

# SUCESIÓN ECOLÓGICA Y RESTAURACIÓN DE LAS SELVAS HÚMEDAS

MIGUEL MARTÍNEZ-RAMOS<sup>1</sup> Y XIMENA GARCÍA-ORTH

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.

Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. San José de la Huerta, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

<sup>1</sup>Autor para la correspondencia; Correo-e: mmartine@oikos.unam.mx

**Resumen:** Las selvas húmedas han sufrido una intensa deforestación y degradación debido a las actividades antropogénicas. Grandes áreas antes cubiertas por estos bosques de elevada diversidad actualmente se encuentran transformadas en campos agropecuarios, bosques secundarios, campos degradados abandonados y, en menor proporción, remanentes aislados de selva. La teoría clásica de la regeneración natural en claros resulta insuficiente para el estudio de la sucesión y la restauración ecológica de selvas en los extensos campos deforestados. Se requieren nuevos principios ecológicos que permitan el desarrollo de tecnologías eficientes para la recuperación de selvas en campos degradados. El presente artículo desarrolla un esquema conceptual que considera el nivel de disponibilidad de propágulos de especies nativas y el grado de alteración ambiental (calidad de sitio) como dos ejes determinantes de la capacidad de regeneración de la vegetación de selva en campos degradados. La historia de uso del suelo es un promotor importante del estado de los ejes anteriores al modificar con un cierto nivel de intensidad, extensión y duración al ecosistema original. Nuestro marco conceptual identifica factores clave que es importante considerar en la restauración de campos degradados. Según nuestro modelo, la tasa y la magnitud de la regeneración natural (capacidad de regeneración) disminuyen con una reducción en la disponibilidad de propágulos (*i.e.* banco y lluvia de semillas, regeneración de avanzada, meristemas en raíces y tocones) y la disminución de la calidad sitio (por ejemplo, al aumentar la compactación y la fertilidad del suelo, y la abundancia de plantas exóticas). Diferentes tipos de uso de suelo reducen diferencialmente la capacidad de regeneración de la vegetación nativa. Por ejemplo, predcimos que la capacidad de regeneración en milpas abandonadas (las cuales reducen en mucho menor grado la disponibilidad de propágulos y la calidad de sitio) debería ser mayor que en pastizales ganaderos abandonados. Las predicciones se evalúan con información proveniente de la literatura y de un proyecto de investigación de largo plazo llevado a cabo en la región de La Selva Lacandona (Chiapas), México. Finalmente, se hace una reflexión sobre los costos asociados a la restauración y se ofrecen recomendaciones que pueden ayudar a promover la sucesión ecológica en campos degradados.

**Palabras clave:** Chiapas, degradación, regeneración natural, restauración, Selva Lacandona, selvas, sucesión secundaria.

**Abstract:** Tropical rain forests have suffered intense deforestation and degradation due to anthropogenic activities. Areas once occupied by these highly diverse forests are now conformed by mosaics of agricultural fields, secondary forests, and, to a lesser extent, primary forest remnants. To study tropical rain forest succession and restoration ecology in the extensive abandoned deforested fields, the classic gap regeneration theory proves to be insufficient. These scenarios demand ecological principles that allow the development of efficient technologies for rainforest restoration in highly disturbed abandoned fields. The present paper develops a conceptual framework which considers the level of propagule availability of native species and the degree of environmental alteration (site quality) as two major determinants of the regeneration capacity of rain forest vegetation in abandoned fields. Land use history is a major promoter of the status of these two axes as it inflicts disturbances of certain intensity, extent, and duration on propagule availability and environmental conditions. We identify key ecological factors which should be considered in the restoration of degraded fields. According to our model, the rate and magnitude of natural regeneration (regeneration capacity) decrease as propagule (*i.e.* seed bank and seed rain, advanced regeneration, meristems in roots and stems) availability and site quality (*i.e.* soil compaction and fertility, exotic vegetation abundance) decline. Different land use types have varying negative effects on the regeneration capacity of native vegetation. For example, we predict that regeneration capacity should be higher in abandoned milpas (which alter in a much lesser degree propagule availability and site quality) than at abandoned cattle raising pastures. Predictions are evaluated through a literature review, and from a long-term research project which took place in the Selva Lacandona region (Chiapas), México. Finally, restoration costs and possible recommendations that could promote ecological succession in degraded fields are presented and discussed.

**Key words:** Chiapas, degradation, natural regeneration, restoration, secondary succession, Selva Lacandona, tropical rainforest.

Las selvas húmedas (selvas altas perennifolias *sensu* Miranda y Hernández-X., 1963; bosques tropicales perennifolios *sensu* Rzedowski, 1978; o *tropical rain forest sensu* Richards, 1996) albergan más de la mitad del número de especies conocidas a nivel mundial, a pesar de que hasta

principios del siglo XX cubrían menos de 7% de la superficie terrestre del planeta (Wilson, 1988). Estos ecosistemas desempeñan un papel fundamental en la regulación de la atmósfera a nivel global (*e.g.* Laurance *et al.*, 2004) y de las propiedades del suelo y de sistemas hidrológicos a niveles

locales y regionales (*e.g.* Jordan, 1985). Por su carácter megadiverso, las selvas húmedas brindan una cuantiosa cantidad y diversidad de recursos naturales de beneficio actual o potencial para las sociedades humanas (Toledo, 1988; Peters *et al.*, 1989; Godoy *et al.*, 2000).

Las selvas húmedas sufrieron un proceso de deforestación extenso y acelerado durante el siglo pasado. Actualmente y a nivel mundial, la tasa promedio anual de deforestación de selvas se estima cercana a 2%, equivalente a 22, 392 km<sup>2</sup> (CIFOR, 2005). En el caso de la región La Selva Lacandona (Chiapas), el área con mayor cobertura de selvas húmedas en México, se estima que 31% de la superficie boscosa se perdió durante la década de los noventa, principalmente debido al avance de actividades agropecuarias (De Jong *et al.*, 2000). La fuerte deforestación de selvas está provocando lo que podría ser la mayor pérdida de diversidad biológica en la historia del planeta (*e.g.* Turner y Corlett, 1996). Asimismo, con la deforestación se ocasiona la pérdida de funciones del ecosistema y de servicios ambientales, así como la desaparición de recursos naturales con inestimables consecuencias económicas y sociales (Chazdon, 2003; Bawa *et al.*, 2004). En la actualidad, muchos paisajes en regiones tropicales cálidas-húmedas se caracterizan por la presencia de fragmentos de selva esparcidos en una matriz de pastizales ganaderos, tierras agrícolas, plantaciones forestales, huertos frutícolas y bosques secundarios. El tamaño de los fragmentos es con frecuencia menor que 100 ha y es común que el grado de alteración del ecosistema en el entorno de los fragmentos sea severo (Turner y Corlett, 1996; Guevara *et al.*, 2004a; Laurance, 2004). Los sitios deforestados y usados por varios años para actividades agropecuarias son, a menudo, abandonados en condiciones de degradación (Uhl, 1987; Turner y Corlett, 1996).

El futuro de la selva húmeda depende cada vez más de la distribución, extensión, dinámica y conservación de los fragmentos remanentes de selva (*e.g.* Daily y Ehrlich, 1995; Daily *et al.*, 2001; Guevara *et al.*, 2004a). Por ello, es necesario evaluar la permanencia de estos fragmentos y el papel que juegan en los procesos de sucesión y restauración ecológica en campos degradados (Brown y Lugo, 1994; Laurance y Bierregaard, 1997; Chazdon, 2003). Esta tarea es urgente dado que los fragmentos pequeños y aislados parecen ser vulnerables a la degradación, es decir, a la pérdida de atributos estructurales, funcionales y de la viabilidad demográfica (Benítez-Malvido, 1998; Benítez-Malvido y Martínez Ramos, 2003). Asimismo, la lenta o nula regeneración natural de la comunidad nativa en sitios degradados demanda la adquisición de conocimientos y el desarrollo de tecnologías que permitan restaurar dichos sitios con el uso de la diversidad biológica nativa (Hobbs y Harris, 2001).

En parte, las selvas húmedas son producto de procesos ecológicos y evolutivos asociados con eventos naturales de

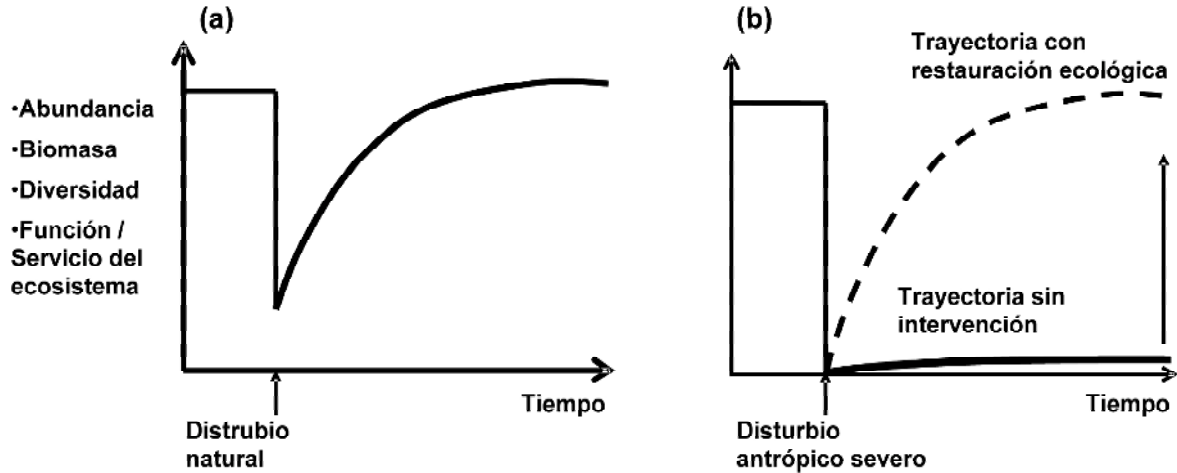
disturbio de pequeña escala, los cuales han operado a lo largo de millones de años (Martínez-Ramos, 1985, 1994; Denslow, 1987). La caída natural de ramas grandes y árboles completos crean claros de unas cuantas decenas o centenas de metros cuadrados y, en áreas sujetas a huracanes, de algunas hectáreas de extensión (Brokaw, 1985; Clark, 1990). La formación crónica de claros juega un papel crítico en el desarrollo de nuevas generaciones de plantas y animales; los claros forman parte de un ciclo de regeneración natural a través del cual la estructura y la composición de la comunidad vegetal se renuevan a través del espacio y el tiempo (Whitmore, 1984; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1986; Brokaw, 1987; Martínez-Ramos *et al.*, 1988).

