker B. H. 1994. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9: 747-752.
- Wardle D. A., Bonner K. I., y Barker G. M. 2000. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos* 89: 11-23.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Wilson J. B. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86: 507-522.
- Wright S. J., Kitajima K., Kraft N. J. B., Reich P. B., Wright I. J., Bunker D. E., Condit R., Dalling J. W., Davies S. J., Díaz S., Engelbrecht B. M. J. y Harms K. E. 2010. Functional traits and the growth mortality trade off in tropical trees. *Ecology* 91: 3664-3674.
- Zobel M., Van Der Maarel, Hedí y Dupréc C. 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science* 1: 55-66.

## CAPÍTULO 6. Conclusiones generales

La restauración forestal puede reconocerse como una estrategia para recuperar o mejorar el funcionamiento del ecosistema, su resiliencia ecológica, económica y el bienestar humano que de él se puede derivar. Sin embargo la pobreza rural en muchos lugares dificulta alcanzar soluciones para todos estos objetivos en un corto plazo. Los pequeños propietarios se encuentran limitados debido a su necesidad inmediata de contar con un recurso financiero y de asignarlo a la atención de sus necesidades más elementales, además de que las prácticas de restauración deben ser valoradas por ellos de manera colectiva. El mayor desafío será mover la restauración de ser una actividad basada en un sitio a una actividad a nivel paisaje. Es en el nivel de paisaje donde la restauración puede tener un mayor impacto. La restauración a escala de paisaje involucra restaurar una combinación de componentes tanto para propósitos productivos como de conservación. De esta manera, es importante combinar varios objetivos al llevar a cabo prácticas de restauración forestal. Algunas comunidades pueden ser más fáciles de restaurar que otras y, por lo tanto, es evidente que la restauración de diferentes espacios dependerá de los objetivos perseguidos y de características sociales, económicas y ecológicas del sitio. Por ejemplo, para modificar el régimen hidrológico la revegetación requerirá cantidades y configuración de vegetación diferentes a aquellas requeridas por la restauración propuesta para incrementar el hábitat de ciertas especies de la fauna.

Es útil evaluar cuales son los tipos de prioridades de las tierras a restaurar a lo largo de un paisaje. ¿Para qué? ¿Dónde? y ¿Con qué restaurar? Estas son algunas de las preguntas básicas que debemos hacernos cuando se quiere iniciar la recuperación de algún sitio.

El objetivo de la restauración ecológica del paisaje es regresar hasta lo posible a la estructura y función de un paisaje deseado (Naveh, 1994). Los propósitos deben ser percibidos holísticamente como piezas tridimensionales de suelo, agua, y atmósfera, con todos los organismos vivos y no vivos, incluyendo a la sociedad junto con la

complejidad de procesos naturales y culturales que la sostienen. Para implementar las estrategias de restauración se tiene que conocer tanto como sea posible acerca de la historia del sitio a ser restaurado y el destino de su flora y fauna. No únicamente desde un punto de vista puramente genético y ecológico sino también desde una perspectiva etnohistórica y antropológica. Actualmente, se están realizando acciones para restaurar la gastronomía de diferentes pueblos originarios (Nabhan *et al.*, 2010) y así evitar pérdida de biodiversidad, tradiciones y otros elementos de su patrimonio cultural, tanto el material como el intangible. La restauración del paisaje requiere de un enfoque de sistemas jerárquico y holístico y la ampliación del ámbito de restauración desde el nivel del organismo hasta las implicaciones evolutivas y funcionales. Para este propósito, los especialistas en restauración han reconocido a los paisajes como sistemas ecológicos donde se integran diferentes procesos y no sólo como ecosistemas de amplia extensión (Naveh, 1998). Inclusive, desde hace tiempo se ha considerado necesario que la restauración en la ecología del paisaje identifique hábitats y especies claves, proponga la mejor distribución de espacios a restaurar y considere las condiciones que pueden favorecer el mejor desempeño de las plantas y la fauna silvestre. Al mismo tiempo, debe garantizar beneficios recreativos hacia la sociedad (Anderson, 1995).

