



DESEMPEÑO INICIAL DE NUEVE ESPECIES ARBÓREAS DEL  
BOSQUE DE NIEBLA EN BOSQUE SECUNDARIO Y POTRERO  
ABANDONADO EN EL CENTRO DE VERACRUZ, MÉXICO

TESIS QUE PRESENTA **KARINA OSORIO SALOMON**  
PARA OBTENER EL GRADO DE **MAESTRA EN CIENCIAS**

Xalapa, Veracruz, México (2017)



**Aprobación final del documento de tesis de grado:**

“Desempeño inicial de nueve especies arbóreas del bosque de niebla en bosque secundario y potrero abandonado en el centro de Veracruz, México”

	Nombre	Firma
Director	Dra. Martha Bonilla Moheno	_____
Comité Tutorial	Dra. Fabiola López Barrera	_____
	Dra. Cristina Martínez Garza	_____
Jurado	Dr. José Guadalupe García Franco	_____
	Dra. Claudia Alvarez Aquino	_____
	Dra. Mariana Tarín Toledo Aceves	_____
	Dr. Lázaro Rafael Sánchez Velásquez	_____

## RECONOCIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada (no. 394752) para realizar mis estudios de posgrado y por los fondos otorgados al Proyecto CB-2014/01 238831.

Al Instituto de Ecología (INECOL, A.C.) por la oportunidad brindada para realizar la Maestría en Ciencias y a los investigadores que fueron parte de mi formación académica.

Al Laboratorio de Análisis de Suelos del INECOL, A.C. por los análisis de suelo realizados.

Al Rancho “El Equimite” por todas las facilidades otorgadas para realizar este trabajo de tesis.

A la Dra. Fabiola López Barrera y a la Dra. Cristina Martínez Garza, miembros de mi Comité Tutorial. Gracias por la asesoría brindada y por las valiosas contribuciones a este trabajo de tesis.

Al Dr. José Guadalupe García Franco, a la Dra. Claudia Alvarez Aquino, a la Dra. Mariana Tarín Toledo Aceves y al Dr. Lázaro Rafael Sánchez Velásquez, miembros de mi Jurado. Gracias por sus sugerencias y aportaciones para mejorar y enriquecer este trabajo de tesis.

A cada una de las personas que me ayudaron en campo (Magdaleno, Miguel, Jesús, Daniel Enrique, Martín, Dulce, Elías, Bac, Lenin). Gracias por aguantar el lento y tedioso registro de datos. Ustedes hicieron de esta parte una agradable experiencia.

A todas las amistades que formé durante este periodo de Maestría, en particular a mis amigos de Manejo de Recursos Naturales (¡en especial Lorena!) y a mis amigas Diana y Jessica. Los mejores recuerdos provienen de los momentos que compartí a su lado. Gracias también a mis amigos de la Facultad de Biología, pues sus locuras me mantuvieron sana durante este tiempo.

A mis compañeras de laboratorio: Adelaida, Julia, Edel, Swany y Denise. Gracias por su apoyo, consejos y grandes momentos compartidos.

Finalmente, a la Dra. Martha Bonilla Moheno por darme la oportunidad de trabajar juntas. Gracias por la constante asesoría, apoyo y disposición brindada durante este proceso. Sobre todo, gracias por los consejos y palabras de aliento. Todas las enseñanzas quedarán grabadas en mi mente y en mi corazón.

## DEDICATORIAS

*A mi Familia.*

*A mis padres, Delfino y Ciria.*

*Su amor incondicional lo siento en cada decisión que hago y que ustedes apoyan.*

*A mis hermanas, Karen y Diana.*

*Espero que este trabajo las inspire a ustedes.*

*Las amo y adoro.*

*A mi abuelito Chano.*

*Me viste empezar pero no alcanzaste a verme terminar.*

*Te extraño y desde el cielo espero estés orgulloso de mí.*

---

## DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por la Biól. Karina Osorio Salomon como estudiante de la carrera de Maestría en Ciencias entre septiembre de 2014 y agosto de 2016, bajo la supervisión de la Dra. Martha Bonilla Moheno.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato:            Biól. Karina Osorio Salomon \_\_\_\_\_  
Director de tesis:    Dra. Martha Bonilla Moheno            \_\_\_\_\_

# INDICE

<b>LISTA DE CUADROS</b> .....	7
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	8
<b>RESUMEN</b> .....	9
<b>1. Introducción</b> .....	10
<b>2. Antecedentes</b> .....	14
<b>2.1. Recuperación de bosques</b> .....	14
<b>2.2. Factores que afectan el desempeño de las plantas</b> .....	15
<b>2.2.1 Condiciones microambientales</b> .....	15
<b>2.2.2 Herbivoría</b> .....	19
<b>3. Justificación</b> .....	21
<b>4. Objetivo general</b> .....	22
<b>4.1. Objetivos específicos</b> .....	22
<b>4.2. Hipótesis y predicciones</b> .....	23
<b>5. Metodología</b> .....	25
<b>5.1. Área de estudio</b> .....	25
<b>5.2. Especies de estudio</b> .....	27
<b>5.3. Monitoreo en campo</b> .....	28
<b>5.3.1. Supervivencia y crecimiento</b> .....	28
<b>5.3.2. Condiciones microambientales</b> .....	29
<b>5.3.3. Herbivoría</b> .....	30
<b>5.4. Análisis de datos</b> .....	31
<b>6. Resultados</b> .....	33
<b>6.1. Supervivencia</b> .....	33
<b>6.2. Crecimiento</b> .....	36
<b>6.3. Efecto de las condiciones microambientales y de herbivoría</b> .....	41
<b>6.4. Herbivoría</b> .....	48
<b>7. Discusión</b> .....	49
<b>8. Conclusiones</b> .....	54
<b>9. Bibliografía</b> .....	55
<b>Apéndices</b> .....	67
<b>Apéndice 1.</b> Especies de BN plantadas en el Rancho “El Equimite” en Coatepec, Veracruz. Se describen sus principales características, la procedencia de su semilla y su edad al momento de la siembra .....	67
<b>Apéndice 2.</b> Variables microambientales del bosque secundario y potrero abandonado. Letras diferentes representan diferencias significativas entre tipos de ambiente ( $P < 0.05$ ). .....	69
<b>Apéndice 3.</b> Características físicas y químicas del suelo de los cuatro sitios de plantación. ....	70
<b>Apéndice 4.</b> Matriz de correlaciones de Spearman de las variables microambientales de los sitios de plantación. Los valores en negrita tienen una $P < 0.05$ . .....	71

## LISTA DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Familia, tipo de tolerancia a la sombra reportada y categoría de conservación de las nueve especies de estudio.....	27
<b>Cuadro 2.</b> Número de individuos por especie sembrados en cada sitio de plantación.....	28
<b>Cuadro 3.</b> Número de plantas al principio (N inicial = febrero de 2015), al final del monitoreo (N final = septiembre de 2016) y supervivencia (%) por especie. ....	33
<b>Cuadro 4.</b> Tolerancia a la sombra, altura y diámetro inicial y final por especie estudiada. Las medidas iniciales corresponden al promedio de febrero de 2015, y las finales a septiembre de 2016 ( $\pm 1$ DE). Diferentes letras entre las especies indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).37	
<b>Cuadro 5.</b> Índice de esbeltez (altura/diámetro) por especie en cada ambiente (promedio $\pm 1$ EE). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre tipos de ambiente para cada especie. ....	40
<b>Cuadro 6.</b> Modelos lineales generalizados para la probabilidad de supervivencia general ( <b>a</b> ), la probabilidad de supervivencia en el bosque secundario ( <b>b</b> ) y la probabilidad de supervivencia en el potrero abandonado ( <b>c</b> ).....	42
<b>Cuadro 7.</b> Modelos lineales generalizados para la tasa de crecimiento relativo en altura general ( <b>a</b> ), la tasa de crecimiento relativo en altura en el bosque secundario ( <b>b</b> ) y la tasa de crecimiento relativo en altura en el potrero abandonado ( <b>c</b> ).....	44
<b>Cuadro 8.</b> Modelos lineales generalizados para la tasa de crecimiento relativo en diámetro general ( <b>a</b> ), la tasa de crecimiento relativo en diámetro en el bosque secundario ( <b>b</b> ) y la tasa de crecimiento relativo en diámetro en el potrero abandonado ( <b>c</b> ).....	46
<b>Cuadro 9.</b> Índice de daño foliar de las nueve especies por tipo de tolerancia a la sombra y de ambiente. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Los valores son promedios $\pm 1$ EE.....	48

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Área de estudio. a) Localización del Rancho “El Equimite” en Coatepec, Veracruz. b) Rancho “El Equimite” (en amarillo) y ubicación de los sitios donde se hicieron las plantaciones de las especies de estudio (en rojo) .....	26
<b>Figura 2.</b> Supervivencia (Kaplan-Meier) de individuos durante 19 meses (Tiempo 0 = febrero de 2015, Tiempo 20 = octubre de 2016). Las curvas representan el tipo de ambiente. ....	33
<b>Figura 3.</b> Supervivencia (Kaplan-Meier) de las especies estudiadas durante 19 meses (Tiempo 0 = febrero de 2015, Tiempo 20 = octubre de 2016) en el bosque secundario ( <b>a</b> ) y en el potrero abandonado ( <b>b</b> ).....	34
<b>Figura 4 (cont.).</b> Supervivencia (Kaplan-Meier) de cada especie estudiada durante 19 meses (Tiempo 0 = febrero de 2015, Tiempo 20 = octubre de 2016) en el bosque secundario y en el potrero abandonado. ....	36
<b>Figura 4.</b> Supervivencia (Kaplan-Meier) de cada especie estudiada durante 19 meses (Tiempo 0 = febrero de 2015, Tiempo 20 = octubre de 2016) en el bosque secundario y en el potrero abandonado. ....	35
<b>Figura 5.</b> Tasas de crecimiento relativo por especie y tipo de ambiente. <b>a</b> ) Tasa de crecimiento relativo en altura (TCRh, $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ) y <b>b</b> ) Tasa de crecimiento relativo en diámetro (TCRd, $\text{mm mm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre tipos de ambiente para cada especie. Las figuras representan promedios $\pm 1$ EE. ....	38
<b>Figura 6.</b> Índice de respuesta integrada por especie y por ambiente, después de 19 meses de monitoreo. ....	41
<b>Figura 7.</b> Probabilidad de supervivencia de los individuos en el bosque secundario con respecto a <b>a</b> ) el porcentaje de transmitancia de luz (%) y <b>b</b> ) el índice de daño foliar, y en el potrero abandonado, <b>c</b> ) la altura de hierbas (cm), <b>d</b> ) la altura de pastos (cm) y <b>e</b> ) el índice de daño foliar. La zona gris representa el intervalo de confianza al 95%. ....	43
<b>Figura 8.</b> Tasa de crecimiento relativo en altura ( $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ) de los individuos en el bosque secundario con respecto a <b>a</b> ) la cobertura de hojarasca (%), <b>b</b> ) la cobertura de suelo desnudo (%) y <b>c</b> ) la humedad del suelo (%), y en el potrero abandonado, <b>d</b> ) la altura de hierbas (cm). La zona gris representa el intervalo de confianza al 95%. ....	45
<b>Figura 9.</b> Tasa de crecimiento relativo en diámetro ( $\text{mm mm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ) de los individuos en el bosque secundario con respecto a <b>a</b> ) la cobertura de dosel (%), <b>b</b> ) la cobertura de hojarasca (%) y <b>c</b> ) la cobertura de suelo desnudo (%), y en el potrero abandonado, <b>d</b> ) la altura de hierbas (cm). La zona gris representa el intervalo de confianza al 95%. ....	47

## RESUMEN

El bosque de niebla (BN) es uno de los ecosistemas terrestres más amenazados. En el centro de Veracruz, el paisaje del BN está conformado por áreas destinadas a la agricultura, ganadería, cultivos de café y zonas urbanas. El establecimiento de plantaciones de especies arbóreas es una forma de facilitar la recuperación del BN; sin embargo, su éxito se encuentra determinado por las características de las especies (p. ej., grado de tolerancia a la sombra), así como por el contexto abiótico y biótico en el que se encuentran. Este trabajo evaluó el efecto de las condiciones microambientales y de la herbivoría sobre la supervivencia y el crecimiento de nueve especies arbóreas nativas del BN, establecidas en áreas de bosque secundario y de potrero abandonado. Para evaluar el desempeño de las especies, durante 19 meses se registró la supervivencia, la altura y el diámetro de 559 individuos y se calcularon tasas de crecimiento relativo y el índice de respuesta integrada por especie. Para determinar qué variables explicaban el desempeño de las especies, se llevaron a cabo comparaciones entre especies y ambientes, así como modelos lineales generalizados. Los resultados mostraron que la supervivencia de las especies fue mayor en el bosque secundario que en el potrero abandonado y que estuvo relacionada al porcentaje de transmitancia de luz, la altura de hierbas y de pastos y la herbivoría. Excepto para *Fraxinus uhdei* y *Magnolia dealbata*, el crecimiento de las especies fue mayor en el bosque secundario que en el potrero abandonado, y estuvo relacionado a la cobertura de dosel, la altura de hierbas y la presencia de hojarasca y de suelo desnudo. La herbivoría fue mayor en el bosque secundario que en el potrero abandonado, siendo mayor en cuatro especies del género *Quercus*. Se concluye que las nueve especies tienen un buen desempeño al introducirse en bosques secundarios y que algunas de ellas pueden establecerse bien en potreros abandonados.

## 1. Introducción

A nivel mundial, la cobertura total de bosques templados y tropicales es de 4,000 millones de hectáreas aproximadamente, lo que representa cerca del 31% de la superficie del planeta (FAO, 2010; 2015). Si bien en los dos últimos siglos la tasa de deforestación de los bosques templados ha disminuido, la de los bosques tropicales ha ido en aumento (Williams, 2002; FAO, 2010; Hansen *et al.*, 2013). Tan sólo en América Latina, durante el período comprendido entre 1990 y 2010, se registró una pérdida neta de 88 millones de hectáreas de bosques (el 9 % de la superficie forestal total), siendo la conversión de zonas boscosas a tierras agropecuarias una de las causas más frecuentes de esta pérdida (FAO, 2010; 2016).

En México, la deforestación y la fragmentación de los ecosistemas naturales son particularmente críticas (Aguilar *et al.*, 2000; CONABIO, 2006; Díaz-Gallegos *et al.*, 2008; Challenger y Dirzo, 2009). Hacia el año 2002, la cobertura de los bosques y selvas del país representaba solamente el 38% de su extensión original, con las mayores pérdidas ubicadas en las zonas tropicales (Challenger y Dirzo, 2009). Durante el periodo 2010-2015 hubo una reducción del área boscosa del país de 66.50 a 66.04 millones de hectáreas (FAO, 2015). Dentro de los ecosistemas tropicales terrestres más deforestados se encuentra el bosque mesófilo de montaña o bosque de niebla (BN), cuya situación se agrava aún más debido a que el área que ocupa de forma natural es muy pequeña y fragmentada (Rzedowski, 1978; CONABIO, 2010). Se estima que de los 31,037.13 km<sup>2</sup> que ocupaba en el período 1940-1960, para el año 2007 esta extensión se había reducido casi un 50% (*ca.* 16,976.80 km<sup>2</sup>), ocupando aproximadamente el 0.84% del territorio nacional (Sánchez-Ramos y Dirzo, 2014).

Gran parte del BN ha sido remplazado por zonas dedicadas a actividades como la agricultura, la ganadería extensiva, así como por el crecimiento urbano (Challenger, 1998; Toledo, 2009; CONABIO, 2010). Dichos cambios han afectado la estructura y composición del bosque, resultando en la alteración del ciclo hidrológico y de la provisión de servicios ambientales (p. e.j., suministro de agua, captura de carbono), la degradación del suelo, la escasez en el suministro de productos forestales, y en amenazas para muchas especies (Williams-Linera *et al.*, 2002; González-Espinosa *et al.*, 2011; Williams-Linera, 2012). Tan

sólo para el centro del estado de Veracruz, se ha reportado que una gran parte del BN ha sido sustituido por áreas urbanas y potreros, mientras que otra parte se encuentra como vegetación perturbada (Williams-Linera *et al.*, 2002).

En este contexto la restauración ecológica, definida como una actividad intencional que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema con respecto a su salud, integridad y sustentabilidad (SER, 2004), es una herramienta útil y necesaria para acelerar el proceso de recuperación de ecosistemas tropicales degradados (Meli, 2003). De manera general, la restauración de un ecosistema involucra diferentes niveles de intervención (SER, 2004; Martínez-Garza *et al.*, 2016). La mínima intervención consiste en facilitar la recuperación natural del sitio (p.ej., biodiversidad y estructura) a partir de eliminar la fuente de perturbación (p. ej., exclusión de ganado, protección del lugar con cercas) y permitir que se dé el proceso de sucesión (Faber-Langendoen, 1992; Lamb y Gilmour, 2003). Sin embargo, dependiendo del grado de perturbación del sitio, el proceso de sucesión puede ser largo e impredecible, lo que incrementa su vulnerabilidad a eventos posteriores de degradación o invasión de especies exóticas (Lamb y Gilmour, 2003). Por otro lado, la máxima intervención de un sitio perturbado tiene como finalidad acelerar y dirigir el proceso de recuperación, hacia una función, estructura o composición específica (SER, 2004).