En contraste, la deforestación y el cambio en el uso del suelo hacia fines agropecuarios son, por lo general, disturbios de gran extensión (en órdenes de decenas, centenas y, en ocasiones, hasta de millares de hectáreas), de intensidad elevada y de larga duración. Estos disturbios son nuevos en la historia evolutiva de plantas y animales de la selva, para los cuales la mayoría de estos organismos no tienen respuestas adaptativas (Gómez-Pompa *et al.*, 1972). Las actividades agropecuarias producen la eliminación prácticamente total del ecosistema original y disminuyen severamente la capacidad de regeneración natural del bosque (Nepstad *et al.*, 1991; Parrota y Knowles, 1999; Hooper *et al.*, 2002). Cuando ocurre la degradación y la regeneración natural deja de operar, se requiere de acciones que permitan la recuperación de algunas propiedades deseables del ecosistema original (figura 1). Éste es un objetivo de la restauración ecológica y del aprovechamiento de recursos naturales. En contraparte, es fundamental determinar los límites de perturbación antropogénica que el ecosistema puede soportar, puesto que estos niveles determinan la capacidad de regeneración natural de la selva (Hobbs y Harris, 2001).

El presente trabajo aborda el problema de la sucesión y la restauración ecológica en campos degradados que originalmente estuvieron cubiertos por selvas húmedas. En primer lugar, presentamos un marco conceptual sobre el problema de la regeneración natural de selvas en campos abandonados. En segundo lugar, revisamos este marco con estudios de caso existentes en la literatura y con información de un proyecto de investigación que se lleva a cabo en la región de La Selva Lacandona (Chiapas), sur de México. Finalmente, presentamos algunas consideraciones económicas y recomendaciones importantes para la restauración ecológica de selvas que surgen de nuestra contribución.

### **Modelo conceptual sobre regeneración de selvas en campos abandonados**

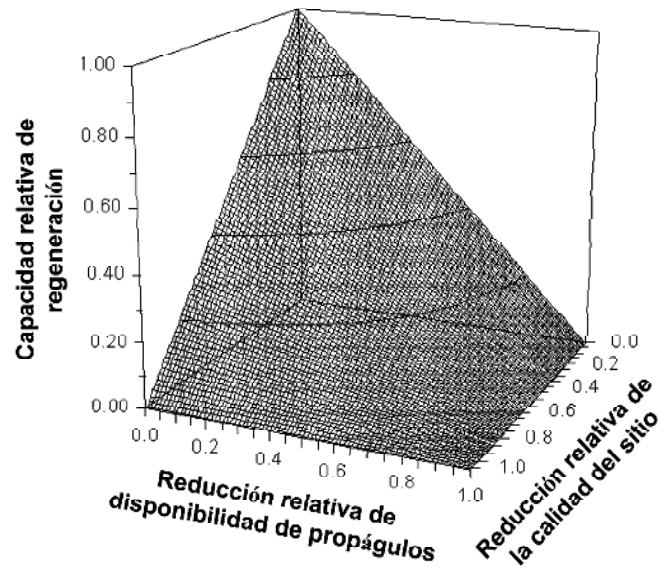
“Sucesión ecológica” es un término aceptado por la mayoría de los ecólogos para identificar a los cambios temporales



**Figura 1.** Trayectorias hipotéticas de un proceso de sucesión secundaria y restauración ecológica. (a) Después de que el ecosistema sufre un disturbio de magnitud relativamente leve, los mecanismos regenerativos y de sucesión secundaria conducen con el tiempo a la recuperación de la estructura, la composición de especies y el funcionamiento del ecosistema original (curva continua), (b) bajo un disturbio de magnitud severa, como los ocasionados por la deforestación y un uso extensivo e intensivo del suelo, la sucesión secundaria es desviada o detenida en un estado diferente del original. En este caso, se requiere de actividad de restauración (flecha vertical) con el fin de reestablecer con el tiempo propiedades del ecosistema original (trayectoria en línea discontinua).

que se presentan en la estructura, la composición taxonómica y las funciones de un ecosistema después de que éste es perturbado (Whitmore, 1978; Pickett y White, 1985; Bazzaz, 1996; Morin, 1999; Laska, 2001; figura 1a). Los cambios ecológicos que sufre el ecosistema en sucesión, así como la velocidad con la que ocurren estos cambios, dependen de las características del disturbio (*e.g.* extensión, intensidad y frecuencia), la disponibilidad de propágulos regenerativos (como semillas y plántulas, de origen local y foráneo), del ambiente biótico (*i.e.* depredadores, granívoros, herbívoros, patógenos y parásitos, entre otros) y de las condiciones abióticas prevalentes en el sitio perturbado (Grubb, 1985; Pickett y White, 1985, Pickett *et al.*, 1987).

En las regiones tropicales cálido-húmedas, la disponibilidad de propágulos regenerativos y la disponibilidad de microhábitats propicios para el desarrollo de estos propágulos son dos factores que actúan como controladores de la sucesión vegetal en un campo agropecuario abandonado (Uhl, 1987). En caso de una alteración ambiental extrema, el proceso de sucesión puede detenerse, dar lugar a un ecosistema totalmente distinto del original, o bien puede no ocurrir (Aide y Cavelier, 1994; Holl, 1999; figura 1b). Así, la teoría de la regeneración natural en claros y de la sucesión cíclica desarrollada para las selvas húmedas, donde no ha ocurrido una perturbación antropogénica, debe modificarse con el fin de incorporar la dinámica de la sucesión ecológica en extensas áreas abiertas, producto de disturbios de origen humano que ocurren a la escala espacial de paisaje.



**Figura 2.** Modelo conceptual de recuperación de un ecosistema de selva húmeda, a través de mecanismos de regeneración natural y sucesión secundaria, en campos abandonados con diferente calidad de sitio y disponibilidad de propágulos regenerativos. Cualquier punto de la superficie de respuesta hipotética representa el nivel relativo de recuperación del ecosistema perturbado (eje *z*), después de un tiempo dado, bajo cierta calidad de sitio (eje *y*) y de disponibilidad de propágulos (eje *x*; ver texto para más detalles).

La figura 2 muestra una representación hipotética de la magnitud y tasa de regeneración natural de la vegetación de selva (eje  $z$ , llamado de aquí en adelante capacidad de regeneración), en un campo agropecuario abandonado, en función de dos grandes ejes ( $x$ ,  $y$ ) que definen el grado de alteración del ecosistema original. Después del abandono, la velocidad y la magnitud de regeneración pueden evaluarse por medio de atributos tales como la diversidad y la composición de especies, o la biomasa de la comunidad vegetal. El eje  $z$  expresa el valor relativo de estos atributos respecto al que habría en un claro natural de selva no perturbada vecina al campo abandonado (usado como sitio de referencia).

El eje  $x$  define la reducción relativa que produce un disturbio sobre la disponibilidad de propágulos (en abundancia y/o diversidad de especies) y el eje  $y$  la reducción relativa sobre la calidad ambiental del sitio. La evaluación de la calidad de sitio puede incluir variables de suelo (e.g. compactación, contenido de materia orgánica y fertilidad, entre otros), microclima (e.g. humedad relativa, temperatura ambiental y radiación, entre otros) y factores bióticos (e.g. biomasa de plantas exóticas y niveles de depredación y enfermedades en plantas nativas). Ambos ejes deben ser relativizados, considerando la disponibilidad de propágulos y la calidad encontrados en el sitio usado como referencia.

La disponibilidad de propágulos depende de la extensión, la intensidad y la duración del uso del suelo. Por ejemplo, entre mayor es la extensión del campo abandonado mayor es la distancia media a la fuente de propágulos (que se encuentran en los remanentes de selva aledaños) y menor es la cantidad de los propágulos que pueden arribar al campo por dispersión de animales o por el viento (e.g. Cubiña y Aide, 2001). Asimismo, entre mayor es la intensidad de las prácticas agropecuarias, mayor es el grado de eliminación de propágulos en el sitio. Por ejemplo, si en el campo se aplicó únicamente arado manual, el nivel de disponibilidad de propágulos es mayor que si se aplicó maquinaria pesada, fuego y agroquímicos (e.g. Uhl *et al.*, 1982). El tamaño del banco de propágulos puede disminuir con un barbecho sostenido, con el uso repetitivo de fuego, con el ramoneo y pisoteo prolongado del ganado, así como con la cantidad y la periodicidad de las cosechas. La calidad de sitio depende, primordialmente, de la intensidad y duración del disturbio. Por ejemplo, al aumentar el uso de arado mecánico y fuego el suelo tiende a perder más rápidamente su estructura y fertilidad originales (Jordan, 1985).

De acuerdo con nuestro modelo, es esperable que cuando el nivel de disponibilidad de propágulos y el nivel de calidad de sitio en el campo abandonado sean equivalentes a los encontrados en un claro natural de la selva, la magnitud y la velocidad de regeneración deberían ser máximas. Éste podría ser el caso de campos con decenas a centenas de metros cuadrados de extensión, rodeados de bosque, abiertos para extracción forestal selectiva (e.g. Hartshon, 1989). En la

figura 2 se propone hipotéticamente que este nivel máximo de regeneración disminuye de manera proporcional al disminuir la calidad de sitio y la disponibilidad de propágulos. Sin embargo, las especies vegetales de selva húmeda varían ampliamente en sus requerimientos de condiciones y recursos mínimos a lo largo de su ciclo de vida, en sus capacidades de dispersión de semillas y en la producción de propágulos vegetativos (Brokaw, 1987; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Lugo y Zimmeman, 2003). Por ello, es posible que la disminución en la capacidad de regeneración no sea estrictamente proporcional.

Un mensaje emergente del modelo conceptual es que, con el fin de no alterar al ecosistema más allá de su capacidad de regeneración natural, resulta crucial investigar los umbrales críticos de perturbación por encima de los cuáles los mecanismos de regeneración natural dejan de operar. Como se mencionó anteriormente, en ausencia de regeneración natural se vuelve necesaria la intervención humana con el fin de restaurar las propiedades originales del ecosistema, lo cual puede involucrar grandes costos económicos (ver más adelante).

### Historia de uso de suelo y capacidad regenerativa

La historia de uso es un determinante de la velocidad de regeneración, la biomasa y la composición de la comunidad vegetal sucesional en un campo abandonado. Así, variables tales como la fecha de desmonte, la frecuencia de cosecha, el régimen de fuego, la biomasa y la identidad de especies exóticas, y la densidad de cabezas de ganado, entre otras, pueden afectar la "trayectoria" sucesional de la vegetación en términos de su estructura y composición (Uhl *et al.*, 1988; Chazdon *et al.*, en prensa). Como ya se mencionó, el papel que tienen las fuentes de regeneración posterior a la perturbación es fundamental en la definición de dicha trayectoria. Las fuentes de regeneración que pueden resultar afectadas debido a las actividades agropecuarias son: (a) el banco de semillas, (b) la lluvia de semillas, (c) los meristematos en tocones, raíces y ramas, y (d) el banco de plántulas y juveniles (Bazzaz, 1984, 1991).