Pensar a largo plazo es la parte más difícil del manejo. Algunos objetivos casi forzan a una visión de largo plazo: crecimiento de leñosas, mantenimiento de poblaciones viables, protección de bosques maduros, prevención del sobre-pastoreo, minimizar la erosión, la sedimentación de las corrientes, prevenir la contaminación de acuíferos, incrementar el tamaño poblacional de especies raras y restauración del paisaje. Lo anterior, requiere de un área grande y enfatiza una perspectiva espacial amplia que usual y automáticamente hace pensar a largo plazo (Forman, 1995).

Por otro lado, la completa restauración, aunque puede parecer éticamente la más justificable, y por lo tanto la más obvia para adoptarse, puede de hecho no ser siempre la más sensible en términos prácticos o biológicos. La restauración de la cubierta vegetal puede favorecer un proceso de cicatrización de los ecosistemas pero no reproducir *de novo* el proceso histórico que generó las comunidades vegetales actuales (Balaguer,

2002). En un amplio sentido, la reintegración del paisaje involucra restauración, rehabilitación y reasignación, aplicadas en diferentes lugares y proporciones de acuerdo al contexto local y las contingencias presentes.

A partir de los resultados de este estudio se puede concluir que es posible incluir en pocos grupos la amplia diversidad arbórea presente en los ecosistemas tropicales montanos, particularmente basándonos en su desempeño en cuanto a la supervivencia, el crecimiento en altura, el diámetro del tallo y la asignación de la biomasa a diferentes órganos aéreos y subterráneos. Entre las plántulas de las seis especies arbóreas latifoliadas consideradas en los capítulos 2 y 3, fue posible distinguir dos grupos: aquellas que toleran condiciones más estresantes tanto en luz como en agua (*Alnus*, *Garrya* y *Olmediella*), y las que necesitan de una previa cubierta vegetal para asegurar su establecimiento (*Cornus*, *Prunus* y *Styrax*). Es decir, encontramos grupos de especies que podemos asociar con condiciones específicas de perturbación.

En el estudio en campo de largo plazo (hasta 8 años) en el cual monitoreamos el desempeño de juveniles de 50 especies arbóreas nativas de los bosques montanos de Chiapas, propusimos *a priori* cuatro grupos de especies (*Pinus* spp., *Quercus* spp., tolerantes e intolerantes a la sombra) y se encontró correspondencia de las especies dentro de su grupo y, además, con las áreas identificadas como con mayor potencial para la restauración. En general, para los cuatro grupos de plantas, las mejores condiciones para su supervivencia se presentaron en la región norte. El grupo de los *Quercus* alcanzó la mayor supervivencia entre todos los grupos, aunque con crecimiento menor en comparación al grupo de los *Pinus*, los cuales mostraron mayor altura y diámetro basal del tallo pero baja supervivencia.

En relación al grupo de las especies tolerantes a la sombra, se encontró que estuvieron más estrechamente relacionadas con el ambiente, de tal manera que en áreas con potencial alto para la restauración su respuesta en crecimiento y supervivencia fue mejor que en aquellas con potencial bajo. Finalmente, para el grupo de las especies intolerantes a la sombra los valores de supervivencia y crecimiento fueron mayores en áreas con potencial bajo. Los resultados anteriores indican que las 50 especies integradas

en cuatro grupos ecológicos muestran un “trueque o conflicto” (*trade-off*) en relación al ambiente donde se encuentran. En condiciones en las que el ambiente nos les favorece en algún momento invierten más entre crecer o sobrevivir.