Dentro de las estrategias de intervención se encuentran las plantaciones mixtas para el enriquecimiento de bosques secundarios. La elección de las especies para esta práctica depende principalmente de la meta, así como de las características de las especies (Montagnini, 2005; Martínez-Garza *et al.*, 2016), pues se pueden obtener beneficios tanto ecológicos (p. ej., reciclaje de nutrientes, atracción de dispersores) como de producción forestal (p. ej., madera, leña). Sin embargo, el éxito en el establecimiento temprano de una plantación se encuentra determinado por diversos factores, tales como el estado o calidad de las plantas antes de ser introducidas, la tolerancia al trasplante, las interacciones de las especies con otros organismos y por las características funcionales de la especie que modulan su respuesta a las condiciones abióticas y bióticas (Ackerly, 2003; Violle *et al.*, 2007).

Un factor importante que determina el éxito en el establecimiento de una especie arbórea es la variación microambiental a la que se expone en las primeras etapas de crecimiento. En particular, las alteraciones en la cobertura forestal pueden producir cambios en la comunidad de plantas del sotobosque (Brokaw, 1985), en las características del suelo (Bormann *et al.*, 1974) y en las interacciones entre organismos (Basset *et al.*, 2001). En el BN, algunas variables ambientales (p. ej., luz, temperatura del aire, temperatura del suelo) son de menor intensidad comparado a otros bosques tropicales debido a una mayor frecuencia de lluvias, nubes y niebla en este ecosistema (Hamilton *et al.*, 1995; Rzedowski, 1996; Villaseñor, 2010). Como resultado, la alta nubosidad y humedad ambiental pudieran favorecer el establecimiento y crecimiento de especies en ambientes degradados, incluyendo a aquellas especies con algún grado de tolerancia a la sombra (Muñiz-Castro, 2008; Muñiz-Castro *et al.*, 2012).

Aunado a las condiciones microambientales, las interacciones ecológicas determinan el establecimiento de una planta, particularmente aquéllas con insectos herbívoros (Clark y Clark, 1985; Eichhorn *et al.*, 2010). En este sentido, la herbivoría foliar, es decir el daño que provocan los insectos a las hojas de las plantas, puede ser un factor limitante en el crecimiento de las plantas. El ataque por insectos herbívoros implica una mayor inversión de recursos por parte de la planta para remplazar la biomasa perdida, lo que afecta directamente su crecimiento, particularmente en sitios donde el recurso es limitado (Coley *et al.*, 1985). Para mitigar este tipo de daño, las plantas presentan diferentes estrategias que les permiten defenderse, como la producción de metabolitos secundarios, mayor dureza foliar y un bajo contenido de agua y nutrientes foliares (Barone y Coley, 2002). Dichas estrategias pueden estar relacionadas con el grado de tolerancia a la sombra de las especies, donde una mayor concentración en las defensas químicas es característico de especies tolerantes a la sombra (Coley, 1982), presentando así una menor herbivoría con respecto a las intolerantes a la sombra (Ruiz-Guerra *et al.*, 2010). Sin embargo, la información acerca de la herbivoría por insectos en el BN es poca (Sánchez-Ramos *et al.*, 1999; Williams-Linera y Baltazar, 2001; Williams-Linera y Herrera, 2003).

Debido al actual escenario de perturbación del BN en el centro de Veracruz y a la gran heterogeneidad ambiental que éste presenta (Williams-Linera *et al.*, 2002; Jardel-Peláez *et al.*, 2014), resulta importante generar información acerca del desempeño de las especies que se introducen con fines de restauración (Alvarez-Aquino *et al.*, 2004, 2008; González-Espinosa *et al.*, 2007; Williams-Linera, 2015). En particular, es necesario conocer el efecto de las condiciones microambientales y las interacciones con otros organismos en la supervivencia y crecimiento de especies arbóreas en sitios degradados (Williams-Linera y Baltazar, 2001; Pedraza y Williams-Linera, 2003; Williams-Linera y Herrera, 2003; Ramírez-Marcial *et al.*, 2008, 2012). La identificación de estas condiciones será de gran ayuda para asegurar su establecimiento exitoso.

## **2. Antecedentes**

### **2.1. Recuperación de bosques**

En la actualidad, la conversión a áreas agrícolas y ganaderas es la principal causa de deforestación y degradación de los bosques tropicales (Lamb *et al.*, 2005; FAO, 2010; Hansen *et al.*, 2013). La disminución de las áreas de bosque ha tenido como resultado pérdida de biodiversidad, de productos maderables y no maderables, de servicios ambientales, entre otros. Es por ello que en los últimos años la conservación y la recuperación de ecosistemas degradados han sido objeto de gran interés (Dudley *et al.*, 2005).

Después de una perturbación, la regeneración natural de un ecosistema se lleva a cabo a partir del proceso de sucesión. Aunque la capacidad de regeneración natural de los bosques tropicales es generalmente alta, ésta sólo es posible si existen fuentes cercanas de propágulos y si la perturbación a la que ha sido expuesta el ecosistema no ha sido tan extrema que afecte la fertilidad y otras características del suelo (Guariguata y Ostertag, 2002). De manera general, durante la regeneración natural de bosques tropicales las especies pioneras son las primeras en colonizar debido a su abundancia y altas tasas de crecimiento, mientras que especies no pioneras, o de sucesión tardía, se establecen cuando el proceso de sucesión ha iniciado, pues existe cobertura de dosel y las condiciones ambientales de luz y temperatura no son extremas (Whitmore, 1989; Guariguata *et al.*, 1997; Westoby, 1998; Denslow y Guzmán, 2000). Sin embargo, debido a que la recuperación natural de un ecosistema degradado puede tomar décadas, los proyectos de restauración ecológica de sitios tropicales degradados han ido en aumento (Perrow y Davy, 2002; Montagnini, 2005; van Andel y Aronson, 2006).

Entre las estrategias implementadas en la intervención para la recuperación de los bosques tropicales se encuentran el enriquecimiento selectivo con especies clave, el establecimiento de plantaciones en sitios abiertos o la siembra directa de semillas (Holl *et al.*, 2000; Montagnini, 2001, 2005; Lamb y Gilmour, 2003). Entre estas actividades, la introducción de plántulas producidas en viveros ha sido el método principal (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999; Montagnini, 2005; Carabias *et al.*, 2007). No obstante, la introducción

de especies no es una tarea sencilla, pues en ambientes degradados las características microambientales generalmente son muy diferentes a las que presentan los remanentes de bosques o los bosques conservados (Holl y Aide, 2010).

Debido a los procesos de deforestación y fragmentación que ha tenido el BN en los últimos años, éste ha sido objeto de prácticas de restauración (Pedraza y Williams-Linera, 2003; Ramírez-Bamonde *et al.*, 2005; Ortega-Pieck *et al.*, 2011). La importancia en la recuperación del BN radica en que posee una alta diversidad de especies por unidad de área con respecto a otros ecosistemas tropicales y en que es clave en el mantenimiento de ciclos hidrológicos, así como de servicios ecosistémicos (Hamilton *et al.*, 1995; Bruijnzeel, 2001). En México, Veracruz es el tercer estado con mayor superficie de BN. La zona centro de este estado resguarda el área más amplia de este tipo de vegetación; sin embargo, en esta región el BN se encuentra amenazado por la ganadería, la producción de café y la extracción de productos no maderables (CONABIO, 2010; Cruz *et al.*, 2010; Williams-Linera, 2012).

El BN del centro de Veracruz se caracteriza por estar dominado por especies de sucesión tardía que presentan algún grado de tolerancia a la sombra (p. ej., *Quercus xalapensis*; *Quercus lancifolia*, *Magnolia schiedeana*; Muñiz-Castro *et al.*, 2012; Williams-Linera, 2012). Debido a la gran fragmentación y transformación que ha sufrido este BN, existen remanentes de bosque secundario en etapas sucesionales tempranas y zonas degradadas que poseen una gran variedad de microambientes climáticos y lumínicos, donde las especies intolerantes a la sombra son las más abundantes (Muñiz-Castro *et al.*, 2012). Por ello, para fomentar la recuperación de la biodiversidad del BN, es necesario considerar especies de sucesión tardía en las plantaciones de restauración, y evaluar su potencial para establecerse en sitios degradados (Muñiz-Castro, 2008; Muñiz-Castro *et al.*, 2012).

## **2.2. Factores que afectan el desempeño de las plantas**

### **2.2.1 Condiciones microambientales**

El establecimiento y desarrollo de una planta puede darse como resultado de componentes abióticos y bióticos y de las respuestas individuales de las especies (Gómez-Pompa y

Vázquez-Yanes, 1985; Denslow, 1987; Lambers *et al.*, 1998; Wright, 2000). En este contexto, los componentes abióticos se refieren a las condiciones microambientales que regulan el establecimiento, crecimiento y supervivencia de las especies (Holl *et al.*, 2000). En particular, las condiciones de luz, temperatura, humedad y nutrientes del suelo son importantes en los procesos fisiológicos de una planta (Meyer y Anderson, 1952; Millar *et al.*, 1975; Thompson y Troeh, 1988; Clinton, 2003).

De todos los factores ambientales, la luz es una variable crucial en el desarrollo y crecimiento de las plantas (Hart, 1988; Hogan y Machado, 2002). La disponibilidad de este recurso para las plantas puede variar dependiendo del grado de transformación de un sitio: desde una cobertura de dosel nula hasta una muy cerrada (Sousa, 1984; White y Jentsch, 2001). En bosques tropicales conservados, el dosel capta la mayor parte de la luz, lo que repercute en el ambiente lumínico del sotobosque (Bazzaz y Pickett, 1980; Smith *et al.*, 1992). Por otro lado, en hábitats de bosque tropical transformado existe un incremento en la incidencia de radiación solar con respecto a hábitats conservados, lo que provoca un aumento en la temperatura ambiental y del suelo, y una disminución en los nutrientes del suelo, así como en la humedad relativa y del suelo (Kapos, 1989; Holl *et al.*, 2000). Este gradiente en la disponibilidad de luz, y por ende en condiciones asociadas a ésta, genera una variabilidad de condiciones microambientales que pueden tener efectos en la supervivencia, establecimiento y crecimiento de especies arbóreas (Kobe *et al.*, 1995; Poorter, 1999; Holl, 1999).

Así, la variación dentro de un gradiente de luz disponible en un sitio (que va de nula a completa exposición), en conjunto con los requerimientos de luz de las especies (p. ej., grado de tolerancia a la sombra), determinarán en gran medida la supervivencia y el crecimiento de los individuos (Bazzaz y Pickett, 1980; Brokaw, 1985; Guevara *et al.* 1992; van Breugel *et al.* 2007; Wright *et al.* 2003; Bertacchi *et al.*, 2016). En este sentido, la germinación y el establecimiento de especies intolerantes a la sombra, o pioneras, se ven favorecidos en sitios con alta disponibilidad lumínica, por ejemplo en ambientes degradados y abiertos (Swaine y Whitmore, 1988; Bazzaz y Pickett, 1980; Guevara *et al.* 1992). En el otro extremo, especies tolerantes a la sombra, o de sucesión tardía, pueden

germinar y establecerse en condiciones de mínima disponibilidad de luz, lo que favorece su competitividad con otras especies en ambientes de gran cobertura de dosel (Swaine y Whitmore, 1988; Pausas y Lavorel, 2003). Por otro lado, las especies intermedias son aquéllas que pueden presentar estrategias intermedias tanto de tolerancia a la sombra (p. e.j. lento crecimiento) como estrategias para evitarla y buscar altos niveles de luz (p. ej. rápido crecimiento y desarrollo), por lo pueden establecerse en sitios abiertos y debajo de cobertura de dosel (Smith, 1994; Henry *et al.*, 1997).

Una de las causas del cambio en la disponibilidad lumínica y de las condiciones derivadas de ésta es la transformación de bosques tropicales a potreros. En estos sistemas, la presencia de pastos exóticos africanos representa una de las barreras para el establecimiento de especies leñosas (Holl *et al.*, 2000). Por ejemplo, estudios en potreros abandonados han encontrado que los pastos exóticos limitan la germinación del banco de semillas disponible en el suelo (Williams-Linera *et al.*, 2016) y generan competencia con las plántulas que logran germinar (Holl *et al.*, 2000). Además, comparado con hábitats de bosque conservados, la compactación del suelo en potreros abandonados resultado del pisoteo de ganado puede ser mayor (Guariguata y Ostertag, 2001) mientras que la cantidad de materia orgánica y nutrientes puede ser menor (Buschbacher *et al.*, 1988; Singer y Schoenecker, 2003). Sin embargo, la abundante presencia de pastos también puede favorecer la germinación del banco de semillas y el establecimiento de plántulas. Algunos estudios han documentado que la presencia de cobertura de pastos contribuye a que el suelo tenga una menor temperatura y mayor humedad comparada a lo que se esperaría en áreas descubiertas (Holl, 1999; Loik y Holl, 1999).

Cuando sucede el abandono de actividades agropecuarias y empiezan los procesos de sucesión secundaria, el paisaje de los ecosistemas tropicales se encuentra caracterizado por sitios de sucesión temprana con una gran abundancia de especies pioneras (Moran *et al.*, 1994). Sin embargo, el establecimiento de especies de sucesión tardía puede estar limitado por condiciones microclimáticas extremas, características de los potreros abandonados (Williams-Linera *et al.*, 1998; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2013). A pesar de ello, estas especies tienen el potencial para establecerse en sitios degradados o de

sucesión temprana, lo que podría acelerar el proceso de sucesión (Martínez-Garza y Howe, 2003). Por ejemplo, se ha registrado que especies de sucesión tardía en selvas húmedas pueden establecerse en condiciones de alta insolación y baja humedad, donde además se presentan altas tasas de crecimiento (Martínez-Garza y Howe, 2010; Martínez-Garza *et al.*, 2013). En este contexto, conocer el desempeño de especies arbóreas del BN, particularmente de aquellas especies de sucesión intermedia y tardía, es muy relevante para evaluar la viabilidad de su introducción en plantaciones de restauración (Martínez-Garza y Howe, 2010).

La introducción de especies en potreros abandonados a partir de plantaciones experimentales ha sido una estrategia de restauración común en los bosques tropicales, principalmente en el BN (Pedraza y Williams-Linera, 2003; Muñiz-Castro 2008). Para el BN, se ha reportado una alta mortalidad de las plántulas cuando éstas se introducen en fragmentos de bosque degradados (Ramírez-Marcial, 2003; Alvarez-Aquino *et al.*, 2008). Estos fragmentos se caracterizan por tener altos niveles de luz, temperatura ambiental y compactación del suelo, así como baja humedad ambiental y de suelo, presencia de herbivoría y competencia con la vegetación existente (Williams-Linera *et al.* 1998; Pedraza y Williams-Linera, 2003; Montes-Hernández y López-Barrera, 2013). Otros trabajos enfocados en evaluar el desempeño inicial de las especies introducidas en fragmentos de BN han mostrado que la respuesta de las especies es diferencial para ciertas variables ambientales. Algunas especies en el BN crecen mejor ya sea bajo dosel de bosque (Alvarez-Aquino *et al.*, 2004; Rueda, 2010) o en sitios abiertos (Muñiz-Castro, 2008). Por ejemplo, Ramírez-Bamonde *et al.* (2005) reportaron para *Magnolia dealbata*, una especie tolerante a la sombra, un mayor crecimiento bajo el dosel que en áreas abiertas, y que algunas especies del género *Quercus* pueden establecerse en distintos microambientes de luz y humedad. El establecimiento de estas especies es importante pues posteriormente pueden llegar a formar parte del dosel del bosque y así crear microambientes de sombra y humedad necesarios para las especies de sucesión tardía (Williams-Linera, 2012).

### 2.2.2 Herbivoría

La herbivoría es una de las interacciones bióticas de mayor impacto en las comunidades naturales (Dirzo, 1984). Este tipo de interacción planta-animal es un factor importante en la ecología de las plantas ya que puede influir en su supervivencia y crecimiento (Coley y Aide, 1991; Rao *et al.*, 2001; Simonetti *et al.*, 2007). De manera particular, el daño foliar por insectos puede tener efectos importantes en la producción fotosintética de las plantas, pues éstas pierden la biomasa de las hojas e invierten sus recursos en recuperarla, teniendo como resultado un lento crecimiento (Coley *et al.*, 1985; Zangerl *et al.*, 2002). Este daño puede variar dentro de un mismo hábitat, ya que los herbívoros responden a variables ambientales a pequeña escala (Meiners *et al.*, 2000; Santos y Benítez-Malvido, 2012). Para algunos casos, se ha documentado que la abundancia de insectos disminuye conforme la temperatura ambiental aumenta y la humedad disminuye (Givnish, 1999). Sin embargo, en bosques tropicales no se han reportado tendencias claras sobre la herbivoría en plántulas de árboles, ya que se ha encontrado que ésta puede ser mayor en sitios abiertos y perturbados (Khan y Tripathi, 1991; Salgado-Luarte y Gianolli, 2010), aumentar en bordes de fragmentos de bosque (Benítez-Malvido y Lemus-Albor, 2005) y también se ha encontrado que es mayor en bosques continuos que en fragmentos de bosque (Ruiz-Guerra *et al.*, 2010).