Los estudios sobre el banco de semillas muestran que la abundancia del mismo se reduce y su composición cambia a medida que las actividades agropecuarias se intensifican (Quintana-Ascencio *et al.*, 1996). Con un uso intenso del suelo, los mecanismos de regeneración natural de las especies enfrentan diversas barreras que alteran, desvían o detienen la trayectoria de la sucesión secundaria hacia un ecosistema semejante al original (Méndez-Bahena, 1999; Zimmermann *et al.*, 2000). Conocer la historia de uso de suelo es indispensable para proponer estrategias apropiadas de restauración, que aprovechen el estado de los bancos de regeneración disponibles y estimulen la creación y conservación de diferentes fuentes de propágulos (Parrota y Knowles, 1999). A continuación se describe con detalle el

efecto del uso de suelo sobre cada una de las fuentes de propágulos.

### Efectos del uso del suelo sobre la disponibilidad de propágulos

*Banco de semillas.* El banco de semillas es una fuente importante de regeneración y es fuertemente afectado por la intensidad y la duración del uso del suelo (e.g. Uhl y Clark, 1983; Wijdeven y Kuzee, 2000). Los sitios que han sido quemados periódicamente suelen tener un banco de semillas pobre o sumamente limitado. En campos ganaderos recién abandonados la densidad de semillas viables en el suelo es equivalente a sólo 30% o menos de la encontrada en el suelo de selvas no perturbadas (figura 3). Un caso extremo ocurrió en la región de Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, extensamente deforestada y usada para fines agropecuarios, donde el banco de semillas en el suelo de campos ganaderos llegó a ser prácticamente inexistente (Aide y Cavelier, 1994). En contraste, los campos agrícolas tradicionales (e.g. milpas), en los que no se usa fuego ni se introduce ganado, pueden conservar un banco relativamente abundante de semillas viables que, una vez terminadas las prácticas productivas, puede germinar y permitir el desarrollo de una comunidad vegetal con un lote rico de especies nativas (e.g. Quintana-Ascencio *et al.*, 1996).

La densidad de semillas viables en el suelo depende de muchos aspectos como las propiedades fisiológicas que regulan la latencia y la germinación de las semillas, las condiciones ambientales del suelo y la actividad de depredadores y patógenos (Garwood, 1989; Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Wijdeven y Kuzee, 2000). La mayoría de las especies con dispersión zoócora producen semillas recalcitrantes que germinan rápidamente, en tanto que la mayoría de las especies anemócoras suelen tener semillas ortodoxas que permanecen viables en el suelo por tiempos más prolongados (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Asimismo, los depredadores de semillas son selectivos y depredan semillas en función de su tamaño corporal y de la densidad de semillas disponibles (e.g. Peña-Claros y de Boo, 2002). Además, debido a que las aves y mamíferos dispersores de semillas no suelen aventurarse a espacios abiertos (Cardoso da Silva *et al.*, 1996), se ha observado que el banco de semillas encontrado en el suelo de los pastizales está compuesto, principalmente, por semillas pequeñas de especies anemócoras (< 3 mm de diámetro, Zimmerman *et al.*, 2000; Guevara *et al.*, 2004b).

Como se discutirá más adelante, la limitación dispersiva de las semillas grandes también puede explicar la preponderancia de las semillas pequeñas en el suelo de los campos abandonados. Esta composición determina un potencial florístico inicial, disponible para la sucesión, que es diferente del que existe en los claros naturales de la selva (Guevara y

Gómez-Pompa, 1972; López-Toledo, 2000). La excepción se presenta en pastizales con árboles remanentes de selva. Bajo la cobertura de estos árboles se acumulan semillas zoócoras de mayor tamaño que son transportadas desde los fragmentos de selva por aves y murciélagos frugívoros que perchan, se alimentan, o habitan en estos árboles (Guevara y Laborde, 1993; Martínez-Garza y González-Montagut, 1999).

Se han llevado a cabo trabajos de enriquecimiento del banco de semillas de especies nativas de selva en pastizales abandonados con resultados poco alentadores. En la región de Marqués de Comillas (Chiapas, México), por ejemplo, se sembraron semillas de dos especies arbóreas pioneras nativas (*Cecropia peltata* y *Ochroma pyramidale*) en parcelas de 100 × 20 m, en cada uno de seis diferentes pastizales ganaderos abandonados (~ 2 ha de extensión por pastizal). En tres parcelas de cada pastizal, se sembraron grupos de 100 semillas (volumen promedio por semilla = 0.4 mm<sup>3</sup>) de *C. obtusifolia* en cada uno de 222 puntos, espaciados 3 m entre sí; en las restantes tres parcelas, siguiendo este mismo arreglo espacial, se sembraron grupos de 50 semillas (volumen promedio por semilla = 30 mm<sup>3</sup>) de *O. pyramidale*. Después de dos semanas, casi todas las semillas habían sido consumidas por insectos (principalmente hormigas) y muy contadas plántulas (principalmente de *O. pyramidale*) llegaron a emerger después de un mes (Martínez-Ramos y colaboradores, datos no publicados). Coincidentemente, en otras localidades, otros estudios han reportado tasas elevadas de depredación de semillas de especies pioneras en pastizales ganaderos recién abandonados (e.g. Hulme, 1994; Holl *et al.*, 2000; Zimmerman *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2003). Sin embargo, existe evidencia de que las especies nativas con semillas grandes tienen mayores probabilidades de producir plántulas que las especies con semillas pequeñas en ambientes degradados (Camargo *et al.*, 2002).

*Lluvia de semillas.* El término “lluvia de semillas” se usa para referirse a la cantidad y diversidad de especies de semillas que cae por unidad de tiempo y superficie en una localidad determinada. En general, la lluvia de semillas es mayor en la selva que en los campos con uso agropecuario (e.g. Holl, 1998; Wijdeven y Kuzee, 2000; Benítez-Malvido *et al.*, 2001; Cubiña y Aide, 2001; Chapman *et al.*, 2002). En sitios de selva madura de Los Tuxtlas (Veracruz, México), empleando colectores de hojarasca suspendidos a 1 m sobre el suelo, se registró en un periodo anual (promedio ± e.e., n = 60) 1,347 ± 151 semillas por metro cuadrado que representaron 27 ± 1 especies de plantas (Martínez-Ramos y Soto-Castro, 1993). En contraste, en pastizales ganaderos aledaños a los bordes de esta selva, estos valores se redujeron a menos de un tercio en términos de abundancia y en un orden de treinta veces en términos de número de especies (González-Montagut, 1996). Esta reducción de la lluvia de semillas representa un gran filtro para la rege-

neración natural de la selva en campos abandonados (Duncan y Chapman, 1999; Holl *et al.*, 2000).

Las semillas dispersadas por aves tienen menos posibilidades de llegar a campos abiertos lejanos de los remanentes de selva que las que son dispersadas por el viento (Augspurger y Franson, 1988; Cubiña y Aide, 2001). Así, mientras que las semillas de especies zoócoras son predominantes en la lluvia de semillas que se deposita en selvas maduras, las de especies anemócoras predominan en la lluvia de semillas que cae en los pastizales ganaderos (Zahawi y Auspurger, 1999; Zimmerman *et al.*, 2000). El vuelo de las aves frugívoras en los campos abiertos está condicionado por la presencia de fuentes de alimento y perchas, y por sus hábitos de desplazamiento y forrajeo (Guevara y Laborde, 1993; Duncan y Chapman, 1999; Daily *et al.*, 2001). En ausencia de perchas y fuentes de alimento, las aves no se aventuran a volar hacia los espacios abiertos (Cardoso da Silva *et al.*, 1996). Por ejemplo, Wunderle (1997) encontró que la mayor actividad de vuelo de aves se registró entre 1 y 80 m desde los bordes de una selva secundaria hacia el campo abierto, aunque algunas aves se alejaron a distancias mayores de 200 m. Así, la presencia de árboles y arbustos en campos abiertos juega un papel crítico en la conectividad entre fragmentos de bosque y en la conservación de la capacidad regenerativa de las plantas de selva en sitios abiertos (Uhl *et al.*, 1982; Guevara y Laborde, 1993; Wunderle, 1997; Duncan y Chapman, 1999; Otero-Arnáiz *et al.*, 1999; Holl *et al.*, 2000; Guevara *et al.*, 2004b).

En general, conforme el campo abierto es de mayor extensión, la probabilidad de ingreso de semillas diseminadas es menor (Wunderle, 1997; Holl *et al.*, 2000). Por ello, la distancia a la fuente de propágulos determina en parte la disponibilidad de semillas en el campo abierto. Si las semillas no llegan a los sitios abiertos, el proceso de sucesión está limitado a la abundancia y diversidad de semillas viables encontradas en el suelo (Holl, 1999), las cuales, como ya se discutió, dependen de la intensidad de uso del suelo.

El tamaño de la semilla afecta también la distancia de dispersión. Las semillas grandes generalmente se dispersan por gravedad y sólo a algunos metros de la planta madre (*e.g.* Primack y Miao, 1992; González-Méndez, 1993). Aun cuando las semillas sean dispersadas primaria o secundariamente por mamíferos (por ejemplo, por roedores y primates), estos animales tienden a mantenerse en el interior de los remanentes de selva primaria y los bosques secundarios, sin aventurarse al campo abierto (*e.g.* Aparecida-López y Ferrari, 2000, pero ver Medellín *et al.*, 2000). Por lo tanto, las semillas de mayor tamaño tienen probabilidades bajas de ser dispersadas al campo abierto (Holl *et al.*, 2000).