Una estrategia viable para recuperar los bosques de montaña es la reintroducción de grupos de especies de plántulas en sitios adecuados, es decir, buscar aquellas áreas que tengan un alto potencial de restauración (a partir de su fertilidad, exposición, evapotranspiración) para que la supervivencia y el crecimiento de las especies tengan éxito. En las áreas con bajo potencial se considera factible la reintroducción de especies de *Pinus* y de especies intolerantes a la sombra porque tienen un mejor desempeño ahí; por su parte, las especies de *Quercus* y las tolerantes a la sombra puede intentarse reintroducirlas en sitios que tengan un potencial alto, aunque el grupo de los *Quercus* también puede tolerar condiciones de mayor estrés hídrico y lumínico. De acuerdo al índice de respuesta integrado (IRI) evaluado en este trabajo, las especies más idóneas para reintroducir dentro del grupo de los *Pinus* están: *P. montezumae*, *P. tecunumanii* y *P. strobus*; para el grupo de los *Quercus*: *Q. crassifolia*, *Q. laurina* y *Q. crispipilis*; en el grupo de las tolerantes a la sombra: *Clethra macrophylla*, y *Photinia microcarpa* y por último en el grupo de las intolerantes a la sombra: *Alnus acuminata*, y *Turpinia tricornuta*. Es importante señalar que especies como *Olmediella betschleriana* y *Garrya laurifolia*, agrupadas *a priori* como tolerantes a la sombra, pueden permanecer en sitios abiertos, aunque con menor crecimiento que en áreas con sombra. Las asociaciones vegetales generadas en el capítulo 5 indican que distintos tipos de bosques, desde los más xéricos con predominio de pinos, hasta los más húmedos bosques de neblina, comparten varias especies, lo cual permite la restauración forestal a partir de un alto número, pero manejable, de especies arbóreas nativas.

Sin embargo, para el éxito de la restauración los beneficios directos a la población deben también ser considerados y así, asegurar la permanencia de las áreas restauradas al menos en el mediano plazo. Sin un entendimiento de la retroalimentación entre el sistema social y el biofísico no es posible evaluar la respuesta de acciones diseñadas para alterar el bienestar de cambios ambientales. Evaluaciones recientes de la economía de

los ecosistemas y la biodiversidad muestran que el entendimiento de la importancia social de cambios en la biodiversidad y los servicios ecosistémicos es aún incipiente (Kumar, 2010). Hay un consenso creciente en que la resolución de problemas planteados por el cambio ambiental global requiere de investigaciones internacionales coordinadas, mejores recursos que en el pasado, y poner mucho más atención a las ciencias sociales tanto como a las naturales (Reid *et al.* 2009). Es claro que para el caso de México falta una planeación integral, multidisciplinaria, intersectorial y de largo plazo (Cervantes *et al.* 2008).

El estado actual de los bosques con funciones productivas y protectoras muestra que hay disparidades entre seis regiones del planeta: África, Asia y el Pacífico, Europa, América Latina y el Caribe, el Cercano Oriente y América del Norte. La mayor área forestal del mundo se encuentra en Europa, gracias principalmente a las vastas franjas de bosques de la Federación de Rusia, mientras que en América Latina y el Caribe se ha registrado la mayor pérdida neta de bosques en la última década. Los ecólogos dan por hecho que los beneficios ambientales de los bosques tropicales son evidentes, pero para las comunidades locales pueden no ser aparentes o ser insuficientes para superar los beneficios económicos de los sistemas productivos (Mesquita, 2000). Cualquier meta puede verse truncada sin políticas públicas que apoyen una visión de conservación del ambiente que incluya la restauración de sitios (Meli, 2003). Un caso de éxito relativo se ha dado en Brazil, donde al éxito del programa de conservación de la biodiversidad han contribuido factores como: una red de instituciones de investigación, programas de estudios de postgrado, investigaciones sobre biodiversidad, mercados para certificación, incremento en la concientización ambiental, red de parques y reservas, además de la estabilidad política y económica del país (Joly *et al.* 2010).

El uso de enfoques teóricos y experimentales en el desarrollo de estudios ecológicos de largo plazo es crucial para pasar de una etapa descriptiva a otras de carácter predictivo y aplicado. Deberán promoverse e incentivar los programas de investigación que de manera específica se dirijan a explorar y entender el papel funcional de las especies en aportar los servicios de producción, regulación, culturales y

de soporte de los ecosistemas que sean estratégicos para el bienestar y desarrollo sustentable de las sociedades humanas. Cada vez es más claro que la conservación de la biodiversidad y de sus funciones ecológicas va más allá de establecer reservas y parques naturales protegidos. En los paisajes culturales, resultantes del manejo humano (como los paisajes agrarios), existe una gran diversidad de especies que puede ser conservada. Esta diversidad tiene un alto valor para el mantenimiento de funciones y servicios ecosistémicos importantes. La conservación de la diversidad biológica nativa en paisajes culturales puede depender de que entendamos y utilicemos este potencial funcional.