Debido a que algunas estrategias de defensa de las plantas (p. ej., producción de metabolitos secundarios, palatabilidad de hojas y tallos; Coley *et al.*, 1985; Barone y Coley, 2002) pueden depender de las condiciones microambientales y de los requerimientos de luz de las especies (Coley, 1982; Ruiz-Guerra *et al.*, 2010; Salgado-Luarte y Gianolli, 2010), el impacto de la herbivoría sobre la comunidad vegetal puede variar dentro de una misma región. Se sabe que las especies tolerantes a la sombra y de lento crecimiento son menos susceptibles a la herbivoría que las de rápido crecimiento e intolerantes a la sombra (Coley, 1980). En el sotobosque de los bosques tropicales, las especies pioneras experimentan un 48% de daño anual mientras que las tolerantes a la sombra sólo un 11.1% (Coley y Barone, 1996). Esta diferencia en daño se debe a que las especies tolerantes a la sombra tienen ciclos de vida más largos y presentan mayor concentración de defensas en sus tejidos (Khurana y Singh, 2006).

Los trabajos que evalúan la herbivoría de especies durante su estado juvenil son importantes pues la herbivoría es una de las principales causas de mortalidad de las plántulas (Moles y Westoby, 2004). En el BN, estos trabajos son pocos y han estado enfocados principalmente en evaluar el daño por pequeños mamíferos (Guzmán-Guzmán y Williams-Linera, 2006; Ortega-Pieck *et al.*, 2011; Muñiz-Castro *et al.*, 2015). De manera general, se sabe que la herbivoría en árboles maduros en este tipo de bosque es mayor en el dosel (10%) que en el sotobosque (4%; Williams-Linera, 2012). De manera particular, la herbivoría foliar por insectos en árboles adultos es mayor en hojas jóvenes que en maduras (Williams-Linera y Baltazar, 2001) y este daño también ha sido mayor en especies intolerantes a la sombra que en especies tolerantes a la sombra (Sánchez-Ramos *et al.*, 1999). Por otro lado, la variación del daño por herbívoros puede depender de la época del año, siendo mayor en temporada lluvias que secas (Williams-Linera y Herrera, 2003). De manera particular, se ha reportado que en plántulas de *Oreomunnea mexicana*, especie tolerante a la sombra, este tipo de daño es muy bajo (Atondo-Bueno, 2015), y que en especies del género *Quercus* puede ser mayor si éstas se encuentran creciendo en un borde abrupto que en un acahual (Reynoso y Williams-Linera, 2007).

### 3. Justificación

En los últimos años el BN del centro de Veracruz ha experimentado cambios importantes en su cobertura y uso del suelo (Echeverría *et al.*, 2007; Cruz *et al.*, 2010; Williams-Linera, 2012). Gran parte del territorio de esta región ha sido transformada a zonas urbanas, áreas destinadas a cafetales de sombra y a potreros (Williams-Linera *et al.*, 2002; Williams-Linera, 2012), generando áreas de sucesión temprana con abundancia de especies pioneras. Debido a que la regeneración natural en fragmentos de BN perturbados puede ser un largo proceso que se limita por múltiples factores (Jardel-Peláez *et al.*, 2014), una alternativa para asegurar el reclutamiento de especies nativas es la intervención humana a través de su siembra. Sin embargo, el éxito en el establecimiento de dichas especies dependerá de que exista correspondencia entre las características de la planta (p. ej., tolerancia a la sombra; Muñoz-Castro *et al.*, 2012), las interacciones bióticas que éstas puedan tener con otros organismos (p. ej., herbivoría; Williams-Linera y Baltazar, 2001; Williams-Linera y Herrera, 2003) y las condiciones microambientales del sitio de plantación (Pedraza y Williams-Linera, 2003; Alvarez-Aquino *et al.*, 2008). Este trabajo evaluó el efecto de las condiciones microambientales y de la herbivoría sobre el desempeño inicial de nueve especies nativas del BN con diferente tolerancia a la sombra establecidas en un potrero abandonado y un fragmento de bosque de BN secundario localizados en Coatepec, Veracruz. De esta forma, se proporciona información acerca de las características ecológicas de las especies, complementaria para algunas y faltante para otras, en sitios con diferentes características ambientales.

## **4. Objetivo general**

Evaluar el efecto de las condiciones microambientales y de herbivoría en el desempeño inicial de nueve especies arbóreas del bosque de niebla con diferente tolerancia a la sombra introducidas en bosque secundario y en potrero abandonado.

### **4.1. Objetivos específicos**

- 4.1.1. Estimar la supervivencia y el crecimiento inicial de nueve especies arbóreas del bosque de niebla introducidas en un bosque secundario y en un potrero abandonado.
- 4.1.2. Estimar el desempeño de nueve especies arbóreas del bosque de niebla por tipo de tolerancia a la sombra y ambiente.
- 4.1.3. Determinar si las variables ambientales y la herbivoría se asocian a la supervivencia y el crecimiento inicial de nueve especies arbóreas del bosque de niebla introducidas en un bosque secundario y en un potrero abandonado.
- 4.1.4. Determinar si la herbivoría foliar de nueve especies arbóreas del bosque de niebla es diferente entre el tipo de tolerancia a la sombra y el ambiente.

## **4.2. Hipótesis y predicciones**

### **Hipótesis 1**

La supervivencia y crecimiento de especies tolerantes a la sombra se encuentra limitado en sitios con poca o nula cobertura de dosel donde existen condiciones microambientales extremas, mientras que las especies de tolerancia intermedia a la sombra pueden establecerse tanto en sitios abiertos como debajo de una alta cobertura de dosel.

### **Predicciones**

- El desempeño de las especies tolerantes a la sombra será mayor en el bosque secundario que en el potrero abandonado.
- El desempeño de las especies de tolerancia intermedia a la sombra será similar en el bosque secundario y en el potrero abandonado.
- En el potrero abandonado, el desempeño de las especies tolerantes a la sombra será menor que el desempeño de las especies de tolerancia intermedia.

### **Hipótesis 2**

La disminución en la cobertura de dosel aumenta la disponibilidad de luz que llega al suelo, lo que provoca cambios en otras variables asociadas, como mayor temperatura ambiental y de suelo, y menor humedad de suelo.

### **Predicción**

- El aumento en cobertura de dosel y los cambios en las variables asociadas a ésta afectarán de forma positiva la supervivencia y el crecimiento inicial de las especies.

### **Hipótesis 3**

La pérdida foliar por el ataque por insectos herbívoros implica una mayor inversión de recursos por parte de la planta para reemplazar la biomasa perdida, lo que afecta directamente su crecimiento.

### **Predicción**

- El daño foliar tendrá efectos negativos en el crecimiento inicial de las especies.

### **Hipótesis 4**

La herbivoría puede estar relacionada a la abundancia de insectos. La abundancia de insectos puede disminuir conforme las condiciones ambientales extremas aumentan.

### **Predicción**

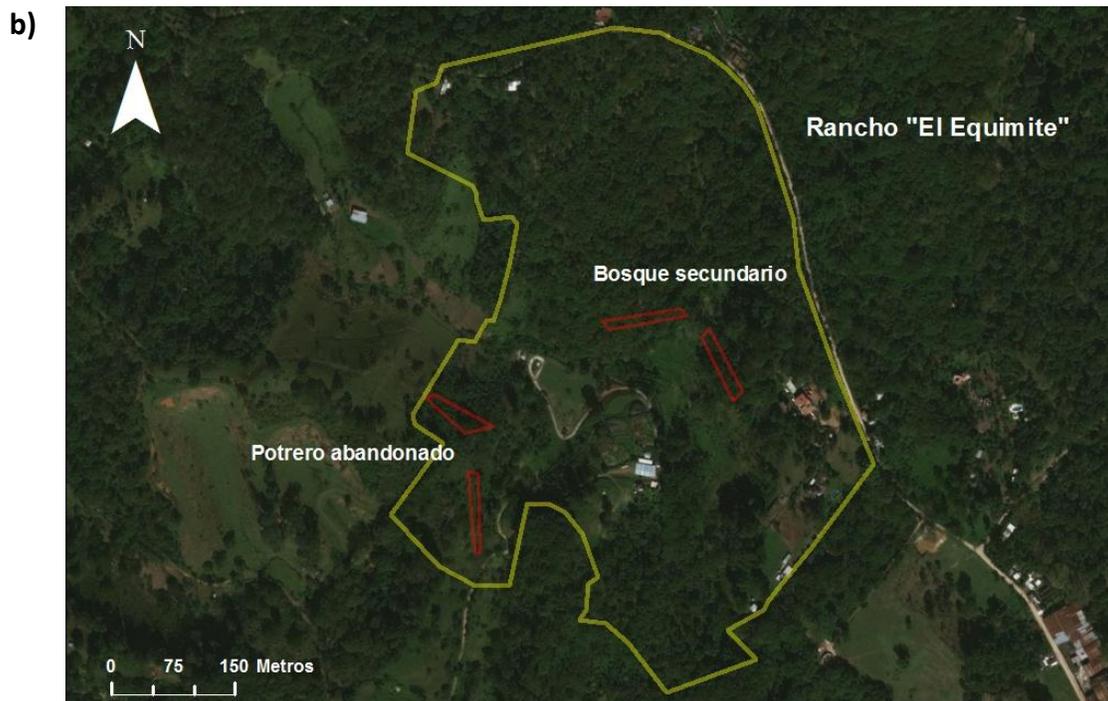
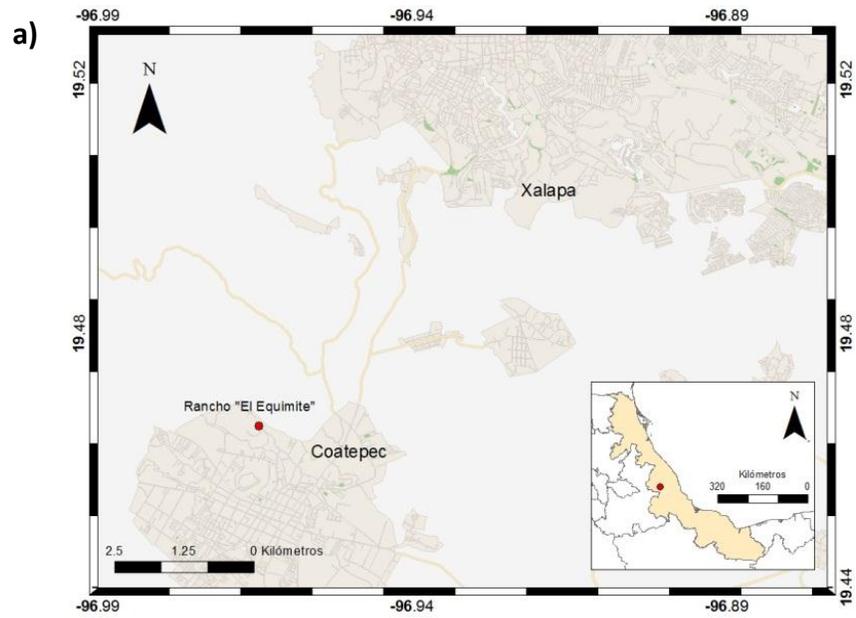
- El grado de daño foliar será menor en el potrero abandonado que en el bosque secundario.

## 5. Metodología

### 5.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un sitio privado llamado Rancho “El Equimite” (19°28'18.98"N, 96°57'51.93"W, 1146 m s.n.m.), en el municipio de Coatepec, Veracruz (Fig. 1a). El clima predominante de la zona es semicálido húmedo (A)C(fm) con lluvias todo el año (García, 1973; INEGI, 2009). La temperatura media anual oscila entre 18 y 20°C, y tiene un rango de precipitación anual de 1500-2000 mm. La mayoría de la superficie del municipio de Coatepec se encuentra destinada a la agricultura y al pastizal cultivado, 61% y 18%, respectivamente, el 13% corresponde a remanentes de BN y bosques de encino, mientras que el 8% a la zona urbana (INEGI, 2009, 2015).

El paisaje donde se localiza el Rancho “El Equimite” está conformado por remanentes de BN secundario en distintos estados de sucesión y potreros con escasa o nula vegetación arbórea y arbustiva. El rancho se estableció hace 12 años, tiene un área aproximada de unas 27 hectáreas y una de las principales actividades económicas es el cultivo de café de sombra (M.A. Castillo, *com. pers.*). Por ello, dentro del rancho la vegetación está formada por fragmentos de bosque secundario, por potreros abandonados donde predomina el pasto estrella *Cynodon plectostachyus* (Poaceae) y vegetación arbórea aislada como *Liquidambar styraciflua* (Altingiaceae) y *Acacia pennatula* (Leguminosae), y por áreas de cultivo de distintas variedades de café de sombra con presencia de especies arbóreas como *Quercus* sp. (Fagaceae), *Trichilia havanensis* (Meliaceae) y *Turpinia insignis* (Staphyleaceae), entre otros (K. Osorio, *obs. pers.*).



**Figura 1.** Área de estudio. a) Localización del Rancho “El Equimite” en Coatepec, Veracruz. b) Rancho “El Equimite” (en amarillo) y ubicación de los sitios donde se hicieron las plantaciones de las especies de estudio (en rojo).

## 5.2. Especies de estudio

Se introdujeron nueve especies nativas del BN con distinto grado de tolerancia y estado de conservación reportados (Cuadro 1). Las especies seleccionadas fueron especies poco abundantes en la región, especies importantes de acuerdo a la gente de la zona y que tuvieran plántulas disponibles al momento del estudio. Las características principales de las especies, su procedencia de la semilla y la edad de los individuos al momento de la siembra se describen en el Apéndice 1.

**Cuadro 1.** Familia, tipo de tolerancia a la sombra reportada y categoría de conservación de las nueve especies de estudio.

Espece	Familia	Tolerancia a la sombra	Categoría de conservación <sup>f</sup>
<i>Juglans pyriformis</i>	Juglandaceae	Tolerancia intermedia <sup>a</sup>	En peligro crítico
<i>Quercus germana</i>	Fagaceae	Tolerancia intermedia <sup>d</sup>	En peligro crítico
<i>Quercus insignis</i>	Fagaceae	Tolerancia intermedia <sup>e</sup>	En peligro crítico
<i>Quercus sartorii</i>	Fagaceae	Tolerancia intermedia <sup>d</sup>	En peligro crítico
<i>Quercus xalapensis</i>	Fagaceae	Tolerancia intermedia <sup>d</sup>	En peligro crítico
<i>Fraxinus uhdei</i>	Oleaceae	Tolerante a la sombra <sup>b</sup>	Preocupación menor
<i>Magnolia dealbata</i>	Magnoliaceae	Tolerante a la sombra <sup>c</sup>	En peligro crítico
<i>Oreomunnea mexicana</i>	Juglandaceae	Tolerante a la sombra <sup>e</sup>	En peligro crítico
<i>Ulmus mexicana</i>	Ulmaceae	Tolerante a la sombra <sup>b</sup>	En peligro crítico

<sup>a</sup>Pedraza y Williams-Linera, 2003; <sup>b</sup>Ramírez-Marcial *et al.*, 2012; <sup>c</sup>Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006; <sup>d</sup>Muñiz-Castro, 2008; <sup>e</sup>Avendaño-Yáñez *et al.*, 2014; <sup>f</sup>González-Espinosa *et al.*, 2011.

Las especies se introdujeron en cuatro sitios, dos fragmentos de bosque secundario y dos potreros de dos años de abandono con vegetación herbácea y arbórea aislada (Fig. 1b). Los sitios de plantación 1 y 2, así como los sitios 3 y 4 presentan similitud entre sí en las variables ambientales cobertura de dosel, porcentaje de hojarasca en suelo y temperatura del aire (Apéndice 2). Cada sitio de plantación tuvo un diferente número de individuos por especie, pues estuvo en relación al número de plantas y el área de siembra disponibles (Cuadro 2). En los sitios 3 y 4, donde existía una alta presencia de pastos, se realizó remoción del estrato herbáceo en la superficie de plantación al momento de la siembra. Todos los individuos fueron etiquetados y sembrados aleatoriamente a una distancia de 3 × 3 m entre cada uno, diseño tres bolillo. En total, se plantaron 559 individuos en los cuatro sitios.