En la región de Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, se documentó un caso extremo de lluvia de semillas reducida en pastizales ganaderos. Aide y Cavalier

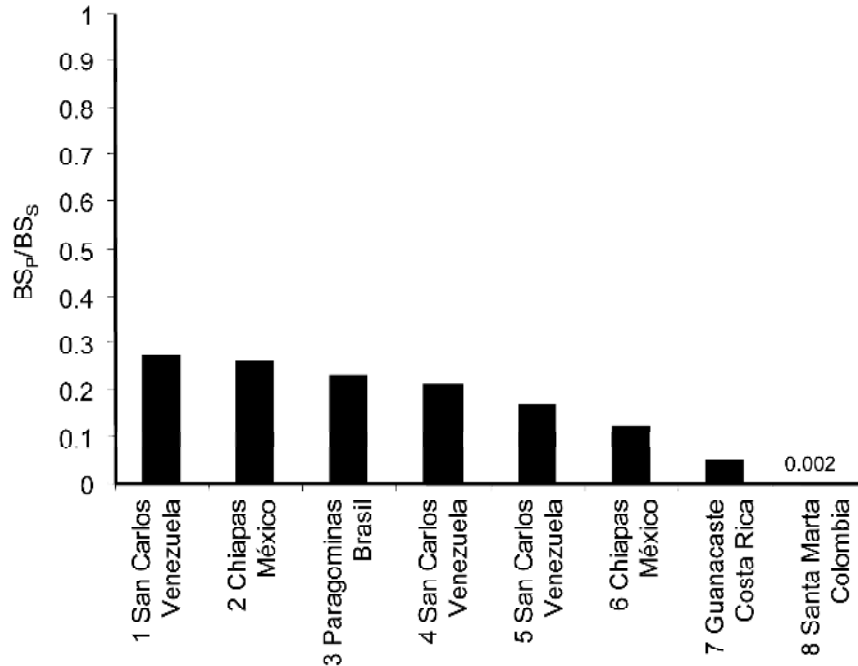
(1994) mostraron que el desarrollo de una comunidad vegetal en estos pastizales, similar en abundancia y composición al bosque original, estuvo estrictamente limitado a menos de 10 m de los bordes de selva. Aún más, en este caso, el banco de semillas no contenía especies arbóreas en sitios encontrados a sólo 8 m del borde. Entre las especies zoócoras sólo las semillas de *Solanum* sp. se encontraron dispersadas a más de 5 m del borde.

Otro caso de regeneración limitada por la distancia a la fuente de propágulos, menos severo que el anterior, fue estudiado también en la región de Marqués de Comillas (Martínez-Ramos y colaboradores, datos no publicados). La densidad de árboles y arbustos (con alturas > 1.5 m) que crecieron en pastizales ganaderos después de dos años de abandono disminuyó hasta ser prácticamente nula en campos situados a una distancia de 2 km de los bordes de selva (figura 3). Las diferencias encontradas entre los casos de Sierra Nevada de Santa Marta y de Marqués de Comillas residen en que mientras en el primer sitio prácticamente ya no existe una matriz de selva, en el segundo caso aún se conserva más de 50% de área cubierta por selva madura y bosques secundarios (Suazo, 1998; De Jong *et al.*, 2000). Al parecer, entonces, la distancia máxima de dispersión depende, en parte, del grado de conservación de la matriz de selva.

Se han probado varios métodos para aumentar el número de semillas de especies vegetales de selva en pastizales ganaderos abandonados con resultados diversos. Como ya se describió anteriormente, la siembra directa de semillas suele resultar en altos índices de depredación, por lo que no es una estrategia recomendable (Nepstad *et al.*, 1996; Peña-Claros, 2001). Con el fin de atraer animales dispersores de semillas y promover la lluvia de semillas, se ha experimentado el uso de perchas artificiales, las cuales aumentan significativamente la abundancia de la lluvia de semillas en los campos abandonados (McClanahan y Wolfe, 1993; Holl, 1998). El tipo de percha también afecta la cantidad de semillas que depositan los animales frugívoros. Por ejemplo, Holl (1998) encontró que bajo ramas de árboles usadas como perchas la lluvia de semillas fue 10 veces más abundante que bajo perchas artificiales en forma de poste.

Como alternativa a las perchas artificiales, se ha probado el trasplante de plántulas e individuos jóvenes de especies arbóreas nativas. Sin embargo, el establecimiento de las plántulas generalmente resulta pobre debido a las condiciones estresantes del suelo y a la competencia con pastos exóticos, como discutiremos más adelante (McClanahan y Wolfe, 1993; Holl, 1998). A pesar de ello, las plantas sobrevivientes pueden desarrollarse y modificar el curso de la sucesión, actuando como perchas efectivas y modificando el ambiente local (Holl, 2002; Hau y Corlett, 2003).

Por último, se ha usado con éxito la lluvia artificial de semillas en sitios degradados por contaminación atmosféri-



**Figura 3.** Efecto del uso de suelo para actividades ganaderas en áreas originalmente cubiertas con selvas húmedas en diferentes localidades neotropicales. BS<sub>p</sub> y BS<sub>s</sub> definen la densidad de semillas de especies nativas en el pastizal ganadero y en el suelo de la selva en cada localidad, respectivamente. El cociente BS<sub>p</sub>/BS<sub>s</sub> define la proporción con la que el uso del suelo disminuye el banco de semillas presente en la selva. Fuentes: 1. Uhl *et al.* (1982) y Uhl y Clark (1983); 2. Quintana-Ascencio *et al.* (1996); 3. Nepstad *et al.* (1996); 4 y 5.

ca (debido a actividades industriales) en la región atlántica del estado de São Paulo, Brasil (Governo do Estado de São Paulo, 1990). Esta lluvia se conforma de un diverso conjunto de semillas de varias especies pioneras, contenidas en múltiples esferas pequeñas de agar. Las esferas mimetizan las excretas de aves y mamíferos frugívoros que suelen dispersar semillas de especies pioneras en cargas mixtas (Loisselle, 1990). Las esferas son dispersadas por aire (por medio de avionetas o helicópteros) o por tierra (con la ayuda de aspersores) en grandes cantidades. El agar proporciona la protección y la humedad requeridas para la germinación, permitiendo el desarrollo vigoroso de una comunidad secundaria que resiste la contaminación atmosférica. Sin embargo, el desarrollo de especies tolerantes a la sombra es afectado negativamente por dicha contaminación (S. L. Pompéia, comunicación personal). La técnica de lluvia de semillas en esferas aún no se ha probado en campos degradados por otros agentes.

En resumen, la disponibilidad de semillas en un campo abierto depende de la historia de uso del suelo y del grado de aislamiento del campo respecto a la matriz de remanentes de selva. Sin embargo, la presencia natural o inducida de estos propágulos, aun con niveles altos de abundancia y diversidad, no garantiza el desarrollo de la comunidad vegetal. Bajo condiciones de degradación, otras prácticas de manejo pueden ser necesarias para asegurar el éxito de

establecimiento de las semillas entrantes. A continuación se describen los efectos del disturbio en la calidad de sitio, y cómo ésta puede impedir el exitoso desarrollo de la comunidad regenerativa, ya sea a partir del banco de semillas, la lluvia de semillas y/o el banco de plántulas y rebrotos.

### Efectos del uso del suelo en la calidad de sitio

*Competencia con especies exóticas.* Un factor que puede impedir el establecimiento de especies nativas en campos ganaderos es la vegetación de pastos forrajeros exóticos introducidos (Sarmiento, 1997; Ganade y Brown, 2002). Sin embargo, este tema es controvertido. Por un lado, se ha encontrado que los pastos conservan relativamente la humedad del suelo y con su presencia establecen un microambiente que puede permitir la germinación de especies arbóreas pioneras (*e.g.* González-Montagut, 1996; Zimmerman *et al.*, 2000) y ser menos agresivo a las plántulas de dichas especies (Chapman *et al.*, 2002). La remoción manual de pastos, que deja el suelo desprovisto de la biomasa vegetal, produce condiciones microambientales estresantes para las semillas y plántulas, lo cual puede resultar en baja germinación e índices de mortalidad elevados (Chapman *et al.*, 2002).

Otros estudios, por el contrario, han mostrado que los

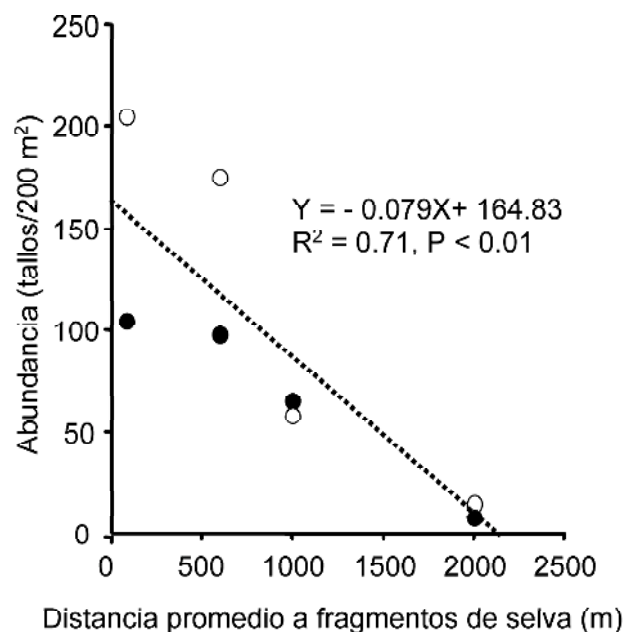
pastos afectan negativamente el desempeño de las plántulas de las especies nativas de selva (Holl *et al.*, 2000). El establecimiento, el crecimiento y la abundancia de las plántulas aumentaron significativamente cuando los pastos fueron eliminados (Benítez-Malvido *et al.*, 2001; Ganade y Brown, 2002), lo que indica un efecto importante de competencia por recursos entre las plántulas y los pastos. En Marqués de Comillas, la remoción de pastos aumentó significativamente la densidad de tallos ( $DAP \geq 1$  cm) de especies nativas de árboles y arbustos en pastizales ganaderos situados a 500 m o menos de los bordes de remanentes de selva madura (figura 4). En la misma región, en cuatro pastizales ganaderos abandonados se trasplantaron plántulas, criadas en un vivero rústico, representativas de cinco especies pioneras tempranas (*Cecropia peltata*, *Ochroma pyramidale*, *Trichospermum mexicanum*, *Carica papaya* y *Solanum* sp.) y una especie de larga vida y demandante de luz (*Cedrela odorata*, con un tamaño de semilla de al menos un orden de magnitud mayor que las pioneras), en combinación con tratamientos de presencia y ausencia de pastos (por especie, se plantaron al menos 300 plántulas por tratamiento). Con excepción de *C. papaya*, cuyas plántulas murieron antes de los primeros 10 meses después del trasplante, la remoción de los pastos aumentó significativamente la supervivencia, el crecimiento, o incluso ambas respuestas de las plántulas de las especies pioneras. No obstante, aun con la remoción de los pastos, la supervivencia de las plántulas trasplantadas fue 30% menor después de 2.5 años (Rodríguez-Velázquez, 2005). Las plántulas de *C. odorata* presentaron un mejor rendimiento en presencia de pastos, probablemente debido a que su mayor nivel de tolerancia a la sombra (es una especie que puede crecer en el sotobosque de bosques maduros) les confiere mayor habilidad para competir exitosamente con los pastos. Otros estudios han mostrado que las plántulas de especies tolerantes a la sombra de semillas grandes tienen un mejor rendimiento en ambientes degradados que las plántulas de especies con semillas pequeñas (Camargo *et al.*, 2002).