Es necesario reconocer que cada grupo social desarrolla estrategias con diferente grado de apropiación de sus recursos, lo cual debe ser considerado en cualquier propuesta de manejo y restauración de los bosques. Asimismo, el hábitat genera un filtro ambiental en el cual, es necesario distinguir diferentes grupos de especies que respondan a cada situación, lo que refuerza la idea de que cada espacio a restaurar debe tener su respectiva estrategia-protocolo. Debido a que las regiones de estudio, y otros paisajes neotropicales que comparten características similares, son ecológica y culturalmente complejos se propone que en cada espacio a restaurar es necesario identificar sus peculiares aspectos sociales, ecológicos y geográficos para identificar y diseñar la estrategia más apropiada a las características propias del sitio.

#### LITERATURA CITADA

- Anderson P. 1995. Ecological restoration and creation: A review. *Biological Journal of Linnean Society of London*. 56: 187-211.
- Cervantes V., Carabias J. y Arriaga V. 2008. Evolución de las políticas públicas de restauración ambiental. Páginas: 155-226 en: *Capital natural de México*. Comisión Nacional de la Biodiversidad (CONABIO), México.
- FAO, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. 2011. *Situación de los bosques del mundo 2011*. Roma, Italia. Cap. 4: El valor local de los bosques. Pág: 85-109.

- Forman R. T. T. 1995. Land Mosaics. The ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press. 632pp.
- Joly C. A., Rodrigues R. R., Metzger J. P., Haddad C. F. B., Verdade L. M., Oliveira M. C. y Bolzani V. S. 2010. Biodiversity conservation research, training, and policy in São Paulo. *Science* 328: 1358-1359.
- Kumar P. 2010. The Economics of Ecosystems and Biodiversity. Earthscan, London.
- Meli P. 2003. Restauración Ecológica de Bosques Tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28: 581-589.
- Mesquita R. 2000. Management of advanced regeneration in secondary forest of the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 130: 131-140.
- Nabhan G. P., Walker D. y Mellano M. A. 2010. Biocultural and Ecogastronomic Restoration: The Renewing America's Food Traditions Alliance. *Ecological Restoration* 28: 266-279.
- Naveh Z. 1998. Ecological and cultural landscape restoration and the cultural evolution towards a Post-Industrial symbiosis between human society and nature. *Restoration Ecology* 6: 135-143.
- Perrings Ch., Duraiappah A., Larigauderie A., Mooney H. 2011. The biodiversity and ecosystem services science-policy interface. *Science* 331: 1139-1140.
- Reid W. V., Bréchnignac C. y Lee Y. T. 2009. Earth system research priorities. *Science* 325: 245.

## AGRADECIMIENTOS

A los técnicos Alfonso Luna-Gómez, Miguel Martínez-Icó, Pedro Girón-Hernández por la ayuda en todas las tareas realizadas durante el trabajo en jardín común y campo. A Ma. Magdalena Alcázar Gómez por su asistencia en la toma de datos y supervisión de actividades en gabinete. Juan Bautista Bolóm, Daniel Pale Vázquez y becarios de verano de la ciencia 2003 prestaron ayuda durante el trabajo en campo, manejo y preparación de material biológico. Neptalí Ramírez Marcial, Duncan Golicher y Luis Cayuela dieron valiosas sugerencias para el diseño y seguimiento del experimento en campo y vivero así como en el análisis estadístico. Asimismo, agradezco el apoyo de los proyectos BIOCORES (INCO-IV Program contrato ICA4-CT-2001-10095), SEMARNAT-CONACYT (C01-2002-048) y, ALFA (No. 13003. Subprograma B. Movilidad de becarios 2006). Finalmente, gracias a las becas obtenidas de parte de COCyTECH-2007. Bajo la categoría de Investigador Científico Nivel I, candidato a Doctor; PROMEP-2012. Estancia reducida y redacción de tesis y, CONACYT 159906 que han sido de gran importancia para lograr finalizar las investigaciones que aquí se presentan.

En especial agradecimiento a mi familia que a pesar de la distancia y en los momentos más difíciles he contado con su apoyo y compañía. A Luis, por su tolerancia, compromiso y consejos. A sus cinco años mi hijo Emiliano, ha sabido esperar y entender los momentos de estrés que serán recompensados.