**Cuadro 2.** Número de individuos por especie sembrados en cada sitio de plantación.

ESPECIES	No. individuos por plantación				TOTAL
	Bosque 1	Bosque 2	Potrero 3	Potrero 4	
<i>Fraxinus uhdei</i>	15	22	12	13	62
<i>Juglans pyriformis</i>	17	23	4	10	54
<i>Magnolia dealbata</i>	14	24	12	17	67
<i>Oreomunnea mexicana</i>	18	25	12	12	67
<i>Quercus germana</i>	18	23	12	12	65
<i>Quercus insignis</i>	14	22	12	14	62
<i>Quercus sartorii</i>	14	19	12	15	60
<i>Quercus xalapensis</i>	17	21	12	12	62
<i>Ulmus mexicana</i>	13	20	12	15	60
<b>TOTAL</b>	<b>140</b>	<b>199</b>	<b>100</b>	<b>120</b>	<b>559</b>

### 5.3. Monitoreo en campo

#### 5.3.1 Supervivencia y crecimiento

Para determinar el desempeño de las especies, se registró la supervivencia y el crecimiento en altura y diámetro por especie. Los registros se hicieron cada cuatro meses durante 19 meses. Para la supervivencia, se registró el número de individuos vivos de cada especie y, cuando fue posible, se identificó la causa de muerte. Cada individuo se registró como vivo, muerto por desecación (cuando el individuo no presentaba hojas y el tallo estaba seco), muerto por exceso de humedad (cuando el tallo y las hojas del individuo presentaban putrefacción asociada a la humedad) y muerto por daño mecánico (cuando el tallo del individuo estaba seco y se encontraba quebrado). Se consideraron como muertos los individuos que no presentaban hojas y el tallo se encontraba completamente seco. La altura, se midió la longitud de la planta desde la base hasta el ápice del tallo principal con un flexómetro, mientras que para el diámetro basal se utilizó un vernier digital (Mitutoyo). El cambio en altura y diámetro a través del tiempo se calculó con la fórmula de Tasa de Crecimiento Relativo (*TCR*), la cual expresa el crecimiento en términos de aumento en tamaño por unidad de tamaño inicial:

$$TCR = \frac{(\ln H_2 - \ln H_1)}{t_2 - t_1}$$

Donde  $H_2$  y  $H_1$  son las alturas o los diámetros basales de los individuos en el tiempo  $t_2$  y  $t_1$ , respectivamente (Hunt, 1990). Adicionalmente, se calculó el índice de esbeltez, el cual es la relación de la altura con el diámetro de los individuos:

$$\text{Índice de esbeltez} = \frac{\text{Altura}}{\text{Diámetro}}$$

Para determinar de forma integrada el desempeño de las especies, se calculó un Índice de Respuesta Integrada (IRI) por especie en cada plantación. El IRI es un valor relativo que se calculó como producto del porcentaje de supervivencia, la tasa de crecimiento relativo en altura y la tasa de crecimiento relativo en diámetro por especie (modificado de De Steven, 1991).

### 5.3.2 Condiciones microambientales

A lo largo del estudio, en cada sitio de plantación se registraron diversas variables ambientales. La temperatura ambiental ( $^{\circ}\text{C}$ ) se midió por medio de dos sensores de temperatura (Thermochron iButtons<sup>®</sup>) en cada plantación colocados dos metros por encima del suelo; el registro se hizo cada 3 h a de noviembre 2015 a mayo 2016. La temperatura del suelo ( $^{\circ}\text{C}$ ) se registró cada cuatro meses (de mayo de 2015 a mayo de 2016) con un termómetro bi-metal para suelo Reotemp<sup>®</sup> de 12" en cada una de las plantas. El pH y la humedad del suelo (%) se midieron en cada plantación con un medidor de humedad y pH del suelo Kelway; se registraron cuatro mediciones por plantación al día en febrero de 2015 y se consideraron los promedios. La incidencia de luz se evaluó calculando el porcentaje de transmitancia de luz (PTL) al medir la radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) con un ceptómetro AccuPAR LP-80; el registro se realizó en días soleados y despejados en junio de 2016. Para ello, se utilizaron dos sensores de forma simultánea, uno sobre las plantas y otro en un lugar sin cobertura de dosel, es decir en un sitio con luz directa. Estos dos valores se utilizaron para calcular el PTL promedio por sitio de plantación (cinco mediciones al azar por sitio) y por especie en cada plantación (mediciones en 4 individuos por especie en cada plantación). La cobertura de dosel (%) se calculó por individuo con un densiómetro convexo (en febrero, mayo y septiembre de 2015, y en enero y mayo de 2016). El tipo y porcentaje de cobertura de suelo (herbáceo, suelo desnudo, mantillo, pasto) se determinó utilizando un cuadrante de  $1 \times 1$  m, ubicando al individuo en el centro del

mismo. También se midió la altura del estrato herbáceo y pasto con un flexómetro (muestreo en febrero, mayo y septiembre de 2015, y enero y mayo de 2016). Con excepción del PTL, de la temperatura del suelo y de las variables asociadas a cobertura del suelo, se calcularon promedios por plantación y por tipo de ambiente para el resto las variables microambientales. Para el PTL, se obtuvieron promedios por sitio de plantación para caracterizar cada sitio y promedios por especie en cada plantación para utilizar en los análisis estadísticos. Para la temperatura del suelo, el tipo y porcentaje de cobertura de suelo, y la altura del estrato herbáceo y del pasto se calcularon promedios por individuo.

Para conocer las características físicas y químicas del suelo en cada sitio de plantación, en mayo de 2016 se determinaron las siguientes variables: pH, textura (proporción de limo/arcilla/arena), materia orgánica (%), carbono orgánico (%), nitrógeno total (N total; %), carbono total (C total, %), proporción carbono/nitrógeno (C/N), fósforo total (P total; mg/Kg), retención de fósforo (%), fósforo disponible (P Bray-Kurtz; mg/Kg), calcio (Ca; cmol/ Kg), magnesio (Mg; cmol/ Kg), amonio (N-NH<sub>4</sub>; mg/Kg), y nitrato (N-NO<sub>3</sub>; mg/Kg). Se utilizaron núcleos de PVC de 3 pulgadas de diámetro × 10 cm de profundidad para tomar muestras compuestas de suelo sin mantillo, de cuatro puntos por sitio de plantación. Para determinar la densidad aparente del suelo (g/cm<sup>3</sup>), se tomaron dos muestras compuestas de suelo por sitio. Cada muestra compuesta se vació en una bolsa hermética y se mantuvo en refrigeración para su posterior análisis en el Laboratorio de Análisis de Suelos del Instituto de Ecología, A.C. Debido a que los análisis de las características físicas y químicas del suelo se hicieron a partir de muestras compuestas, no se contaron con repeticiones para comparar las características de cada sitio. Los resultados se presentan de manera descriptiva en el Apéndice 3.

### **5.3.3 Herbivoría**

Para evaluar la herbivoría, se determinó un índice de daño foliar siguiendo la metodología de López-Barrera *et al.* (2006), en cada individuo en mayo de 2016. Para ello, se registraron datos de individuos que presentaran hojas y cuyo daño foliar fuera infligido por insectos. Se tomaron datos del número total de hojas por individuo, el número de hojas con daño por herbívoros y el grado de herbivoría, el cual se estimó con indicadores categóricos.

Este índice, que va del 0 al 7, indica el daño foliar por individuo siendo 0 la ausencia de daño y 7 el valor máximo de daño. El índice es resultado de la sumatoria de dos componentes categóricos: la proporción de hojas dañadas del individuo y la pérdida de la superficie foliar. El valor categórico de la proporción de hojas dañadas se estimó al transformar la proporción de hojas dañadas con respecto al número total de hojas de la planta en una categoría de que va del 0 a 4. La pérdida de superficie foliar se estimó de manera visual como una extrapolación de la pérdida de área foliar de la planta, presentando cuatro categorías (0 = sin pérdida, 1 = baja, 2 = media y 3 = alta).

#### **5.4. Análisis de datos**

Para determinar el desempeño inicial de las especies, se calcularon tasas de supervivencia, y de crecimiento relativo en altura y diámetro. Previo a los análisis estadísticos, se verificó la distribución normal de los residuales de las tasas de crecimiento relativo, las variables microambientales y el índice de herbivoría. Todas las variables tuvieron una distribución no normal de sus residuales. Las diferencias en la supervivencia de las especies se estimaron a partir de la comparación de curvas de supervivencia Kaplan-Meier usando la prueba no paramétrica Log-Rank, por tipo de ambiente y por especie (JMP versión 7.0.1). Para determinar si existían diferencias entre las tasas de crecimiento relativo, se realizaron comparaciones con pruebas no paramétricas entre las nueve especies (Kruskal-Wallis) y entre los dos tipos de tolerancia y de ambiente (U de Mann-Whitney) utilizando el software R (versión 3.2.3). Para determinar diferencias en el desempeño, con el IRI se realizaron comparaciones entre los dos tipos de tolerancia y entre los dos tipos de ambiente utilizando la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney (R versión 3.2.3).

Para determinar las características microambientales en el bosque secundario y en el potrero abandonado, se realizaron comparaciones por variable ambiental utilizando la U de Mann-Whitney. Para determinar el efecto de las condiciones microambientales y de la herbivoría sobre la supervivencia y el crecimiento inicial, se realizaron modelos lineales generalizados (MLG). Para estos modelos, la supervivencia y las tasas de crecimiento relativo fueron las variables respuesta, las variables microambientales y el índice de herbivoría fueron las explicativas, y las especies y los tipos de ambiente se consideraron

como factores. Para elegir las variables explicativas a utilizar en los modelos máximos (modelos a simplificar que consideran las variables de estudio), se eliminaron las variables correlacionadas a partir de una matriz de correlaciones de Spearman (Apéndice 4) y de los Factores de Inflación de la Varianza (FIV), un índice que cuantifica el incremento de la varianza de un coeficiente de regresión debido a la colinearidad (Montgomery y Peck, 1992). Se descartaron las variables explicativas que se encontraban muy correlacionadas entre sí ( $r > 0.6$ ) y cuyo FIV fuera mayor a 3 (Zuur *et al.*, 2010). Debido a la naturaleza de los datos, para la supervivencia se asumió una distribución binomial y una función de liga *logit*, mientras que para las tasas de crecimiento se asumió una distribución *gaussiana* y como función de liga a la identidad. Para simplificar los modelos máximos, en el proceso de simplificación se eliminaron las variables que no produjeran un cambio significativo en la devianza, que produjeran una disminución en el Criterio de Información Akaike (AIC), y que tuvieran una menor influencia sobre las betas. Se consideraron como modelos simples a aquéllos con el menor número de variables explicativas y menor valor de AIC. Se realizaron modelos por tipo de ambiente y se realizaron gráficas de las variables explicativas de los modelos más simples (R versión 3.2.3).

Para conocer si existían diferencias en la herbivoría foliar, se realizaron comparaciones en el índice de daño foliar con pruebas no paramétricas entre las nueve especies (Kruskal-Wallis) y entre los dos tipos de tolerancia y de ambiente (U de Mann-Whitney) utilizando el software R (versión 3.2.3).

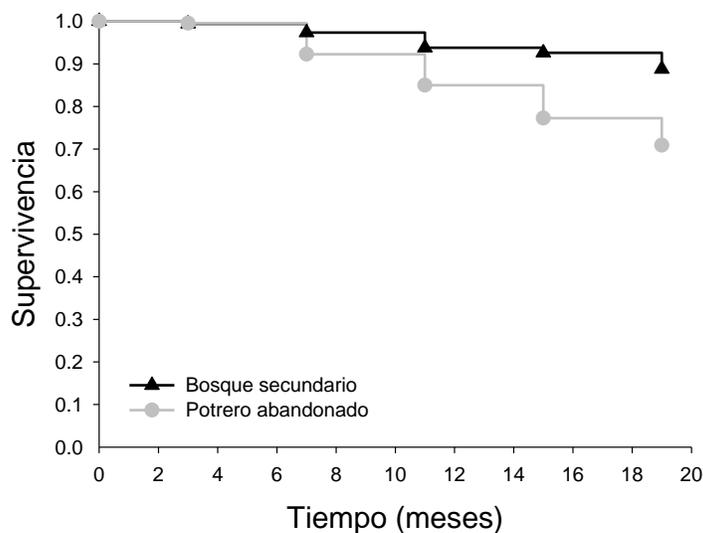
## 6. Resultados

### 6.1. Supervivencia

Después de 19 meses de monitoreo, de los 559 individuos introducidos, sobrevivió el 81.8%. *Q. germana*, *Q. insignis* y *U. mexicana* presentaron los porcentajes de supervivencia más altos (mayores al 90%), mientras que *J. pyriformis* presentó el más bajo (53.7%; Cuadro 3). Las principales causas de mortalidad de los individuos fueron desecación (66%) y exceso de humedad (18%).

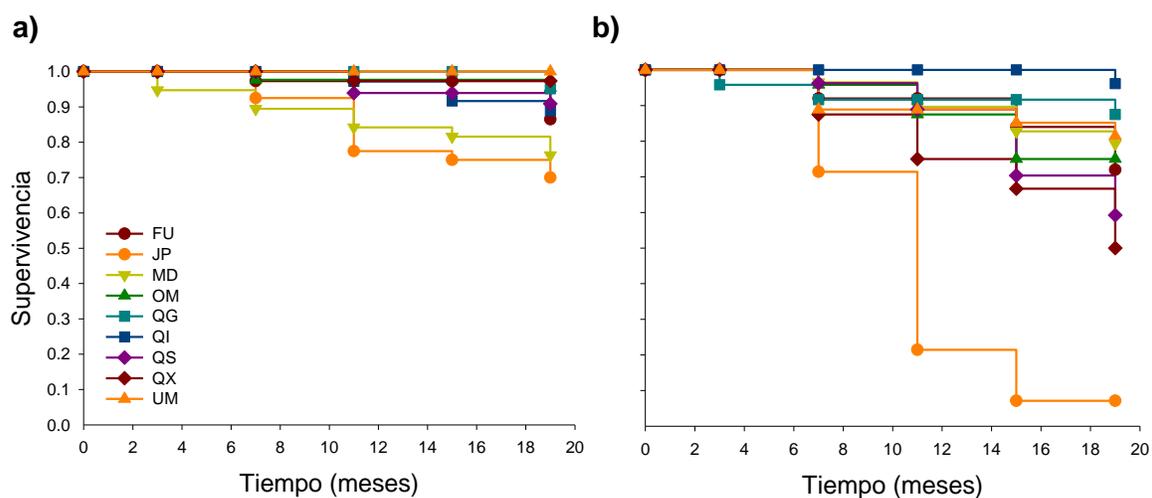
**Cuadro 3.** Número de individuos al principio (N inicial = febrero de 2015), al final del monitoreo (N final = septiembre de 2016) y supervivencia (%) por especie.

Especie	Tolerancia a la sombra	N inicial	N final	Supervivencia (%)
<i>Quercus germana</i>	Intermedia	65	60	92.3
<i>Quercus insignis</i>	Intermedia	62	57	91.9
<i>Ulmus mexicana</i>	Tolerante	60	55	91.7
<i>Oreomunnea mexicana</i>	Tolerante	67	59	88.1
<i>Fraxinus uhdei</i>	Tolerante	62	50	80.6
<i>Quercus xalapensis</i>	Intermedia	62	49	79.0
<i>Magnolia dealbata</i>	Tolerante	67	52	77.6
<i>Quercus sartorii</i>	Intermedia	60	46	76.7
<i>Juglans pyriformis</i>	Intermedia	54	29	53.7
<b>Total</b>		<b>559</b>	<b>457</b>	<b>81.8</b>



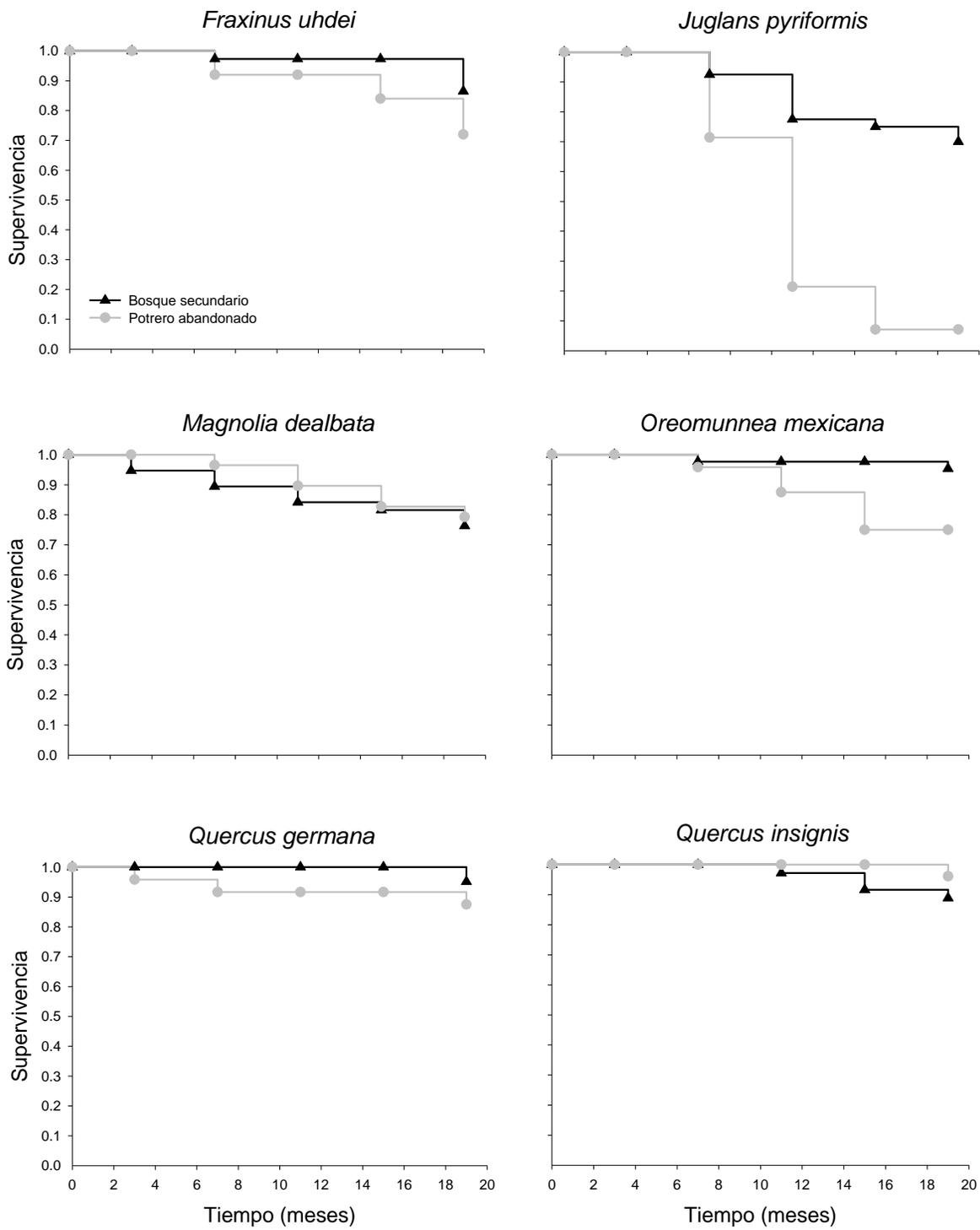
**Figura 2.** Supervivencia (Kaplan-Meier) de individuos durante 19 meses (Tiempo 0 = febrero de 2015, Tiempo 20 = octubre de 2016). Las curvas representan el tipo de ambiente.