En zonas templadas, la aplicación de herbicidas no dañinos a las plántulas de especies leñosas ha probado ser una práctica que aumenta la abundancia y la diversidad en el reclutamiento de especies nativas en campos abandonados (Baer y Groninger, 2004). Para el caso de los trópicos, existen contados ejemplos de la aplicación de dicha práctica. En un estudio reciente realizado en pastizales ganaderos de Marqués de Comillas, el reclutamiento de plántulas de especies leñosas de selva fue mayor en los tratamientos donde el pasto fue tratado con herbicida o eliminado por completo con un azadón común. Sin embargo, es importante mencionar que tanto la historia de uso, como la especie de pasto forrajero presente en el pastizal, es decir, la calidad de sitio, pueden producir resultados contrastantes en diferentes campos ganaderos abandonados (X. García-

Orth y M. Martínez-Ramos, en preparación).

En términos generales, de acuerdo con la discusión anterior, los pastos exóticos afectan de manera importante el establecimiento y el desempeño de las plántulas de especies nativas. En los campos ganaderos, la vegetación de pastos es un determinante importante de la calidad de sitio, afectando de manera variable el desempeño de los propágulos de especies nativas, dependiendo del estado del propágulo (semilla, plántula o brinjal) y los atributos de historia de vida (*e.g.* tamaño de semilla, nivel de tolerancia a la sombra) de las especies nativas.

**Condiciones abióticas.** La disponibilidad de propágulos en el campo abierto no asegura el desarrollo de la vegetación de selva si las condiciones microambientales son adversas para la germinación de las semillas, o para la supervivencia y el crecimiento de las plántulas (Holl, 1999). La deforestación causa cambios drásticos en las propiedades ambientales del sitio tales como la incidencia de radiación solar directa a nivel del suelo, un aumento en la fluctuación de



**Figura 4.** Relación entre el nivel de regeneración natural de árboles y arbustos de selva (abundancia de tallos) en pastizales ganaderos dos años después del abandono y la distancia promedio a los bordes de selva más cercanos en Marqués de Comillas (Chiapas), México. Los puntos en blanco indican sitios en los que se removió la cobertura de pastos y los puntos en negros sitios con cobertura. La diferencia en densidad de tallos entre los sitios con remoción y presencia de pastos disminuye con la distancia a los bordes de selva, presumiblemente porque la lluvia de semillas fue abundante cerca de los bordes y baja o nula lejos de los remanentes de selva (M. Martínez-Ramos y colaboradores, en proceso).



temperaturas extremas diarias y la modificación del régimen de humedad en el suelo (Bazzaz y Pickett, 1980; Reiners *et al.*, 1994). Además, el uso del suelo para el desarrollo de actividades pecuarias reduce aún más la calidad del sitio (Jordan, 1985; Reiners *et al.*, 1994), debido al constante pisoteo del ganado, provocando la compactación del suelo y haciendo difícil la penetración de raíces adaptadas a suelos con mayor porosidad. En la Amazonia, Asner *et al.* (2004) mostraron que la textura del suelo y el tiempo de uso ganadero tienen un efecto interactivo sobre la velocidad de decaimiento de la fertilidad del suelo; en suelos arenosos la fertilidad disminuyó a mayor velocidad que en suelos arcillosos. Además, el uso recurrente de fuego reduce aún más la capacidad productiva (medida con variables tales como la capacidad de intercambio catiónico y el contenido de bases intercambiables) y la concentración de nutrientes en el suelo (Jordan, 1985; Reiners *et al.*, 1994). En Marqués de Comillas, Méndez-Bahena (1999) encontró que la densidad de tallos y el área basal de bosques secundarios disminuyó con un aumento en la frecuencia de rotación de ganado, el número de cabezas de ganado, y el uso de fuego y agroquímicos.

Las actividades agrícolas generalmente se desarrollan en sitios con suelos relativamente fértiles y las actividades pecuarias se llevan a cabo en sitios con suelos relativamente pobres (Méndez-Bahena, 1999; Denslow, 2000). El uso agrícola tradicional tiene menor impacto que el uso ganadero sobre la fertilidad del suelo, y a su vez esto tiene efectos diferenciales sobre el desarrollo de la vegetación secundaria de selva en los campos abandonados (Méndez-Bahena, 1999). En Marqués de Comillas, se encontró que en pastizales ganaderos la abundancia (promedio  $\pm 1$  e.e.,  $n = 4$ ;  $2,000 \pm 250$  tallos  $ha^{-1}$ ) y el área basal ( $1 \pm 0.5$   $m^2$   $ha^{-1}$ ) de arbustos y árboles secundarios (DAP  $\geq 1$  cm) fueron seis veces menores que en milpas localizadas en el mismo tipo de suelo y con la misma edad de abandono (dos años). La riqueza de especies de la comunidad secundaria en las milpas (36 especies en  $800$   $m^2$ ) fue, sin embargo, inferior que la encontrada en pastizales abandonados (47 especies). La buena calidad de sitio en las milpas permitió un crecimiento robusto y la dominancia de contadas especies pioneras, lo cual redujo el reclutamiento de otras especies. En contraste, la baja calidad de sitio de los pastizales limitó el crecimiento y la dominancia de las especies colonizadoras, existiendo recursos disponibles para el establecimiento de una comunidad más diversa (M. Martínez-Ramos y colaboradores, datos no publicados).

Las actividades mineras perturban el suelo de una manera intensa. En el estado de Pará, Brasil, el bosque es deforestado y los horizontes superficiales del suelo son eliminados totalmente en búsqueda de bauxita (Parrota y Knowles, 1999). La restauración del suelo y del bosque en este caso se ha realizado por medio de la nivelación de la capa profunda de arcilla, la reposición de una capa superficial de

suelo (proveniente de nuevas áreas de selva sujetas a explotación) y de restos de corteza y ramas (apiladas previamente por seis meses), de aproximadamente 15 cm de profundidad, además de la siembra de semillas y plántulas en diferentes arreglos de especies comerciales y nativas. La sola incorporación de suelo de la selva (que suele contener un banco de semillas consistente) produjo una comunidad arbórea densa y diversa a los 9-13 años de sucesión a través de regeneración natural. Pero la mayor diversidad de especies se observó en los bloques en los cuales se sembraron directamente semillas de diferentes especies nativas (Parrota y Knowles, 1999). Este resultado contrasta con la elevada remoción de semillas y el bajo reclutamiento de plántulas en campos ganaderos abandonados (ver secciones anteriores). Queda por explorarse si la actividad minera y de restauración del suelo en las minas abandonadas reducen o eliminan a los depredadores de semillas que funcionan como una fuerte barrera que impide la regeneración natural en los campos ganaderos abandonados.

En conclusión, diferentes prácticas de uso de suelo modifican de manera diferente la calidad de sitio. En un extremo, la actividad agrícola de pequeña escala, duración e intensidad, tal como el de la agricultura tradicional trashumante (*e.g.* milpas) afecta en menor grado la calidad de sitio. En el otro extremo, las actividades minera y ganadera intensas, extensas y de larga duración reducen severamente la calidad de sitio. Entre estos extremos se ubican diversos usos del suelo tales como los cultivos monoespecíficos anuales y perennes, las plantaciones forestales y los sistemas agroforestales, entre otros, con impactos intermedios sobre la calidad de sitio.

### Regeneración bajo diferentes escenarios de calidad de sitio y disponibilidad de propágulos

Las diferentes situaciones de calidad de sitio y de disponibilidad de propágulos determinan diferentes capacidades de recuperación del ecosistema original (figura 2). Por un lado, es posible que los filtros de regeneración en campos degradados sean severos, resultando en la invasión de malezas y el dominio de unas cuantas especies arbóreas pioneras que inhiben el proceso de la sucesión (Suazo, 1998; Mesquita *et al.*, 2001). Por ejemplo, el uso recurrente de fuego en pastizales ganaderos en suelos ácidos y pobres en nutrientes favorece el desarrollo de alfombras densas del helecho cosmopolita, tóxico para el ganado, *Pteridium aquilinum*; este helecho causa enormes pérdidas económicas e inhibe el desarrollo de la vegetación nativa (Suazo, 1998). La erradicación de esta maleza no es fácil, ya que se requiere de manipulación mecánica intensa para destruir los rizomas, pues aun el uso de fuego estimula su crecimiento (Suazo, 1998). En otros casos, como el mencionado para la Sierra Nevada de Santa Marta en Colombia, la sucesión puede quedar detenida simplemente debido a la ausen-

cia de fuentes de propágulos y de animales dispersores de semillas (Aide y Cavalier, 1994). En ese caso, plántulas y juveniles de especies nativas de rápido crecimiento podrían ser trasplantados directamente a los sitios en sucesión o bajo restauración. Sin embargo, como se discute más adelante, esta acción de enriquecimiento puede ser costosa. Por ello, es fundamental promover la conservación y la conectividad de fragmentos de selva como medios para promover la dispersión de una alta diversidad de especies hacia los campos abiertos (Slocum y Horvitz, 2000).

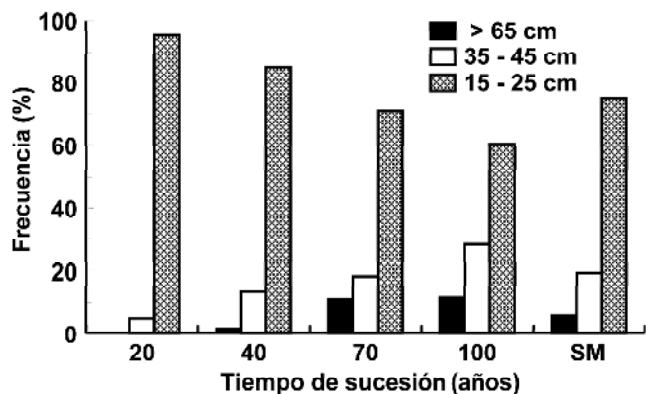
En general, e n t r e m e n o r e s l a c a l i d a d d e l s u e l o , m e n o r e s e l n i v e l d e r e c u p e r a c i ó n d e l a b i o m a s a o r i g i n a l . E n u n á r e a q u e f u e d e s m o n t a d a y p o s t e r i o r m e n t e s e m b r a d a c o n e l p a s t o *Axonopus compressus* (Poaceae), Aide *et al.* (1995) registraron el establecimiento de especies arbóreas hasta después de 10 años del abandono del campo; durante los primeros siete años se establecieron únicamente algunas especies de plantas herbáceas y helechos. La riqueza de especies alcanzó un valor máximo después de 60 años (Aide *et al.*, 1995). En Río Negro, Venezuela, en un área con suelos arenosos y pobres en nutrientes, los bosques secundarios pueden establecerse durante períodos de más de 190 años, sin cambiar a una comunidad madura (Denslow, 2000). En cambio, en campos abandonados con suelos fértiles, los bosques secundarios se desarrollan rápidamente. En Los Tuxtlas, México, en suelos de origen volcánico, profundos, ricos en nitrógeno y fósforo, las comunidades secundarias que crecen en campos que tuvieron diferentes usos agropecuarios tardan 70 años en adquirir atributos estructurales similares a la selva madura (Purata, 1986). De manera similar, en las montañas de Cayey, Puerto Rico, en sitios con suelos de origen volcánico, bosques secundarios de 50-80 años de edad que se han desarrollado en pastizales abandonados presentaron valores de área basal y de riqueza de especies similares a los encontrados en bosques maduros (Pascarella *et al.*, 2000). En una revisión amplia, Johnson *et al.* (2000) encontraron que la biomasa total y la tasa de ganancia de biomasa de bosques secundarios tropicales y no tropicales fueron varias veces menores en suelos arenosos que no arenosos.