De manera general, la supervivencia de los individuos fue más alta en el bosque secundario que en el potrero abandonado (Log-Rank = 29.30,  $gl = 1$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 2). Por otro lado, al comparar la supervivencia en el tiempo por especie, éstas fueron significativamente diferentes entre sí tanto en el bosque secundario (Log-Rank = 33.47,  $gl = 8$ ,  $P < 0.001$ ) como en el potrero abandonado (Log-Rank = 76.25,  $gl = 8$ ,  $P < 0.001$ ). En ambos ambientes, *Q. insignis*, *Q. germana* y *U. mexicana* tuvieron la mayor supervivencia, mientras que *J. pyriformis* tuvo la más baja (Fig. 3).

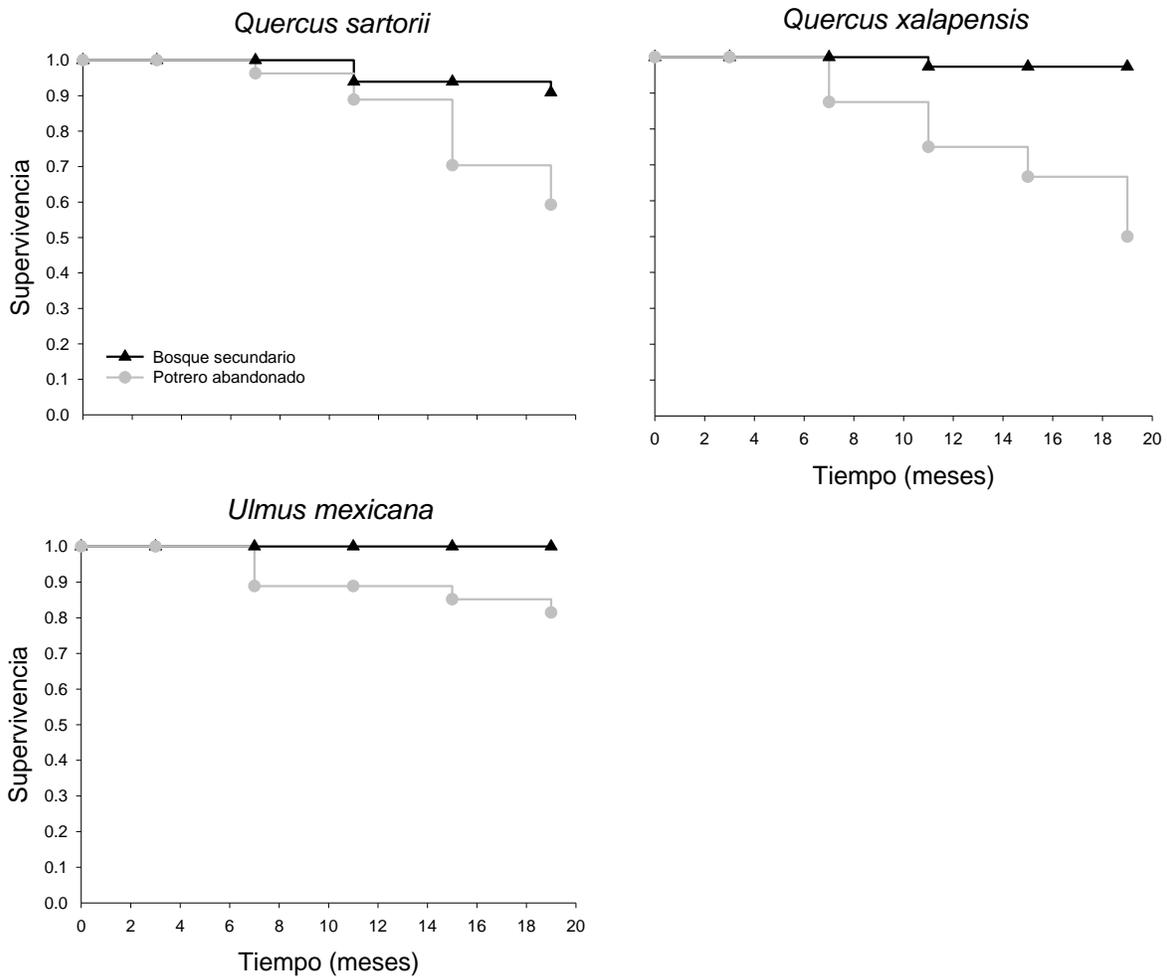


**Figura 3.** Supervivencia (Kaplan-Meier) de las especies estudiadas durante 19 meses (Tiempo 0 = febrero de 2015, Tiempo 20 = octubre de 2016) en el bosque secundario (a) y en el potrero abandonado (b). FU = *Fraxinus uhdei*, JP = *Juglans pyriformis*, MD = *Magnolia dealbata*, OM = *Oreomunnea mexicana*, QG = *Quercus germana*, QI = *Quercus insignis*, QS = *Quercus sartorii*, QX = *Quercus xalapensis* y UM = *Ulmus mexicana*.

Para las especies *J. pyriformis* (Log-Rank = 21.19,  $gl = 1$ ,  $P < 0.001$ ), *O. mexicana* (Log-Rank = 6.10,  $gl = 1$ ,  $P = 0.014$ ), *Q. sartorii* (Log-Rank = 8.07,  $gl = 1$ ,  $P = 0.005$ ), *Q. xalapensis* (Log-Rank = 20.49,  $gl = 1$ ,  $P < 0.001$ ) y *U. mexicana* (Log-Rank = 6.60,  $gl = 1$ ,  $P = 0.010$ ), las tasas de supervivencia fueron significativamente diferentes entre los tipos de ambiente, siendo para todas mayor en el bosque secundario que en el potrero abandonado (Fig. 4a).



**Figura 4.** Supervivencia (Kaplan-Meier) de cada especie estudiada durante 19 meses (Tiempo 0 = febrero de 2015, Tiempo 20 = octubre de 2016) en el bosque secundario y en el potrero abandonado.



**Figura 4 (cont.).** Supervivencia (Kaplan-Meier) de cada especie estudiada durante 19 meses (Tiempo 0 = febrero de 2015, Tiempo 20 = octubre de 2016) en el bosque secundario y en el potrero abandonado.

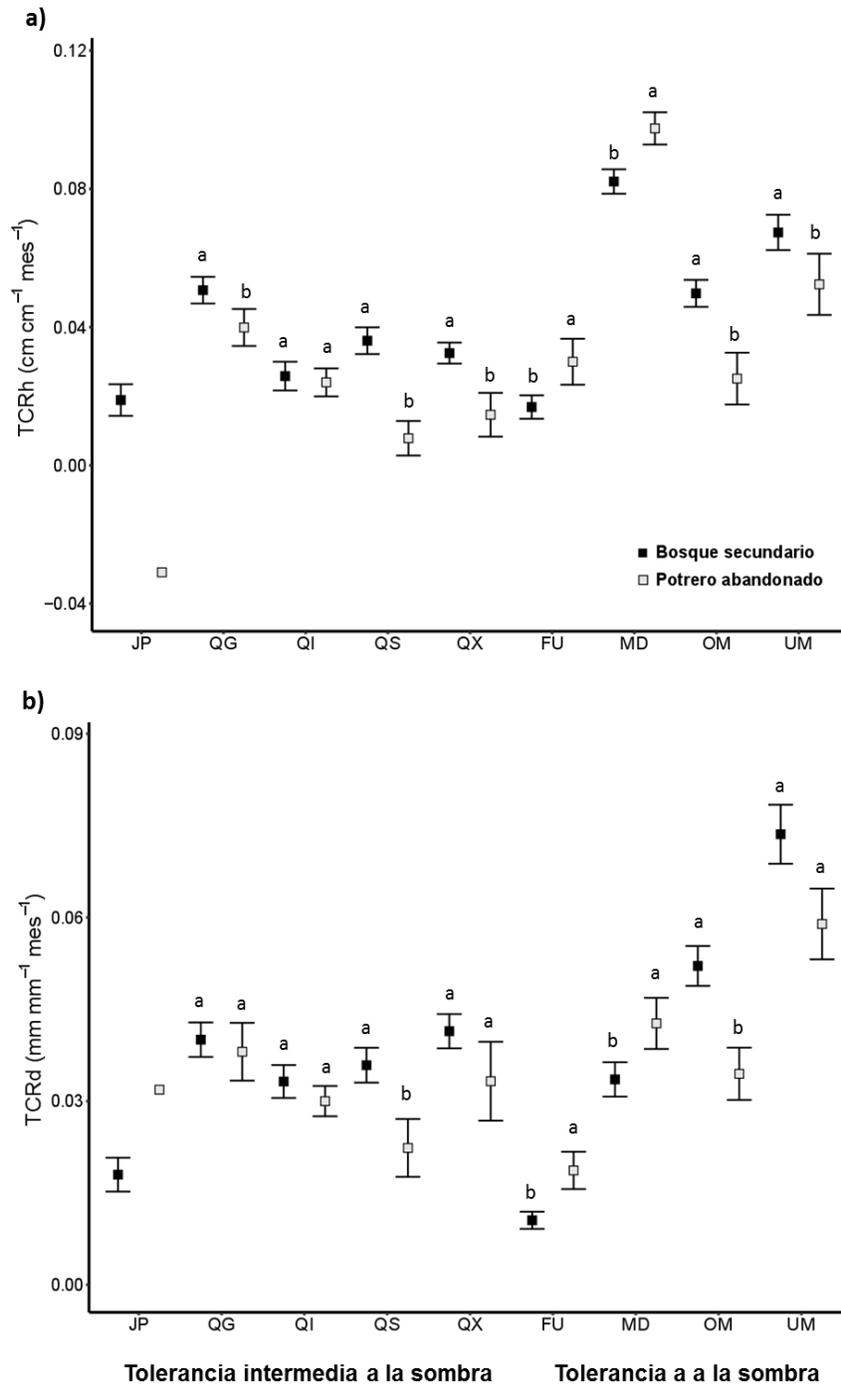
## 6.2. Crecimiento

Todas las especies mostraron un aumento en altura y diámetro durante el periodo de monitoreo. Al inicio y al final del estudio, los mayores promedios en altura y diámetro los presentaron las especies de encinos (*Q. insignis*, *Q. sartorii*, *Q. xalapensis* y *Q. germana*), mientras que los menores los presentaron *F. uhdei* y *M. dealbata* (Cuadro 4).

**Cuadro 4.** Tolerancia a la sombra, altura y diámetro inicial y final por especie estudiada. Las medidas iniciales corresponden al promedio de febrero de 2015, y las finales a septiembre de 2016 ( $\pm 1$  DE). Diferentes letras entre las especies indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

Especie	Tolerancia a la sombra	Altura (cm)		Diámetro (mm)	
		Inicial	Final	Inicial	Final
<i>Juglans pyriformis</i>	Intermedia	54.4 $\pm$ 13.2 <sup>bc</sup>	75.2 $\pm$ 37.2 <sup>bc</sup>	7.7 $\pm$ 1.3 <sup>bc</sup>	10.3 $\pm$ 3.1 <sup>de</sup>
<i>Quercus germana</i>	Intermedia	78.0 $\pm$ 26.8 <sup>ab</sup>	157.5 $\pm$ 52.7 <sup>a</sup>	8.9 $\pm$ 2.9 <sup>ab</sup>	16.2 $\pm$ 5.6 <sup>ab</sup>
<i>Quercus insignis</i>	Intermedia	103.2 $\pm$ 34.4 <sup>a</sup>	157.9 $\pm$ 71.9 <sup>a</sup>	11.9 $\pm$ 3.1 <sup>a</sup>	19.5 $\pm$ 6.3 <sup>a</sup>
<i>Quercus sartorii</i>	Intermedia	102.7 $\pm$ 35.7 <sup>a</sup>	160.0 $\pm$ 75.1 <sup>a</sup>	8.6 $\pm$ 2.8 <sup>b</sup>	13.9 $\pm$ 4.6 <sup>bc</sup>
<i>Quercus xalapensis</i>	Intermedia	103.4 $\pm$ 33.5 <sup>a</sup>	163.1 $\pm$ 70.0 <sup>a</sup>	8.4 $\pm$ 2.8 <sup>b</sup>	15.3 $\pm$ 5.8 <sup>ab</sup>
<i>Fraxinus uhdei</i>	Tolerante	32.0 $\pm$ 10.4 <sup>d</sup>	46.1 $\pm$ 19.8 <sup>c</sup>	6.4 $\pm$ 1.9 <sup>cd</sup>	7.8 $\pm$ 2.1 <sup>e</sup>
<i>Magnolia dealbata</i>	Tolerante	12.0 $\pm$ 2.6 <sup>d</sup>	47.0 $\pm$ 16.6 <sup>c</sup>	6.2 $\pm$ 1.3 <sup>cd</sup>	11.2 $\pm$ 3.5 <sup>cd</sup>
<i>Oreomunnea mexicana</i>	Tolerante	53.2 $\pm$ 13.7 <sup>c</sup>	105.1 $\pm$ 43.4 <sup>b</sup>	5.3 $\pm$ 1.1 <sup>d</sup>	10.8 $\pm$ 3.2 <sup>d</sup>
<i>Ulmus mexicana</i>	Tolerante	64.1 $\pm$ 21.4 <sup>bc</sup>	166.3 $\pm$ 64.8 <sup>a</sup>	4.9 $\pm$ 1.8 <sup>d</sup>	13.8 $\pm$ 5.9 <sup>bcd</sup>

Al comparar las tasas de crecimiento relativo por especie entre los tipos de ambiente, se encontraron diferencias significativas sólo para algunas especies (Figura 5). *Q. germana* ( $U = 589$ ,  $P = 0.010$ ) y *Q. xalapensis* ( $U = 340$ ,  $P = 0.006$ ) tuvieron mayores tasas de crecimiento relativo en altura en el bosque secundario, mientras que *M. dealbata* ( $U = 201.5$ ,  $P = 0.015$ ) y *F. uhdei* ( $U = 172$ ,  $P = 0.019$ ) en el potrero abandonado (en altura y diámetro, respectivamente). Solamente *O. mexicana* y *Q. sartorii* tuvieron mayores tasas de crecimiento en altura ( $U = 570.5$ ,  $P < 0.001$ ;  $U = 405$ ,  $P < 0.001$ , respectivamente) y diámetro ( $U = 546$ ,  $P = 0.003$ ;  $U = 366$ ,  $P = 0.003$ , respectivamente) en el bosque secundario. Estas comparaciones no se realizaron para *J. pyriformis* debido a que al final del estudio esta especie sólo contaba con un individuo en el potrero abandonado.



**Figura 5.** Tasas de crecimiento relativo por especie y tipo de ambiente. **a)** Tasa de crecimiento relativo en altura (TCRh,  $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ) y **b)** Tasa de crecimiento relativo en diámetro (TCRd,  $\text{mm mm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre tipos de ambiente para cada especie. Las figuras representan promedios  $\pm 1$  EE. Especies de tolerancia intermedia: JP = *Juglans pyriformis*, QG = *Quercus germana*, QI = *Quercus insignis*, QS = *Quercus sartorii* y QX = *Quercus xalapensis*. Especies tolerantes: FU = *Fraxinus uhdei*. MD = *Magnolia dealbata*, OM = *Oreomunnea mexicana* y UM = *Ulmus mexicana*.

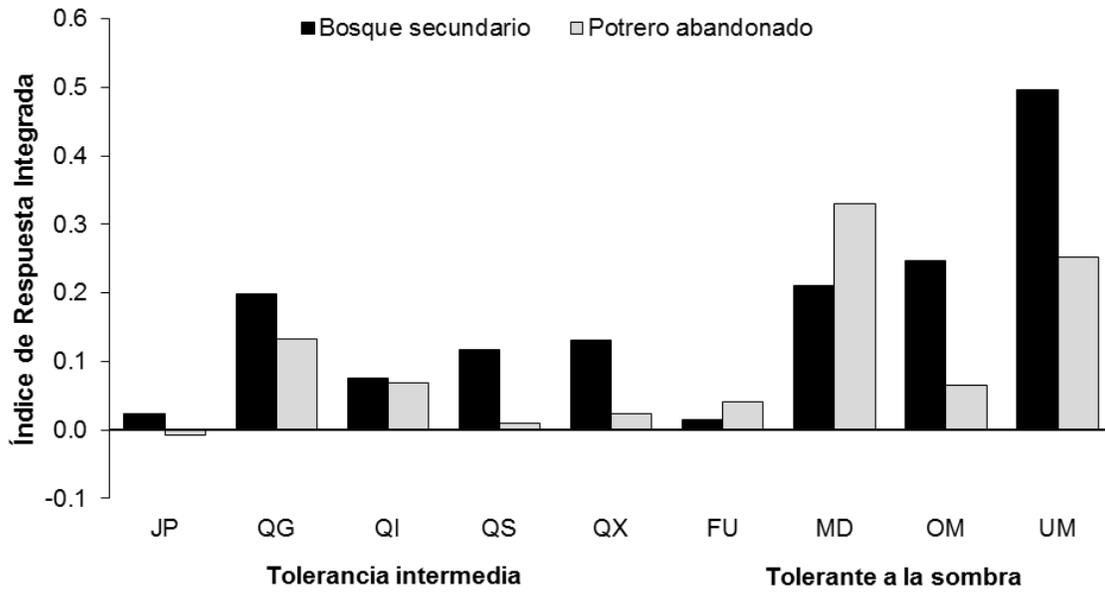
De manera particular, las tasas de crecimiento relativo en altura y en diámetro también fueron significativamente diferentes entre las especies tanto en el bosque secundario (altura:  $H = 134.97$ ,  $gl = 8$ ;  $P < 0.001$ ; diámetro:  $H = 141.41$ ,  $gl = 8$ ;  $P < 0.001$ ) como en el potrero abandonado (altura:  $H = 79.06$ ,  $gl = 8$ ;  $P < 0.001$ ; diámetro:  $H = 43.10$ ,  $gl = 8$ ;  $P < 0.001$ ). En particular, *M. dealbata* y *U. mexicana* presentaron las mayores tasas de crecimiento relativo en altura tanto en el bosque secundario ( $0.082 \pm 0.004$  y  $0.067 \pm 0.005$   $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ , respectivamente) como en el potrero abandonado ( $0.097 \pm 0.005$  y  $0.052 \pm 0.009$   $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ , respectivamente), así como las mayores tasas de crecimiento relativo en diámetro en el potrero abandonado ( $0.043 \pm 0.004$  y  $0.059 \pm 0.006$   $\text{mm mm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ , respectivamente; Fig. 5). Asimismo, *U. mexicana* y *O. mexicana* presentaron las mayores tasas de crecimiento relativo en diámetro en el bosque secundario ( $0.074 \pm 0.005$  y  $0.052 \pm 0.003$   $\text{mm mm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ , respectivamente). Por otro lado, *J. pyriformis* y *F. uhdei* presentaron las menores tasas de crecimiento relativo en el bosque secundario tanto en altura ( $0.019 \pm 0.005$  y  $0.017 \pm 0.003$   $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ , respectivamente) como en diámetro ( $0.018 \pm 0.003$  y  $0.011 \pm 0.001$   $\text{mm mm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ , respectivamente). En el potrero abandonado, *Q. sartorii* presentó la menor tasa de crecimiento relativo en altura ( $0.008 \pm 0.005$   $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ), mientras que *F. uhdei* la presentó en diámetro ( $0.019 \pm 0.003$   $\text{mm mm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ , respectivamente; Fig. 5). Estas comparaciones no se realizaron para *J. pyriformis* debido a que al final del estudio esta especie sólo contaba con un individuo en el potrero abandonado.

Al comparar los índices de esbeltez por especie entre los tipos de ambiente, se encontraron diferencias significativas para la mayoría de las especies (Cuadro 5). Las especies *Q. germana* ( $U = 672$ ,  $P < 0.001$ ), *Q. insignis* ( $U = 583$ ,  $P = 0.003$ ), *Q. sartorii* ( $U = 383$ ,  $P < 0.001$ ), *Q. xalapensis* ( $U = 325$ ,  $P = 0.016$ ) y *U. mexicana* ( $U = 538$ ,  $P = 0.002$ ) mostraron mayor índice de esbeltez en el bosque secundario que en el potrero abandonado. Esta comparación no se realizó para *J. pyriformis* debido a que al final del estudio esta especie sólo contaba con un individuo en el potrero abandonado.

**Cuadro 5.** Índice de esbeltez (altura/diámetro) por especie en cada ambiente (promedio  $\pm$  1 EE). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre tipos de ambiente para cada especie.

Especie	Tolerancia a la sombra	Esbeltez	
		Bosque	Potrero
<i>Juglans pyriformis</i>	Intermedia	7.44 $\pm$ 0.40	2.20
<i>Quercus germana</i>	Intermedia	10.92 $\pm$ 0.33 <sup>a</sup>	8.50 $\pm$ 0.51 <sup>b</sup>
<i>Quercus insignis</i>	Intermedia	8.68 $\pm$ 0.34 <sup>a</sup>	7.10 $\pm$ 0.37 <sup>b</sup>
<i>Quercus sartorii</i>	Intermedia	12.12 $\pm$ 0.45 <sup>a</sup>	9.59 $\pm$ 0.57 <sup>b</sup>
<i>Quercus xalapensis</i>	Intermedia	11.29 $\pm$ 0.41 <sup>a</sup>	9.23 $\pm$ 0.63 <sup>b</sup>
<i>Fraxinus uhdei</i>	Tolerante	5.79 $\pm$ 0.28 <sup>a</sup>	6.13 $\pm$ 0.43 <sup>a</sup>
<i>Magnolia dealbata</i>	Tolerante	4.28 $\pm$ 0.17 <sup>a</sup>	4.24 $\pm$ 0.20 <sup>a</sup>
<i>Oreomunnea mexicana</i>	Tolerante	10.07 $\pm$ 0.37 <sup>a</sup>	8.77 $\pm$ 0.61 <sup>a</sup>
<i>Ulmus mexicana</i>	Tolerante	13.48 $\pm$ 0.48 <sup>a</sup>	11.08 $\pm$ 0.56 <sup>b</sup>

De acuerdo a la prueba U de Mann-Whitney, diferencias en el Índice de Respuesta Integrada (IRI) entre las especies tolerantes a la sombra ( $0.21 \pm 0.06$ ) y de tolerancia intermedia ( $0.08 \pm 0.02$ ) no fueron significativas ( $U = 20$ ,  $P = 0.083$ ), ni entre el IRI de las especies en el bosque secundario ( $0.17 \pm 0.05$ ) y en el potrero abandonado ( $0.10 \pm 0.04$ ;  $U = 52$ ,  $P = 0.340$ ). Aunque de manera particular, los IRI de *U. mexicana*, *O. mexicana*, *Q. germana*, *Q. xalapensis* y *Q. sartorii* fueron mayores en el bosque secundario que en el potrero abandonado. Los IRI de *M. dealbata* y *F. uhdei* tuvieron un patrón contrario, mientras que *J. pyriformis* tuvo los valores muy bajos en ambos ambientes (Fig. 6).



**Figura 6.** Índice de respuesta integrada por especie y por ambiente, después de 19 meses de monitoreo. Especies tolerantes: UM = *Ulmus mexicana*, OM = *Oreomunnea mexicana*, MD = *Magnolia dealbata* y FU = *Fraxinus uhdei*. Especies de tolerancia intermedia: QG = *Quercus germana*, QX = *Quercus xalapensis*, QS = *Quercus sartorii*, QI = *Quercus insignis* y JP = *Juglans pyriformis*.

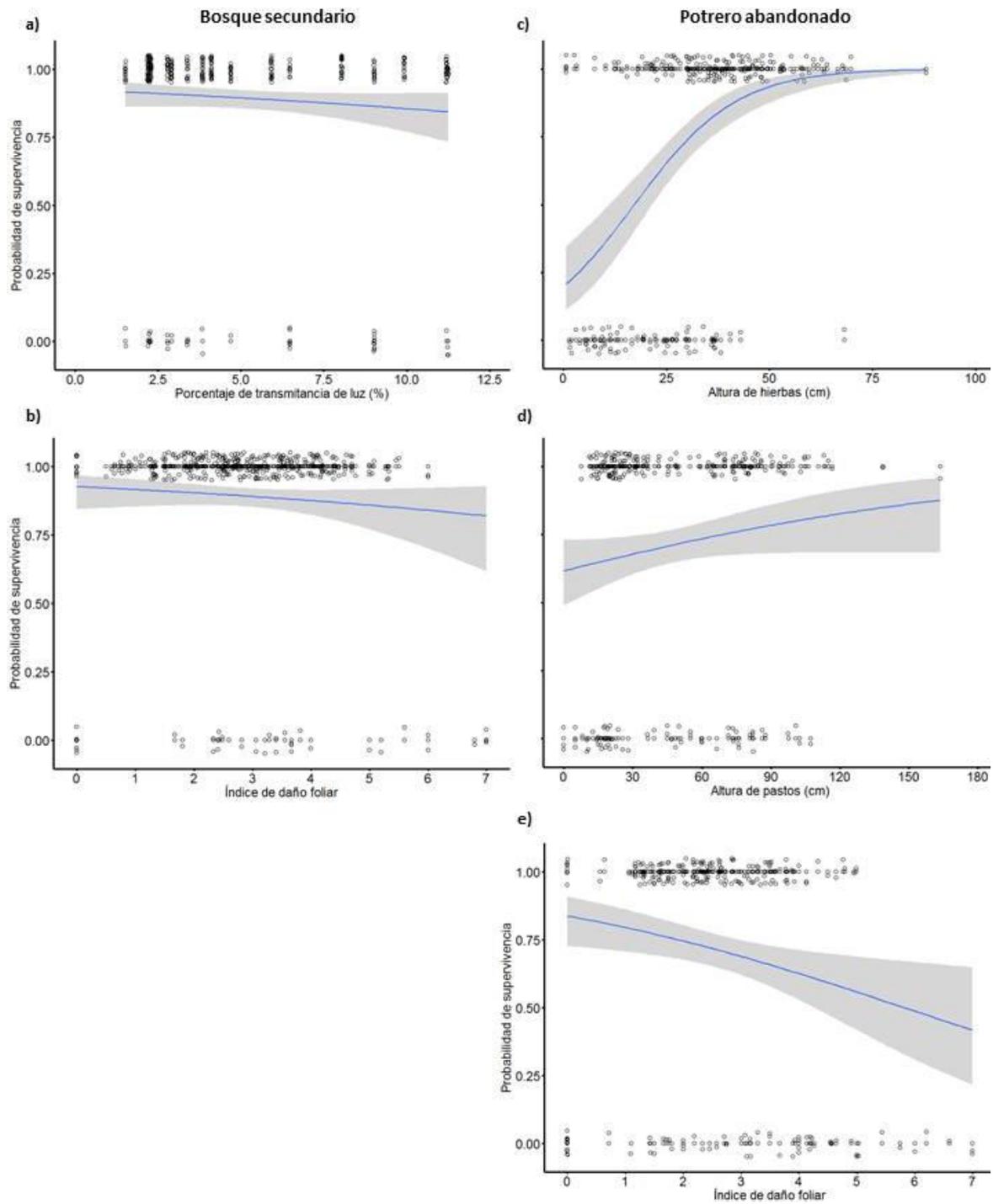
### 6.3. Efecto de las condiciones microambientales y de herbivoría

De manera general, los MLG mostraron que las especies, el tipo de ambiente, la altura de las hierbas y la herbivoría afectaron de forma significativa la supervivencia de los individuos (Cuadro 6a). En el bosque secundario, tanto el porcentaje de transmitancia de luz ( $B = -0.201$ ,  $P = 0.015$ ) como el índice de herbivoría ( $B = -0.261$ ,  $P = 0.040$ ) tuvieron efectos negativos sobre la supervivencia de los individuos (Cuadro 6b; Fig. 7a y 7b). En el potrero abandonado, la altura de hierbas ( $B = 0.095$ ,  $P < 0.001$ ) y de pastos ( $B = 0.018$ ,  $P = 0.010$ ) tuvieron efectos positivos sobre la supervivencia de los individuos, mientras que el índice de herbivoría ( $B = -0.320$ ,  $P = 0.053$ ) tuvo efecto negativo (Cuadro 6c; Fig. 7c, 7d y 7e).

**Cuadro 6.** Modelos lineales generalizados para la probabilidad de supervivencia general (**a**), la probabilidad de supervivencia en el bosque secundario (**b**) y la probabilidad de supervivencia en el potrero abandonado (**c**).

	gl <sup>a</sup>	Devianza	gl residuales <sup>b</sup>	Devianza residual	P
<i>a) Probabilidad de supervivencia general</i>					
Modelo nulo			558	528.17	
Especie	8	44.308	550	483.86	<0.001
Ambiente	1	38.815	549	445.05	<0.001
Altura de hierbas	1	36.627	548	408.42	<0.001
Herbivoría	1	10.765	547	397.65	0.001
<i>b) Probabilidad de supervivencia en el bosque secundario</i>					
Modelo nulo			338	233.72	
Especie	8	33.893	330	199.83	<0.001
PTL	1	4.918	329	194.91	0.027
Herbivoría	1	4.295	328	190.62	0.038
<i>c) Probabilidad de supervivencia en el potrero abandonado</i>					
Modelo nulo			219	265.30	
Especie	8	49.683	211	215.62	<0.001
Altura de hierbas	1	49.385	210	166.24	<0.001
Altura de pastos	1	8.534	209	157.70	0.003
Herbivoría	1	3.944	208	153.76	0.047

<sup>a</sup>gl= grados de libertad; <sup>b</sup>gl residuales = grados de libertad de los residuales.



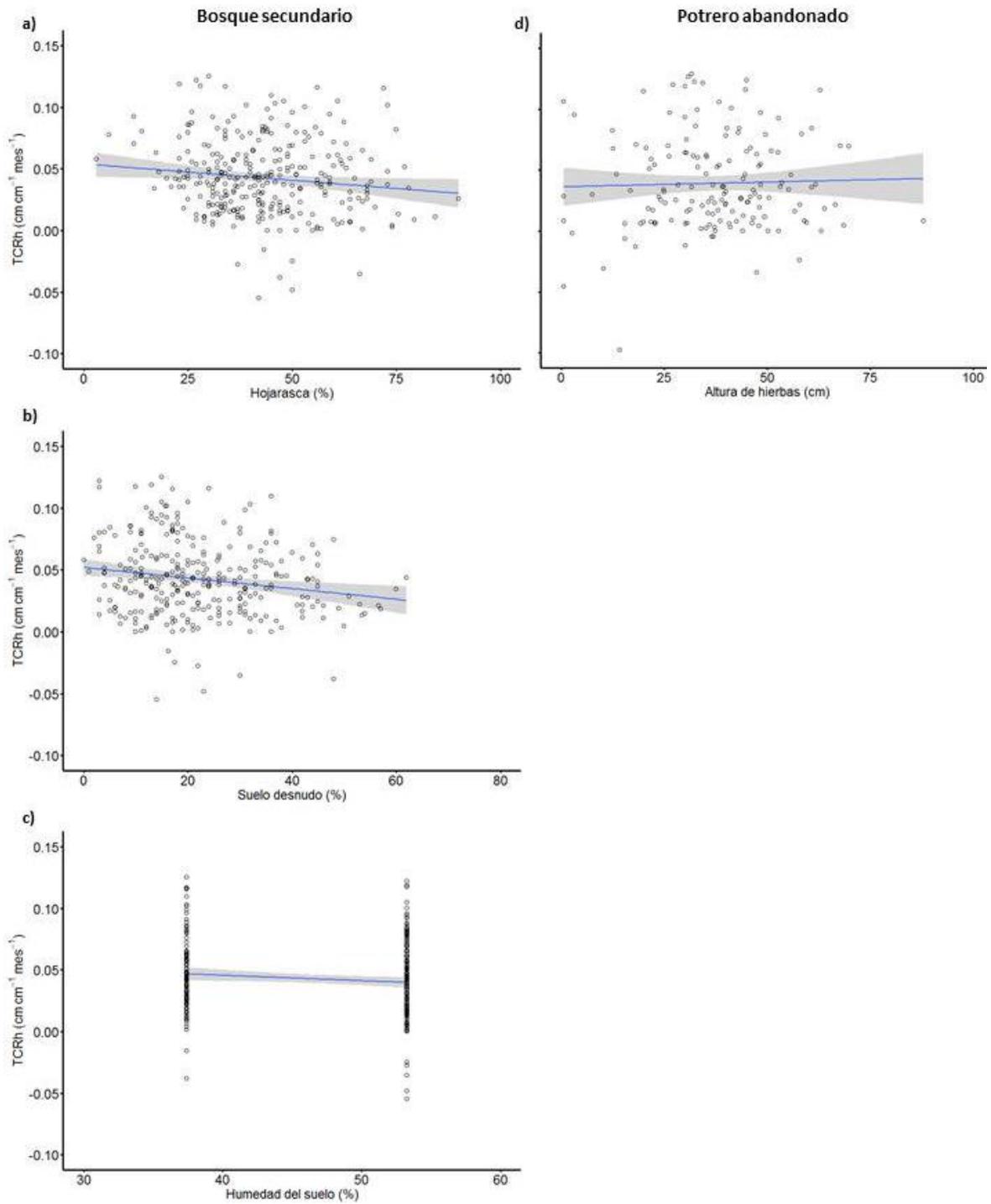
**Figura 7.** Probabilidad de supervivencia de los individuos en el bosque secundario con respecto a **a)** el porcentaje de transmitancia de luz (%) y **b)** el índice de daño foliar, y en el potrero abandonado, **c)** la altura de hierbas (cm), **d)** la altura de pastos (cm) y **e)** el índice de daño foliar. La zona gris representa el intervalo de confianza al 95%.