Algunos atributos que pueden ser utilizados como referencia para evaluar la semejanza entre los bosques en sucesión y la selva madura son los siguientes (De Walt *et al.*, 2003): área basal total, altura máxima promedio del dosel, producción de hojarasca, densidad de lianas, densidad de árboles vivos y densidad de árboles muertos. Por ejemplo, la figura 5 ilustra el desarrollo sucesional de la estructura del bosque en términos de la frecuencia de árboles en diferentes categorías diamétricas en la isla de Barro Colorado, Panamá (De Walt *et al.*, 2003). Después de 100 años de sucesión, el bosque aún difiere estructuralmente de la selva madura no perturbada. Asimismo, a pesar de que la biomasa aérea y la producción de hojarasca pueden indicar semejanzas entre bosques de etapas sucesionales tardías y selva madura, la composición de especies suele ser muy diferente

te entre ambos (De Walt *et al.*, 2003).

Por otro lado, las características del suelo pueden determinar la composición de la comunidad vegetal en sucesión. Esto fue evidente para el caso de Marqués de Comillas, donde la composición de especies arbóreas que se desarrolló después de dos años de sucesión fue muy diferente entre pastizales y milpas abandonadas. En las milpas, las especies dominantes fueron árboles pioneros (*sensu* Whitmore, 1989) que juegan un papel importante en el proceso de regeneración en los claros naturales de selva: *Trema laxiflora*, *Schizolobium parahybum*, *Cecropia* sp., *Ochroma pyramidale* y *Trichosperum mexicanum*. A estas cinco especies correspondió 83% del área basal total de la comunidad. En los pastizales ganaderos, las especies dominantes correspondieron a árboles que no suelen ser dominantes en la selva: *Inga punctata*, *Luehea speciosa*, *Cordia alliodora*, *Miconia argentea* y *Psidium guajava*, las cuales representaron 62% del área basal total de la comunidad (M. Martínez-Ramos y colaboradores, no publicado).

Cambios en las relaciones sociales y económicas debidos a la globalización (incluyendo un cambio de la actividad económica de agrícola a la de manufacturas, la migración humana de zonas rurales a urbanas, y el subsiguiente abandono de las tierras agropecuarias) han dado lugar a un importante proceso de recuperación (regeneración natural y sucesión secundaria) de selvas en algunas regiones tropicales húmedas (Babier, 2000; De Jong *et al.*, 2000). Por ejemplo, en zonas montañosas de Puerto Rico, este tipo de factores socio-económicos produjeron que la cobertura de bosques secundarios aumentase de 10% a finales de 1940 a 40% en 2003 (Grau *et al.*, 2003). En esta región, los bosques secundarios de 40 años de edad han alcanzado valores de biomasa y riqueza de especies arbóreas semejantes a los



**Figura 5.** Cambio sucesional en la frecuencia relativa de árboles con diferente diámetro a la altura del pecho (DAP) en la Isla de Barro Colorado, Panamá. Las diferentes tramas indican tres categorías de DAP. En el eje x se indica la edad sucesional en años de diferentes comunidades secundarias de árboles; SM = selva madura. Modificado de De Walt *et al.* (2003).

de selvas maduras, pero la composición de especies aún es muy diferente. En estos bosques, la huella de la historia de uso del suelo ha quedado grabada en la presencia de un conjunto importante de especies exóticas y una notable homogeneidad florística a nivel de paisaje (Grau *et al.*, 2003).

Las estrategias de restauración de bosques tropicales estarán determinadas, en gran medida, por el estado de alteración (medido en términos de calidad de sitio y disponibilidad de propágulos) y el objetivo de la restauración. De acuerdo con nuestro modelo, se puede esperar que la capacidad de recuperación de la vegetación de selva a través de la regeneración natural en una milpa abandonada sea mayor que en campos extensos de actividad ganadera o minera. Por lo tanto, los recursos naturales, humanos, de infraestructura y económicos disponibles para la recuperación serán condicionantes importantes de las medidas a implementar. A continuación se desarrolla un sencillo modelo que permite considerar la pertinencia de implementar acciones de restauración, de acuerdo con los costos y beneficios asociados.

### Costos asociados a la restauración ecológica

Toda actividad de restauración tiene un costo asociado. En esta sección ilustraremos, basados en dos ejemplos, posibles decisiones de rentabilidad que habría que considerar al llevar a cabo acciones de restauración ecológica.

*Trasplante de plantas nativas a campos degradados.* Para este caso, consideremos que una buena práctica que favorece el desarrollo de la sucesión secundaria en campos degradados es el trasplante de plántulas de especies nativas. Sin cuidado adicional, la supervivencia de estas plántulas dependería de los atributos de la especie y de las condiciones de sitio. En general, dicha supervivencia tiende a ser baja (ver secciones anteriores). La decisión a tomar es la conveniencia o no de proporcionar cuidados posteriores que permitan la máxima probabilidad de supervivencia ( $S_{max}$ ) de las plántulas hasta un estado de mínima mortalidad. Supongamos que deseamos una densidad de trasplante de  $N$  plántulas (por ejemplo, en un arreglo reticular de una planta cada 3 m). Para calcular los costos de este cuidado debemos considerar: (1) el costo de crianza por plántula en el vivero (CC), incluyendo mano de obra, infraestructura, transporte y materiales empleados, (2) el costo de cuidado por plántula trasplantada (CT), incluyendo mejoría de las condiciones del suelo, protección contra herbívoros y patógenos, remoción de malezas y posibles plantas competidoras, (3) el número de plántulas trasplantadas ( $N$ ), y (4) la probabilidad de supervivencia de las plántulas trasplantadas sin cuidados ( $S_{tras}$ ) después de un lapso de tiempo (por ejemplo, un año después del trasplante). Con esta información se puede construir un Índice de Costos (IC) de

la siguiente forma:

$$IC = (N * S_{max} / N * S_{tras}) * [N * CC / N * (CC + CT)], \dots \dots (1)$$

expresión que se reduce a:

$$IC = (S_{max} / S_{tras}) * [CC / (CC + CT)], \dots \dots \dots (2)$$

El cociente  $S_{max} / S_{tras}$  establece en qué proporción el cuidado aumenta la supervivencia de las plántulas. Este proporción está acotada por el aumento en los costos que implica dicho cuidado y que es medido por el cociente  $CC / (CC + CT)$ . Cuando el valor de IC es mayor que 1 se recomienda llevar a cabo el cuidado de las plántulas, sobre todo cuando  $S_{max} / S_{tras}$  es mucho mayor que 1 y los costos de cuidado son bajos, es decir cuando  $CC / (CC + CT) \sim 1$ . Por el contrario, si CT es muy grande, a menos que el cociente  $S_{max} / S_{tras}$  sea muy elevado puede recomendarse la inversión en el cuidado.

El estudio de Holl y Quiroz-Nietzen (1999) brinda información que permite ejemplificar la aplicación del índice IC. En ese estudio se encontró que las plántulas de cuatro especies arbóreas nativas (*Ocotea glaucosericea*, *Ocotea whitei*, *Sideroxylon portoricense* y *Vochysia allenii*) trasplantadas a pastizales abandonados sufrieron herbivoría por conejos, lo cual redujo en promedio un 60% la supervivencia de las plántulas después de un año. Los valores de  $S_{tras}$  (con herbivoría) y  $S_{max}$  (en ausencia de herbivoría) para cada especie fueron: *O. glaucosericea* ( $S_{tras} = 0.47$ ;  $S_{max} = 0.94$ ) *O. whitei* ( $S_{tras} = 0.80$ ;  $S_{max} = 0.89$ ), *S. portoricense* ( $S_{tras} = 0.65$ ;  $S_{max} = 0.94$ ), *V. allenii* ( $S_{tras} = 0.17$ ;  $S_{max} = 0.75$ ). Holl y Quiroz-Nietzen (1999) mencionan que el costo de crianza por plántula fue, en promedio, de USD\$ 0.125 y que el costo de protección por plántulas contra la herbivoría (malla metálica más mano de obra) fue de USD\$ 0.40. Utilizando la fórmula para IC, sólo es rentable aplicar la protección en *V. allenii* (IC = 1.05), ya que en el resto de las especies el IC fue menor que 0.48.

Para reducir los costos y aumentar el éxito de trasplante es recomendable buscar especies cuyas plántulas tengan tasas de supervivencia elevadas bajo condiciones de alteración ambiental. Sin embargo, es posible que las especies con plántulas que tienen un alto rendimiento en sitios degradados no sean eficientes para aportar el beneficio esperado con el trasplante (por ejemplo, para la restauración del suelo, en la creación de un ambiente favorable para el desarrollo de otras plantas y animales, y en ganancia en servicios ambientales). En ese caso, para obtener estos beneficios habría que invertir en el cuidado de las plantas trasplantadas, considerando las especies, sus beneficios, y los costos implicados.

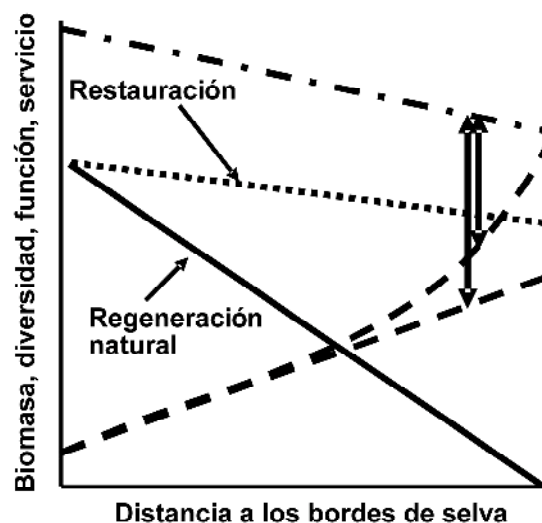
Como corolario de esta discusión, se desprende que: (1) es necesario tener un buen conocimiento biológico de las especies nativas, potencialmente útiles en acciones de trasplante, así como de su comportamiento ecológico en ambientes degradados (*e.g.* relaciones simbióticas, ámbitos

de tolerancia fisiológica, eficiencia en uso de recursos, habilidad competitiva, mejoramiento en propiedades del suelo, manto freático y ambiente en general, atractivas a dispersores y polinizadores, entre otros atributos), y (2) elaborar técnicas y protocolos de crianza, trasplante y cuidado en campo de las plántulas que eleven la supervivencia y el vigor de las plántulas y disminuyan los costos asociados.