En cuanto a la tasa de crecimiento relativo en altura, los MLG mostraron que de manera general las especies, el tipo de ambiente, el suelo desnudo y la altura de las hierbas afectaron el crecimiento de los individuos (Cuadro 7a). En el bosque secundario, se encontró que la presencia de hojarasca ( $B = -0.0003$ ,  $P < 0.001$ ) y suelo desnudo ( $B = -0.0004$ ,  $P < 0.001$ ), así como el porcentaje de humedad del suelo ( $B = -0.0007$ ,  $P < 0.001$ ) afectaron de forma negativa la tasa de crecimiento relativo en altura (Cuadro 7b; Fig. 8a, 8b y 8c). En el potrero abandonado la altura de las hierbas ( $B = 0.0004$ ,  $P = 0.002$ ) afectó de manera positiva el crecimiento en altura de las plantas (Cuadro 7c; Fig. 8d).

**Cuadro 7.** Modelos lineales generalizados para la tasa de crecimiento relativo en altura general (a), la tasa de crecimiento relativo en altura en el bosque secundario (b) y la tasa de crecimiento relativo en altura en el potrero abandonado (c).

	gl <sup>a</sup>	Devianza	gl residuales <sup>b</sup>	Devianza residual	F	P
<i>a) Tasa de crecimiento relativo en altura general</i>						
Modelo nulo			457	0.510		
Especie	8	0.212	449	0.297	42.972	< 0.001
Ambiente	1	0.007	448	0.290	11.536	< 0.001
Suelo desnudo	1	0.004	447	0.287	5.735	0.017
Altura de hierbas	1	0.011	446	0.276	17.871	< 0.001
<i>b) Tasa de crecimiento relativo en altura en el bosque secundario</i>						
Modelo nulo			301	0.277		
Especie	8	0.121	293	0.155	32.666	< 0.001
Hojarasca	1	0.006	292	0.149	13.704	< 0.001
Suelo desnudo	1	0.006	291	0.143	12.181	< 0.001
Humedad de suelo	1	0.009	290	0.135	18.878	< 0.001
<i>c) Tasa de crecimiento relativo en altura en el potrero abandonado</i>						
Modelo nulo			155	0.232		
Especie	8	0.121	147	0.111	21.171	< 0.001
Altura de hierbas	1	0.007	146	0.104	9.878	0.002

<sup>a</sup>gl= grados de libertad; <sup>b</sup>gl residuales = grados de libertad de los residuales.



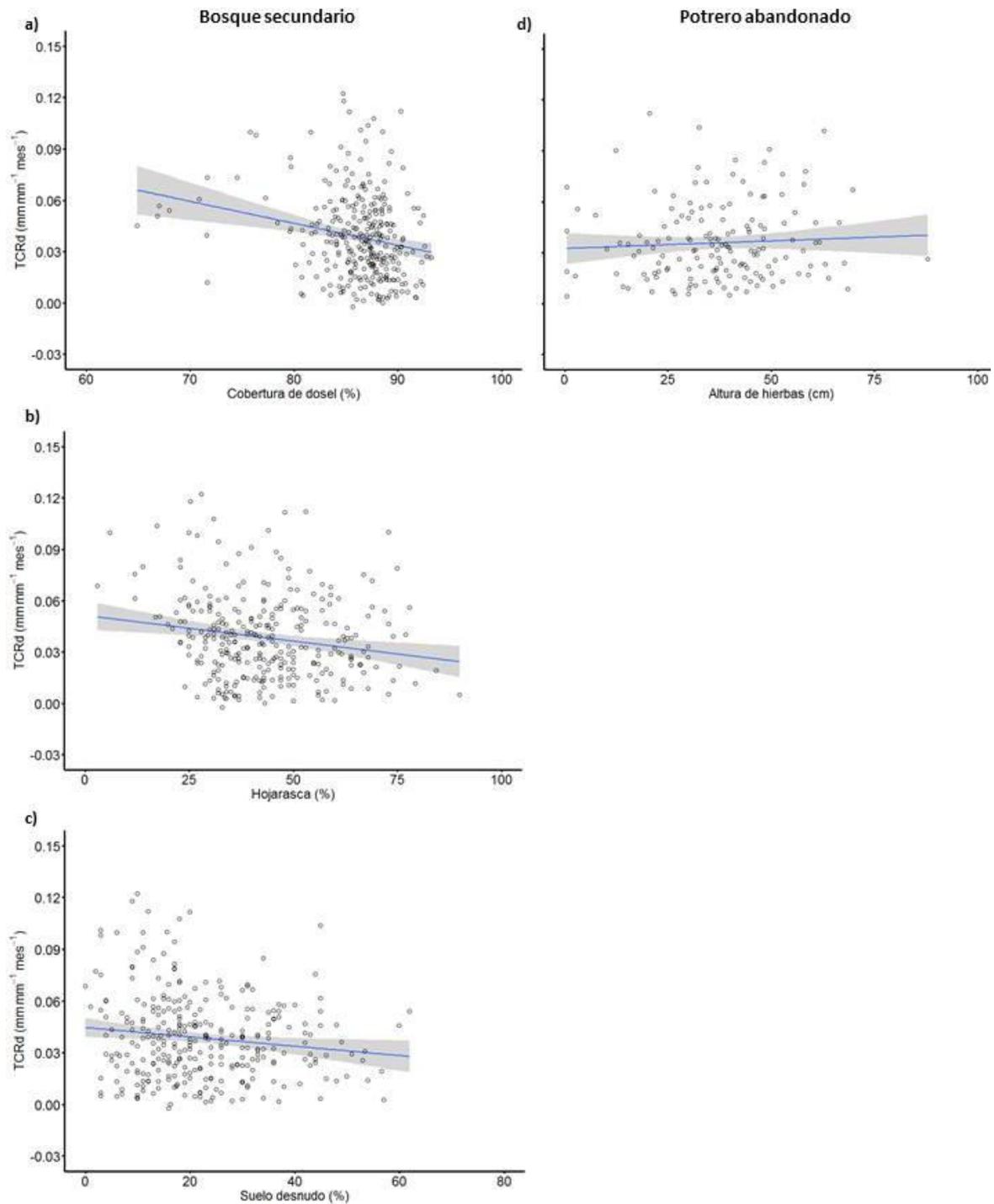
**Figura 8.** Tasa de crecimiento relativo en altura (cm cm<sup>-1</sup> mes<sup>-1</sup>) de los individuos en el bosque secundario con respecto a **a**) la cobertura de hojarasca (%), a **b**) la cobertura de suelo desnudo (%) y a **c**) la humedad del suelo (%), y en el potrero abandonado, **d**) la altura de hierbas (cm). La zona gris representa el intervalo de confianza al 95%.

Con respecto a la tasa de crecimiento relativo en diámetro, los MLG mostraron que de manera general las especies, el tipo de ambiente y la altura de las hierbas afectaron el crecimiento de los individuos (Cuadro 8a). En el bosque secundario, se encontró que la cobertura de dosel ( $B = -0.0007$ ,  $P = 0.012$ ), la presencia de hojarasca ( $B = -0.0002$ ,  $P = 0.001$ ) y de suelo desnudo ( $B = -0.0002$ ,  $P = 0.013$ ) afectaron de forma negativa la tasa de crecimiento relativo en diámetro (Cuadro 8b; Fig. 9a, 9b y 9c). En el potrero abandonado la altura de las hierbas ( $B = 0.0002$ ,  $P = 0.034$ ) afectó de manera positiva el crecimiento en diámetro de las plantas (Cuadro 8c; Fig. 9d).

**Cuadro 8.** Modelos lineales generalizados para la tasa de crecimiento relativo en diámetro general (a), la tasa de crecimiento relativo en diámetro en el bosque secundario (b) y la tasa de crecimiento relativo en diámetro en el potrero abandonado (c).

	gl <sup>a</sup>	Devianza	gl residuales <sup>b</sup>	Devianza residual	F	P
<i>a) Tasa de crecimiento relativo en diámetro general</i>						
Modelo nulo			457	0.260		
Especie	8	0.099	449	0.161	35.220	< 0.001
Ambiente	1	0.002	448	0.159	6.592	0.011
Altura de hierbas	1	0.002	447	0.157	5.678	0.018
<i>b) Tasa de crecimiento relativo en diámetro en el bosque secundario</i>						
Modelo nulo			301	0.180		
Especie	8	0.087	293	0.093	37.811	< 0.001
Cobertura de dosel	1	0.005	292	0.088	17.110	< 0.001
Hojarasca	1	0.003	291	0.085	9.048	0.003
Suelo desnudo	1	0.002	290	0.084	6.272	0.013
<i>c) Tasa de crecimiento relativo en diámetro en el potrero abandonado</i>						
Modelo nulo			155	0.079		
Especie	8	0.022	147	0.056	7.369	< 0.001
Altura de hierbas	1	0.002	146	0.055	4.603	0.034

<sup>a</sup>gl= grados de libertad; <sup>b</sup>gl residuales = grados de libertad de los residuales.



**Figura 9.** Tasa de crecimiento relativo en diámetro (mm mm<sup>-1</sup> mes<sup>-1</sup>) de los individuos en el bosque secundario con respecto a **a**) la cobertura de dosel (%), a **b**) la cobertura de hojarasca (%) y a **c**) la cobertura de suelo desnudo (%), y en el potrero abandonado, **d**) la altura de hierbas (cm). La zona gris representa el intervalo de confianza al 95%.

#### 6.4. Herbivoría

El análisis no paramétrico U de Mann-Whitney indicó que el índice de daño foliar fue mayor en el bosque secundario ( $2.84 \pm 0.07$ ) que en el potrero abandonado ( $2.37 \pm 0.09$ ), siendo esta diferencia significativa ( $U = 29124$ ,  $P < 0.001$ ). Por tipo de tolerancia, el índice fue mayor en las especies de tolerancia intermedia ( $2.98 \pm 0.07$ ) que en las especies tolerantes a la sombra ( $2.35 \pm 0.08$ ), siendo esta diferencia también significativa ( $U = 34828$ ,  $P < 0.001$ ). Por otro lado, el Kruskal-Wallis indicó que el índice de daño foliar varió entre las especies ( $H = 124.44$ ,  $gl = 8$ ,  $P < 0.001$ ) y entre las especies en cada tipo de ambiente (bosque secundario:  $H = 91.73$ ,  $gl = 8$ ,  $P < 0.001$ ; potrero abandonado:  $H = 42.96$ ,  $gl = 8$ ,  $P < 0.001$ ). Para estos dos escenarios, el índice de daño foliar fue mayor para *Q. insignis*, *Q. xalapensis*, *Q. germana*, *Q. sartorii* y *M. dealbata*, y menor para *J. pyriformis* y *U. mexicana*. Estas comparaciones no se realizaron para *J. pyriformis* en el potrero abandonado debido a que al final del estudio esta especie sólo contaba con un individuo. (Cuadro 10).

**Cuadro 9.** Índice de daño foliar de las nueve especies por tipo de tolerancia a la sombra y de ambiente. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Los valores son promedios  $\pm 1$  EE.

Especie	Tolerancia a la sombra	Índice de daño foliar	
		Bosque	Potrero
<i>Juglans pyriformis</i>	Intermedia	$1.78 \pm 0.28^{bc}$	0
<i>Quercus germana</i>	Intermedia	$3.32 \pm 0.11^a$	$2.70 \pm 0.17^a$
<i>Quercus insignis</i>	Intermedia	$3.45 \pm 0.15^a$	$3.08 \pm 0.19^a$
<i>Quercus sartorii</i>	Intermedia	$3.22 \pm 0.17^a$	$2.61 \pm 0.24^a$
<i>Quercus xalapensis</i>	Intermedia	$3.37 \pm 0.14^a$	$2.62 \pm 0.22^a$
<i>Fraxinus uhdei</i>	Tolerante	$2.78 \pm 0.30^{ab}$	$1.99 \pm 0.31^{ab}$
<i>Magnolia dealbata</i>	Tolerante	$3.17 \pm 0.21^a$	$2.43 \pm 0.26^a$
<i>Oreomunnea mexicana</i>	Tolerante	$2.74 \pm 0.14^{ab}$	$2.22 \pm 0.21^{ab}$
<i>Ulmus mexicana</i>	Tolerante	$1.55 \pm 0.09^c$	$1.40 \pm 0.14^{bc}$
		<b><math>2.84 \pm 0.07^a</math></b>	<b><math>2.37 \pm 0.09^b</math></b>

## 7. Discusión

En los últimos años, los estudios enfocados en la ecología de la regeneración de especies del BN han ido en aumento (p. ej., Pedraza y Williams-Linera, 2003; Ramírez-Bamonde *et al.*, 2005; Avendaño-Yáñez *et al.*, 2015; Williams-Linera *et al.*, 2015). Sin embargo, todavía es poco lo que se sabe acerca del desempeño inicial de especies arbóreas nativas introducidas en diferentes ambientes degradados, en particular la influencia de las condiciones microambientales y de la herbivoría en su supervivencia y crecimiento. Esto adquiere mayor relevancia en el BN del centro de Veracruz, pues cerca del 90% de su cobertura original ha sido transformada hacia asentamientos humanos y actividades agropecuarias (Williams-Linera *et al.*, 2002, 2013; Williams-Linera, 2012), lo cual lo hace propicio para implementar estrategias encaminadas a su restauración.

En este estudio, la supervivencia y crecimiento de las especies fue diferente entre los tipos de ambiente. Como se esperaba, la mayoría de las especies mostraron mayor supervivencia y tasas de crecimiento relativo en el bosque secundario que en el potrero abandonado. Este escenario ha sido reportado en varios ensayos de restauración, donde el establecimiento de plántulas de especies del BN se ha favorecido por la presencia de una cobertura de dosel arbórea (Pedraza y Williams-Linera, 2003; Ramírez-Bamonde *et al.*, 2005; Ramírez-Marcial *et al.*, 2006). Sin embargo, cabe destacar que aunque la supervivencia fue mayor en el bosque secundario, en el potrero abandonado fue cercana al 70%, siendo un porcentaje relativamente alto para sitios abiertos y degradados (Alvarez-Aquino *et al.*, 2004; Ortega-Pieck *et al.*, 2011). Asimismo, el que los individuos de la mayoría de las especies presentaran un menor índice de esbeltez en el potrero abandonado que en el bosque secundario, indica que en este ambiente los individuos tuvieron un menor incremento en altura en relación al diámetro de la planta. Esta menor altura en sitios degradados ya ha sido reportada para *Q. insignis* (Montes-Hernández y López-Barrera, 2013). Las diferencias encontradas entre el crecimiento basal y la altura de los individuos pueden deberse a la baja disponibilidad de recursos del suelo en este ambiente, como materia orgánica, proporción C/N y fósforo total (Apéndice 3), ya que se ha sugerido que condiciones microambientales extremas del sitio fomentan que algunas especies inviertan más recursos para expandir sus raíces, y por lo tanto su diámetro, para aumentar su

capacidad de absorción de nutrientes y agua del suelo (Gower, 1987; Gardiner y Hodges, 1998). La variación en altura y diámetro de una planta es importante, ya que influye en su supervivencia y posterior establecimiento: por un lado, un rápido crecimiento en altura implica una mayor captura de luz disponible (Moles *et al.*, 2009) y una ventaja en la competencia con otros individuos (King, 1990); por otro lado, un rápido incremento en diámetro significa un mayor soporte del tallo (King, 1981) y un mayor transporte hídrico de la planta (Bullock, 2000).