*Restauración en función de la distancia a fragmentos de selva.* La figura 6 ilustra de manera idealizada la relación entre la capacidad de regeneración natural del bosque y la distancia a los bordes de selva. La figura también incluye los beneficios globales (e.g. ganancia en servicios ambientales y recursos naturales) del ecosistema natural o restaurado. Asimismo, se indican los costos y la ganancia neta de llevar a cabo la restauración a una distancia dada del ecosistema nativo. Como se discutió anteriormente, la capacidad de regeneración natural de la selva disminuye con la distancia a los bordes de selva (ver figura 3). Por tal razón, puede esperarse que para lograr un beneficio global que sea semejante al original, los costos de restauración deberían aumentar con dicha distancia. De aquí se desprende que la ganancia neta de la restauración (los beneficios menos los costos) disminuya con la distancia a los bordes de selva. Si los costos de restauración aumentan exponencialmente con la distancia a la fuente de propágulos, entonces la ganancia neta se reduce aún más, al grado que los costos podrían superar los beneficios (figura 6). Este ejercicio conceptual sugiere que es mucho más rentable llevar a cabo una estrategia de conservación de bosques y fragmentos de selva que la deforestación extensa y la posterior restauración de campos degradados. Una estrategia que consista en promover la regeneración natural a lo largo de los bordes de remanentes selva y árboles aislados en los campos abandonados puede ayudar a disminuir los costos de restauración.

### Perspectivas y recomendaciones

El trasplante de especies arbóreas nativas es hasta ahora la mejor alternativa para estimular el desarrollo de la sucesión secundaria en campos degradados por las razones siguientes (Aide y Cavelier, 1994; Nepstad *et al.*, 1996; Haggar *et al.*, 1997; Otsamo *et al.*, 1997; Holl *et al.*, 2000; Carnevale y Montagnini, 2002; Holl, 2002): las plantas trasplantadas funcionan como perchas y/o fuente de alimento para animales dispersores de semillas, lo cual aumenta la abundancia y la diversidad de propágulos de especies propias de la comunidad original. Debido a la sombra producida por estas plantas, la densidad de pastos y otras especies invasoras se ve afectada negativamente, lo cual favorece el establecimiento de especies propias de la comunidad original. Asimismo, la producción de hojarasca de las plantas trasplantadas contribuye al aumento del contenido de materia orgánica y la fertilidad del suelo. Las plantas



**Figura 6.** Representación hipotética de los beneficios (línea discontinua con puntos) y costos (línea discontinua) de llevar a cabo la restauración (línea punteada) de campos alterados como función de la distancia a la fuente de propágulos (bordes de remanentes de selva). La línea continua, que disminuye con la distancia, indica el nivel de recuperación del ecosistema a través de la regeneración natural. La diferencia entre los beneficios y los costos (indicada por las flechas de dos puntas) determina la ganancia neta de la restauración. Se presentan dos escenarios de costos (ver texto para más detalles).

trasplantadas modifican el microambiente, facilitando el establecimiento de plántulas de especies nativas tolerantes a la sombra y, finalmente, el trasplante de especies nativas ofrece ventajas sobre el trasplante de especies exóticas; ya que las primeras pueden catalizar la sucesión hacia un bosque similar al original, mientras que las segundas pueden desviar o detener este proceso (Vázquez-Yanes y Batis, 1996).

Las prácticas de restauración de sitios degradados deben entonces considerar las propiedades que se pretenden recuperar (biodiversidad/funciones del ecosistema/servicios ambientales) de acuerdo con las necesidades de los grupos humanos relacionados. También se deberá determinar la distancia a la que se encuentra la fuente de propágulos del sitio degradado y la calidad de sitio del mismo, generalmente relacionado con la historia de uso o propiedades del disturbio. Será importante considerar también la posibilidad de trasplantar plántulas y/o estacas a campos degradados, de eliminar especies invasoras y/o exóticas, y de proporcionar un cuidado posterior a los propágulos trasplantados para asegurar su supervivencia. No se debe olvidar la evaluación de costos y beneficios de las prácticas de restauración.

Finalmente, las siguientes recomendaciones colaterales, que surgen del análisis desarrollado en el presente trabajo, pueden evitar un estado de degradación tan grande que los

costos de restauración de un campo superen los beneficios. Estas recomendaciones deben considerarse con el fin de proponer estrategias de manejo y/o restauración viables y eficientes a largo plazo:

(1) El aprovechamiento del ecosistema debe efectuarse respetando la resiliencia natural del mismo, con el fin de no traspasar los límites ecológicos que permiten la pronta recuperación de la estructura y función originales del ecosistema (Whitmore, 1991).

(2) El manejo sustentable de selvas tropicales debe estar conformado por una "triada" de reservas ecológicas, plantaciones forestales de manejo intensivo, y una matriz de manejo forestal ecológico.

(3) Mantener las selvas como ecosistemas requiere de un manejo a macro y micro escala, con el fin de conservar los diversos hábitats con composición, estructura y funciones propias.

### Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias al apoyo brindado por las siguientes instituciones CONACYT (financiamiento No. L0046-N), PAPIIT (financiamiento No. IN229601) y Fondo Sectorial Ambiental SEMARNAT-CONACYT (financiamiento No. 2002-CO1-0597). Ximena García- Orth agradece al CONACYT el apoyo recibido a través de una beca doctoral. Agradecemos ampliamente el apoyo técnico de Jorge Rodríguez-Velázquez y de los Sres. Gilberto Jamangapé, Santiago Sinaca y Praxedis Sinaca. Agradecemos a Michiel van Breugel y Frans Bongers, de la Universidad de Wageningen, Holanda, la posibilidad de usar parte de información no publicada sobre sucesión en milpas abandonadas en la región de Marqués de Comillas. Un agradecimiento especial a Sergio Guevara-Sada, Jorge A. Meave y un revisor anónimo, quienes con sus comentarios mejoraron substancialmente el texto final de la presente contribución. Finalmente, agradecemos ampliamente a los organizadores del simposio Procesos Ecológicos y Restauración de Comunidades Vegetales del XVI Congreso Mexicano de Botánica la posibilidad de contribuir en este número especial del *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.

### Literatura citada

Aide T.M. y Cavellier J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* **2**:219-229.

Aide T.M., Zimmerman J.K., Herrera L., Rosario M. y Serrano M. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* **77**:77-86.

Álvarez-Buylla E. y Martínez-Ramos M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**:314-325.

Aparecida-López M. y Ferrari S.F. 2000. Effects of human colo-

nization on the abundance and diversity of mammals in Eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology* **14**:1658-1665.

Asner G.P., Townsend A.R., Bustamante M.M.C., Nardoto G.B. y Olander L.P. 2004. Pasture degradation in the central Amazon: linking changes in carbon and nutrient cycling with remote sensing. *Global Change Biology* **10**:844-862.

Augsburger C.K. y Franson S.E. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light gaps and forest sites in a Neotropical forest. *Journal of Ecology* **72**:777-795.

Baer S.G. y Groninger J.W. 2004. Herbicide and tillage effects on volunteer vegetation composition and diversity during reforestation. *Restoration Ecology* **12**:258-267.

Barbier E.B. 2000. Links between economic liberalization and rural resource degradation in the developing regions. *Agricultural Economics* **23**:299-310.

Bawa K.S., Kress W.J., Nadkarni N.M. y Lele S. 2004. Beyond paradise – meeting the challenges in tropical biology in the 21st century. *Biotropica* **36**:437-446.

Bazzaz F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. En: Medina E., Money H.A. y Vázquez-Yanes C. Eds. *Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics*, pp. 233-243, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda.

Bazzaz F.A. 1991. Regeneration of tropical forest: physiological responses of pioneer and secondary species. En: Gómez-Pompa A., Whitmore T.C. y Hadley M. Eds. *Rain Forest Regeneration and Management, Man and the Biosphere Series, Vol. 6*, pp. 91-118, Unesco Press y Parthenon Publishing Group, París.

Bazzaz F.A. 1996. *Plants in Changing Environments. Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Bazzaz F.A. y Pickett S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**:287-310.

Benítez-Malvido J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* **12**:380-389.

Benítez-Malvido J. y Martínez-Ramos M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* **17**:389-400.

Benítez-Malvido J., Martínez-Ramos M. y Ceccon E. 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertation Botanicae* **346**:185-203.

Brokaw N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. En: Pickett S.T.A. y White P.S. Eds. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, pp. 53-69, Academic Press, Nueva York.

Brokaw N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* **75**:9-19.

Brown S. y Lugo A.E. 1994. Rehabilitation of tropical land: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* **2**:97-111.

Camargo J.L.C., Ferraz I.D.K. e Imakawa A.M. 2002. Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* **10**:636-644.

Cardoso da Silva J.M., Uhl C. y Murray C.G. 1996. Plant successional, landscape management and the ecology of frugivorous birds and abandoned Amazonian pastures. *Conservation*

- Biology* **10**:491-503.
- Carnevale N.J. y Montagnini F. 2002. Facilitating regeneration of secondary forest with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management* **163**:217-227.
- Chapman C.A., Chapman L.J., Zanne A. y Burgess M.A. 2002. Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* **10**:408-415.
- Chazdon R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**:51-71.
- Chazdon R.L., Letcher S.G., van Breugel M., Martínez-Ramos M., Bongers F. y Finegan B. En prensa. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*.
- CIFOR [Center for International Forestry Research]. 2005. *State of the World's Forests*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma.
- Clark D.B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of Neotropical moist forest. En: Bawa K. y Hadley M. Eds. *Reproductive Ecology of Tropical Rain Forest Plants*, pp. 291-315, Parthenon Publishing, Park Ridge, Nueva Jersey.
- Cubiña A. y Aide T.M. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* **33**:260-267.
- Daily G.C. y Ehrlich P.R. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluation using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation* **4**:35-55.
- Daily G.C., Ehrlich P.R. y Sánchez-Azofeifa G.A. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of Southern Costa Rica. *Ecological Applications* **11**:1-13.
- De Jong B.H.J., Ochoa-Gaona S., Castillo-Santiago M.A., Ramírez-Marcial N. y Cairns M.A. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* **29**:504-511.
- De Walt S., Maliakala S.K. y Denslow J.S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* **182**:139-151.
- Denslow J.S. 1987. Tropical treefall gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:431-451.
- Denslow J.S. 2000. Patterns of structure and diversity across a tropical moist forest chronosequence. En: White P.S., Mucina L. y Lepai J. Eds. *Vegetation Science in Retrospect and Perspective*, pp. 238-242, Proceedings of the IAVS Symposium, Opulus Press, Uppsala.
- Duncan R.S. y Chapman C.A. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* **9**:998-1008.
- Ganade G. y Brown V.K. 2002. Succession in old pastures of Central Amazonia: role of soil fertility and plant litter. *Ecology* **83**:743-754.
- Garwood N.C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. En: Leck L.A.R., Simpson R.L. y Parker V.T. Eds. *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. 149-190, Academic Press, San Diego.
- Godoy R., Wilkie D., Overman H., Cubas A., Cubas G., Demmer J., McSweeney K. y Brokaw N.V.L. 2000. Valuation of consumption and sale of forest goods from a Central American rain forest. *Nature* **406**:62-63.
- Gómez-Pompa A., Vázquez-Yanes C. y Guevara S. 1972. The tropical rain forest: a non renewable resource. *Science* **177**:762-765.
- González-Méndez M.A. 1993. Consecuencias ecológicas de la variación interespecífica en las curvas de dispersión de semillas en una selva alta perennifolia. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 80 pp.
- González-Montagut R. 1996. Establishment of tree rain forest species along a riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, México. Tesis doctoral, Harvard University, Cambridge, 503 pp.
- Governo do Estado de São Paulo. 1990. *A Serra do Mar: Degradação e Recuperação*. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.
- Grau H.R., Aide T.M., Zimmerman J.K., Thomlinson J.R., Helmer E. y Zou X. 2003. The ecological consequences of socioeconomic and land-use changes in postagriculture Puerto Rico. *Bioscience* **53**:1159-1168.
- Grubb P.J. 1985. Plant population and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization. En: White J. Ed. *The Population Structure of Vegetation*, pp. 595-621, Dr W. Junk, Dordrecht, Holanda.
- Guevara S. y Gómez-Pompa A. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. *Journal of the Arnold Arboretum* **53**:312-335.
- Guevara S. y Laborde J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* **108**:319-338.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. 2004a. La fragmentación. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. Eds. *Los Tuxtlas: el Paisaje de la Sierra*, pp. 111-134, Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa, Veracruz.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. 2004b. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* **36**:99-108.
- Haggard J., Wightman K. y Fisher R. 1997. The potential of plantations to foster woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica. *Forest Ecology and Management* **99**:55-64.
- Hartshorn G. 1989. Application of gap theory to tropical forest management: natural regeneration on strip clear-cuts in the Peruvian Amazon. *Ecology* **70**:567-569.
- Hau B.C.H. y Corlett R.T. 2003. Factors affecting the early survival and growth of native tree seedlings planted on a degraded hillside grassland in Hong Kong, China. *Restoration Ecology* **11**:483-488.
- Hobbs R.J. y Harris J.A. 2001. Restoration ecology: repairing the Earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* **9**:239-246.
- Holl K.D. 1998. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology* **6**:253-261.
- Holl K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* **31**:229-242.
- Holl K.D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* **90**:179-187.

- Holl K.D., Loik M.E., Lin E.H.V. y Samuels I.A. 2000. Tropical mountain forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* **8**:339-349.
- Holl K.D. y Quiroz-Nietzen E. 1999. The effects of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* **87**:391-395.
- 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.
- Hulme P.E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology* **82**:645-652.
- Johnson C.M., Zarin D.J. y Johnson A.H. 2000. Post-disturbance aboveground biomass accumulation in global secondary forests: climate, soil texture, and forest type effects. *Ecology* **81**:1395-1401.
- Jones F.A., Peternos C.J. y Hines B.L. 2003. Seed predation in Neotropical pre-montane pastures: site, distance, and species effect. *Biotropica* **35**:219-225.
- Jordan C.F. 1985. *Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Laska G. 2001. The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology* **157**:77-99.
- Laurance W.F. 2004. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **359**:345-352.
- Laurance W.F. y Bierregaard R.O. Jr. 1997. *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Laurance W.F., Oliveira A.A., Laurance S.G., Condit R., Nascimento H.E.M., Sanchez-Thorin A.C., Lovejoy T.E., Andrade E., D'Angelo S., Ribeiro J.E. y Dick C.W. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* **428**:471-475.
- Loisselle B.A. 1990. Seed in droppings of tropical fruit eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* **82**:494-500.
- López-Toledo L.A. 2000. Banco de semillas en pastizales ganaderos y en dos ambientes de selva húmeda en la región Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 72 pp.
- Lugo A.E. y Zimmerman J.K. 2003. Ecological life histories with emphasis on disturbance effects. En: Vosso J. Ed. *Tropical Tree Seed Manual*, pp. 191-213, USDA Forest Service, Washington, DC.
- Malcolm H.L. 1999. *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Martínez-Garza C. y González-Montagut R. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* **145**:255-265.
- Martínez-Ramos M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa A. y del Amo S. Eds. *Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México*, pp: 191-239, Editorial Alhambra, México, D.F.
- Martínez-Ramos M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**:179-224.
- Martínez-Ramos M. y Álvarez-Buylla E. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. En: Estrada A. y Fleming T.H. Eds. *Frugivory and Seed Dispersal*, pp. 333-346, Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Holanda.
- Martínez-Ramos M. y Álvarez-Buylla E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en selvas húmedas de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **56**:121-153.
- Martínez-Ramos M., Álvarez-Buylla E., Sarukhán J. y Piñero D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* **76**:700-716.
- Martínez-Ramos M. y Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* **108**:299-318.
- McClanahan T.R. y Wolfe R.W. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* **7**:279-288.
- Medellín R., Equihua M. y Amin M.A. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* **14**:1666-1676.
- Méndez-Bahena A. 1999. Sucesión secundaria de la selva húmeda y conservación de recursos naturales en Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, 98 pp.
- Mesquita R.C.G., Ickes K., Ganade G. y Williamson G.B. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* **89**:528-537.
- Miranda F. y Hernández-X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **29**:20-179.
- Moñin P.J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Nepstad D., Pereira C.A. y Cardoso da Silva J.M. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* **76**:25-39.
- Nepstad D., Uhl C. y Serrão E.A.S. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* **20**:248-255.
- Otero-Arnáiz A., Castillo S., Meave J. e Ibarra-Manríquez G. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas coastal plain, México. *Biotropica* **31**:243-254.
- Otsamo A., Adjers G., Hadi T.S., Kuusipalo J. y Vuokko R. 1997. Evaluation of reforestation potential of eighty three species planted on *Imperata cylindrical* dominated grassland. *New Forests* **14**:127-143.
- Parrota J.A. y Knowles O.H. 1999. Restoration of tropical moist forest on bauxite-mine lands in the Brazilian Amazon. *Restoration Ecology* **7**:103-116.
- Pascarella J.B., Aide T.M., Serrano M.I. y Zimmerman J.K. 2000. Land use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* **3**:217-228.
- Peña-Claros M. 2001. Secondary forest succession: processes affecting the regeneration of Bolivian tree species. Tesis doctoral. Universidad de Utrecht, Utrecht, 170 pp.
- Peña-Claros M. y de Boo H. 2002. The effect of successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* **18**:261-274.
- Peters C.M., Gentry A.H. y Mendelsohn R.O. 1989. Valuation of

- an Amazonian rain forest. *Nature* **339**:655-656.
- 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. y White P.S. 1985. Patch dynamics: a synthesis. En: Pickett S.T.A. y White P.S. Eds. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, pp. 371-383, Academic Press, Nueva York.
- Primack R.B. y Miao S.L. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* **6**:513-519.
- Purata S. 1986. Floristical and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* **2**:257-276.
- Quintana-Ascencio P., González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Domínguez-Vázquez G. y Martínez-Icó M. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* **28**:192-209.
- Reiners W.A., Bowman A.F., Parsons W.F.J. y Keller M. 1994. Tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* **4**:363-377.
- Richards P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest*. 2a ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rodríguez-Velázquez J.E. 2005. Desempeño de plántulas transplantadas a praderas ganaderas abandonadas en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis (Maestría en Ciencias Biológicas), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 100 pp.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Sarmiento F.O. 1997. Arrested succession in pastures hinders regeneration of Tropicandean forest and shreds mountain landscapes. *Environmental Conservation* **24**:14-23.
- SER [Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group]. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. <[www.ser.org/content/ecological\\_restoration\\_primer.asp](http://www.ser.org/content/ecological_restoration_primer.asp)>
- Slocum M.G. y Horvitz C.C. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a Neotropical pasture. *Plant Ecology* **149**:51-62.
- Suazo I. 1998. Aspectos ecológicos de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Polypodaceae) en la región de Chajul, Chiapas. Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, 114 pp.
- Toledo V.M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* **81**:17-30.
- Turner I.M. y Corlett R.T. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* **11**:330-333.
- Uhl C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* **75**:377-407.
- Uhl C., Buschbacher R. y Serrão E.A.S. 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* **76**:663-681.
- Uhl C. y Clark K. 1983. Seed ecology of selected Amazon basin successional species. *Botanical Gazette* **144**:419-425.
- Uhl C., Clark K., Clark H. y Murphy P. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the Upper Rio Negro Region of the Amazonian Basin. *Journal of Ecology* **69**:631-649.
- Uhl C., Jordan C., Clark K., Clark H. y Herrera R. 1982. Ecosystem recovery in Amazonia caatinga forest after cutting and burning and bulldozer clearing treatments. *Oikos* **38**:313-320.
- Vázquez-Yanes C. y Batis A.I. 1996. La restauración de la vegetación, árboles exóticos vs. árboles nativos. *Ciencias* **43**:16-23.
- Vázquez-Yanes C. y Orozco-Segovia A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in a tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:69-87.
- Whitmore T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. En: Tomlinson P.B. y Zimmerman M.H. Eds. *Tropical Trees as Living Systems*, pp. 639-655, Cambridge University Press, Nueva York.
- Whitmore T.C. 1984. *Tropical Rain Forest of the Far East*. 2a. ed. Oxford University Press, Oxford.
- Whitmore T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**:536-538.
- Whitmore T.C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. En: Gómez-Pompa A., Whitmore T.C. y Hadley M. Eds. *Rain Forest Regeneration and Management. Man and the Biosphere Series, Vol. 6*, pp. 67-86, Unesco Press, París.
- Wijedevan S.M.J. y Kuzee M.E.E. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* **8**:414-424.
- Wilson E.O. 1988. The current state of biological diversity. En: Wilson E.O. Ed. *Biodiversity*, pp. 3-18, National Academic Press, Washington, D.C.
- Wunderle J.M. Jr. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forestry Ecology and Management* **99**:223-235.
- Zahawi R.A. y Auspurger C.K. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* **31**:540-552.
- Zimmerman J.K., Pascarella J.B. y Aide T.M. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* **8**:350-360.

Fecha de recepción: 18 de agosto de 2005

Versión corregida: 22 de noviembre de 2006

Aceptado: 25 de noviembre de 2006