Los resultados de este trabajo muestran la gran variabilidad en supervivencia y crecimiento de estas especies. Esta variabilidad podría explicar el por qué el Índice de Respuesta Integrada no mostró diferencias entre tolerancias y ambientes, pues el desempeño fue diferente a lo esperado de acuerdo a la tolerancia a la sombra que ha sido reportado para las especies estudiadas. Contrario a lo esperado, las especies *M. dealbata* y *F. uhdei*, reportadas como tolerantes a la sombra, tuvieron un mayor crecimiento en altura en el potrero abandonado que en el bosque secundario. Por un lado, *M. dealbata* ha sido reportada como una especie que se beneficia del dosel de especies facilitadoras (Ramírez-Bamonde *et al.*, 2005), y que presenta una baja tasa de crecimiento en altura ( $5.3 \text{ cm}^{-1} \text{ cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) en áreas de potrero abandonado (Williams-Linera *et al.*, 2015). Por otro lado, para *F. uhdei* no existen datos de desempeño inicial para sustentar su clasificación como especie tolerante (Ramírez-Marcial *et al.* 2012), por lo que requiere ser verificada. Asimismo, se esperaba que las especies de tolerancia intermedia a la sombra presentaran un desempeño similar en los dos tipos de ambiente. Esto fue cierto sólo para *Q. insignis*, que presentó tasas de supervivencia y crecimiento semejantes en ambos ambientes. Este desempeño de la especie reafirma su capacidad para tolerar condiciones derivadas de sitios abiertos y a crecer bien en condiciones debajo de dosel (Avendaño-Yáñez *et al.*, 2014); sin embargo, para el resto de las especies de encino, el mejor desempeño ocurrió en el bosque secundario. En general, los reportes para las especies de encinos muestran que las especies tienen mayor crecimiento debajo de una cobertura de dosel intermedia (Ramírez-Marcial *et al.*, 1996; López-Barrera *et al.*, 2006) que una cobertura de dosel casi completamente cerrada (Gardiner y Hodges, 1998) o abierta. Como caso particular, *J. pyriformis* presentó la supervivencia y más bajos en ambos ambientes. Esto llama la atención, pues Pedraza y

Williams-Linera (2003) consideran a esta especie como tolerante intermedia a la sombra ya que, aunque presenta bajas tasas de crecimiento, también presenta una supervivencia alta en sitios dominados por pastos. Sin embargo, Avendaño-Yáñez *et al.* (2014) y Avendaño-Yáñez *et al.* (2015) encontraron que esta misma especie crece más rápido que otras especies como *Q. insignis* y *O. mexicana*, tanto en áreas abiertas como debajo del dosel de especies facilitadoras. En el presente estudio el comportamiento de muchas especies no coincidió con la clasificación reportada previamente. Debido a la variabilidad en el desempeño de las especies, se debe considerar la tolerancia a la sombra reportada con cautela, ya que los criterios en los que se basa esta clasificación pueden variar dependiendo del trabajo del que se trate.

En el bosque secundario, la presencia de hojarasca y de suelo desnudo, el porcentaje de transmitancia de luz y la cobertura de dosel fueron las variables determinantes en la supervivencia y el crecimiento de los individuos. En este ambiente, el aumento en la tasa de crecimiento relativo en altura de los individuos estuvo explicado por una disminución en el porcentaje de cobertura de la hojarasca y del suelo desnudo. Esto es contrario a lo que se ha reportado para algunas especies en bosques tropicales (Benítez-Malvido y Kossmann-Ferraz, 1999) y para *Q. insignis* en el BN (Montes-Hernández y López-Barrera, 2013), donde la presencia de hojarasca tiene un efecto positivo sobre su crecimiento en altura. En este trabajo, es posible que una mayor cobertura de hojarasca fomente una mayor humedad en el suelo lo que puede tener efectos indirectos negativos en el crecimiento de los individuos. Por otro lado, las mayores tasas de crecimiento relativo en diámetro de los individuos estuvieron relacionadas a una disminución en la cobertura de dosel y en el porcentaje de transmitancia de luz, por lo que una cobertura intermedia de dosel (64 %) y un porcentaje de transmitancia de luz menor a 15% son clave para el desempeño de las plantas, pues en este porcentaje de cobertura se permite la llegada de suficiente luz al suelo y se protege a los individuos de la desecación (Bazzaz y Pickett, 1980; Clark y Clark, 1987).

Por su parte, en el potrero abandonado la mayor supervivencia y crecimiento las presentaron los individuos plantados en una cobertura altura de pastos y hierbas. En este trabajo, tanto el pasto *Cynodon plectostachyus* como las hierbas tuvieron una gran altura en

el potrero abandonado ( $48.47 \pm 32.41$  y  $32.13 \pm 16.75$  cm, respectivamente). Es por ello que estos dos tipos de cobertura del suelo pudieron haber servido de protección a individuos de especies con las alturas más bajas, como *F. uhdei* ( $46.1 \pm 19.8$  cm) y *M. dealbata* ( $47.0 \pm 16.6$  cm). La presencia de pastos exóticos ha sido reportada como un factor limitante en el establecimiento de especies en potreros abandonados (Rasiah *et al.*, 2004; Muñiz-Castro *et al.*, 2006; Ortega-Pieck *et al.*, 2011), y se ha registrado que su remoción periódica favorece la supervivencia de especies establecidas en potreros recién abandonados (Williams-Linera *et al.*, 2015). Sin embargo, es probable que la cobertura de este tipo de pasto pueda mitigar condiciones derivadas de una alta exposición a la irradiación solar en las plántulas, favoreciendo su crecimiento (Martínez-Garza *et al.*, 2005; Román-Dañobeytia *et al.*, 2007; Muñiz-Castro *et al.*, 2015).

En cuanto al daño foliar por herbivoría, contrario a lo esperado, éste sólo tuvo efectos negativos en la supervivencia de los individuos, tanto en el bosque secundario que en el potrero abandonado. El efecto nulo en el crecimiento de los individuos pudo deberse a que éstos invirtieran en la producción de defensas químicas en sus hojas para reducir la pérdida de biomasa foliar o en un mayor crecimiento para compensar dicha pérdida foliar (Herms y Mattson, 1992; Wold y Marquis, 1997). Además, como se esperaba este tipo de daño también fue mayor en el bosque secundario que en potrero abandonado. El aumento de daño por herbivoría con respecto al aumento en la cobertura de dosel ha sido reportado para bosques tropicales (Benítez-Malvido *et al.*, 2005; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2013). En este trabajo, la diferencia en el grado de herbivoría entre ambientes podría deberse principalmente a las condiciones ambientales extremas del potrero, pues se sabe que la presencia de insectos herbívoros disminuye cuando existen condiciones de sequía y una exposición a vientos fuertes (Givnish, 1999; Barone y Coley, 2002; Benítez-Malvido *et al.*, 2005; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2013), lo cual también ocurre en el BN del centro de Veracruz (Williams-Linera y Herrera, 2003). Además, es probable que la mayor herbivoría en el bosque secundario también se deba a que los árboles adultos en este ambiente hayan servido como alimento disponible, atrayendo así a un gran número de insectos herbívoros (Benítez-Malvido y Kossmann-Ferraz, 1999). Asimismo, se observó que los individuos de especies plantadas en el potrero abandonado tiraron algunas de sus

hojas al inicio del estudio y produjeron pocas durante el monitoreo, tal vez como resultado del estrés de los individuos después del trasplante (Guzmán-Luna y Martínez-Garza, 2016) o como estrategia de conservación de recursos (Martínez-Garza y Howe, 2010). Esto sugiere que los individuos del potrero abandonado presentaron un menor número de hojas susceptibles a daño por insectos con respecto al bosque secundario. Por otro lado, el daño foliar fue mayor en las especies de tolerancia intermedia (excepto para *J. pyriformis*). Este patrón ya ha sido registrado para otras especies de encino (Humphrey y Swaine, 1997; López-Barrera *et al.*, 2006; Reynoso y Williams-Linera, 2007), donde el daño foliar por invertebrados es la principal causa de herbivoría para las plántulas de esas especies (Guzmán-Guzmán y Williams-Linera, 2006).

Si bien se consideró un gran número de variables que influyen en el establecimiento inicial de las especies, es probable que algunos factores importantes en el desempeño individual no se hayan considerado. Debido a que el estado de plántula es el más crítico en el desarrollo de una planta, la diferente edad de los individuos al momento de trasplantar pudo ser un factor que tuviera efectos en el desempeño de las especies (Montes-Hernández y López-Barrera, 2013). Para este trabajo, la edad de los individuos varió desde los 10 meses (*U. mexicana*) hasta los 3 años (*O. mexicana*). El conocimiento sobre el establecimiento de especies nativas del BN ayudará a implementar proyectos de restauración en diferentes escenarios. De acuerdo a los resultados, los patrones en el desempeño sugieren que el éxito en su supervivencia y crecimiento depende de las condiciones microambientales y de herbivoría particulares de los sitios de plantación. Finalmente, este trabajo hace hincapié en asegurar que los sitios de plantación ofrezcan cierta protección contra la desecación. Para ello, se deben considerar sitios en remanentes de bosque secundario cuya cobertura de dosel no sea completamente cerrada, y potreros abandonados que cuenten con estrato arbustivo, herbáceo o de pastos de gran altura y algunos árboles aislados.

## 8. Conclusiones

Con excepción de *F. uhdei*, las especies tolerantes a la sombra tuvieron una mayor supervivencia y crecimiento que las especies de tolerancia intermedia, principalmente debajo del dosel de bosque secundario.

Tanto en el bosque secundario como en el potrero abandonado, la exposición a condiciones adversas, ya sea por cobertura de dosel muy cerrado en el primero y ausencia del mismo en el segundo, tiene efectos negativos en el desempeño de las especies.

Aunque presente, la herbivoría tuvo efectos negativos sólo en la supervivencia de las especies. Por lo que hay que considerar este tipo de interacción como un factor potencial limitante en el establecimiento de las especies, principalmente en sitios con condiciones favorables para los insectos.

Con excepción de *J. pyriformis*, todas las especies presentaron potencial para establecerse tanto en el bosque secundario como en el potrero abandonado. Esto sugiere que estas especies de sucesión tardía pueden ser utilizadas en plantaciones de restauración.

## 9. Bibliografía

- Ackerly, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164:165–184.
- Aguilar, C., Martínez, E., y Arriaga, L. 2000. Deforestación y fragmentación de ecosistemas: ¿qué tan grave es el problema en México?. *Biodiversitas*, 30(1): 7-11.
- Alvarez-Aquino, C., Williams-Linera, G. y Newton, A.C. 2004. Experimental Native Tree Seedling Establishment for the Restoration of a Mexican Cloud Forest. *Restoration Ecology*, 12(3): 418-412.
- Alvarez-Aquino, C., Williams-Linera, G. y Pedraza, R.A. 2008. Experiencias sobre restauración ecológica en la región del bosque de niebla del centro de Veracruz. En L.R. Sánchez-Velásquez, J. Galindo-Gomnzález y F. Díaz-Feischer (Eds.), *Ecología, Manejo y Conservación de los Ecosistemas de Montaña en México* (pp. 125-145). México, D.F.: Comisión Nacional para la Biodiversidad, Universidad Veracruzana, Mundi Prensa.
- Atondo-Bueno, E. 2015. Evaluación del desempeño de semillas y plántulas de *Oreomunnea mexicana* introducidas en un bosque de niebla secundario en Veracruz, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz.
- Avendaño-Yáñez, M. d. L., Sánchez-Velásquez, L. R., Meave, J. A. y Pineda-López, M. R. 2015. Can *Pinus* plantations facilitate reintroduction of endangered cloud forest species? *Landscape and Ecological Engineering*. DOI: 10.1007/s11355-015-0277-z.
- Avendaño-Yáñez, M. L., Sánchez-Velásquez, L. R., Meave J. A. y Pineda-López, M. R. 2014. Is facilitation a promising strategy for cloud forest restoration? *Forest Ecology and Management*, 329: 328-333.
- Barone, A.J. y Coley, D.P. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. En M. Guariguata y H.G. Kattán (Eds.), *Ecología y Conservación de bosques neotropicales* (pp. 464-492). Costa Rica: Libro Universitario Regional.
- Basset, Y., Charles, E., Hammond, D.S. y Brown, V.K. 2001. Short-term effects of canopy openness on insect herbivores in a rain forest in Guyana. *Journal of Applied Ecology*, 38: 1045–1058.
- 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. y Kossmann-Ferraz. 1999. Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica*, 31(4): 598-606.
- Benítez-Malvido, J. y Lemus-Albor, A. 2005. The seedling community of tropical rain forest edges and its interaction with herbivores and pathogens. *Biotropica*, 37(2): 301-313.
- Benítez-Malvido, J. y Martínez-Ramos, M. 2013. Long-term performance and herbivory of tree seedlings planted into primary and secondary forests of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 29: 301–311.

- Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M., C. Camargo, J.L. y K. Ferraz, I.D. 2005. Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 397-406.
- Bertacchi, M.I.F., Amazonas, N.T., Brancalion, P.H.S., Brondani, G.E., de Oliveira, A.C.S., de Pascoa, M.A.R. y Rodrigues, R.R. 2016. Establishment of tree seedlings in the understory of restoration plantations: natural regeneration and enrichment plantings. *Restoration Ecology*, 24: 100-108.
- Bormann, F.H., Likens, G.E., Siccama, T.G., Pierce, R.S. y Eaton, J.S. 1974. The export of nutrients and recovery of stable conditions following deforestation at Hubbard Brook. *Ecological Monographs*, 44: 255–277.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66: 682-687.
- Bruijnzeel, L.A., 2001. Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. *Land Use and Water Resources Research*, 1: 1-18.
- Bullock, S.H. 2000. Developmental patterns of tree dimensions in a Neotropical deciduous forest. *Biotropica*, 32: 42–52.
- Buschbacher, R.J., Uhl, C. y Serrão, E.A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. *Journal of Ecology*, 76: 682–699.
- Carabias, J., Arriaga, V. y Cervantes, V. 2007. Las políticas públicas de la restauración ambiental en México: limitantes, avances, rezagos y retos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80(Suplemento): 85-100.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y Agrupación Sierra Madre S.C.
- Challenger, A. y Dirzo, R. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En R. Dirzo, R. González y I.J. March (Comp.), *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio (pp. 37-73). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Clark, D. A. y Clark, D. B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical. Aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical*, 35(suplemento1): 41-54.
- Clark, D.B. y Clark, D.A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree—impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66: 1884–1892.
- Clinton, B.D. 2003. Light, temperature, and soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management*, 186: 243–255.
- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature*, 284: 545-546.

- Coley, P.D. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. En E.G. Leigh Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor (Eds.). *Ecology of a tropical forest seasonal rhythms and long-term changes* (pp. 123-132). USA: Smithsonian Institution Press.
- Coley, P.D. y Aide, T.M. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. En: P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, W.W. Benson (eds). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Nueva York: John Wiley & Sons.
- Coley, P.D. y Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 305-335.
- Coley, P.D., Bryant, J. y Chapin, S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 4728: 895-899.
- CONABIO. 2006. *Capital natural y bienestar social*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- CONABIO. 2010. *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Cruz, A.A., Escobar, S.F., Gerez, F.P., Muñiz C.M.A., Ramírez R.F. y Williams-Linera, G. 2010. Centro de Veracruz. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (ed.). *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*, pp. 80-87. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology*, 72: 1076-1088.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 431-451.
- Denslow, J.S. y Guzman, S. 2000. Variation in stand structure, light and seedling and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 11: 201-212.
- Díaz-Gallegos, J.R., Jean-François, M., y Velázquez Montes, A. 2008. Monitoreo de los patrones de deforestación en el corredor biológico Mesoamericano, México. *Interciencia*, 33(12): 882-890.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En R. Dirzo y J. Sarukhán (Eds.). *Perspectives in plant population ecology* (pp. 141-165). Massachusetts: Sinauer Associates Publishers.
- Dudley, N., Mansourian, S. y Vallauri, D. 2005. Forest Landscape Restoration in Context. En: S. Mansourian, D. Vallauri y N. Dudley (Eds). *Forest Restoration in Landscapes: Beyond Planting Trees* (pp. 3-7). Nueva York, EUA: Springer-WWF International.
- Echeverría, C., Cayuela, L., Manson, R., H. Coomes, D. A., Lara, A., Rey-Benayas, J. M. y Newton, A. C. 2007. Spatial and temporal patterns of forest loss and fragmentation in Mexico and Chile. En A.C. Newton (Ed.), *Biodiversity Loss and Conservation in*

- Fragmented Forest Landscapes: the forests of montane Mexico and temperate South America. UK: Biddles Ltd, King's Lynn.
- Eichhorn, M.P., Nilus, R., Compton, S.D., Hartley, S.E. y Burslem, D.F.R.P. 2010. Herbivory of tropical rain forest tree seedlings correlates with future mortality. *Ecology* 91: 1092–1101.
- Faber-Langendoen, D. 1992. Ecological constraints on rain forest management at Bajo Calima, western Colombia. *Forest Ecology and Management*, 53: 213-244.
- FAO. 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010: Informe principal. Roma: Estudio FAO Montes 163.
- FAO. 2015. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015: Compendio de datos. Roma: Estudio FAO Montes 163.
- FAO. 2016. El estado de los bosques del mundo 2016. Los bosques y la agricultura: desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra. Roma: Estudio FAO Montes 163.
- Flora de Nicaragua. 2009. *Quercus insignis* M. Martens & Galeotti. Missouri Botanical Garden. <<http://www.tropicos.org/Name/13100166>>.
- García, M. E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. México, D.F.: UNAM.
- Gardiner, E.S. y Hodges, J.D. 1998. Growth and biomass distribution of cherrybark oak (*Quercus pagoda* Raf.) seedlings as influenced by light availability. *Forest Ecology Management*, 108: 127–134.
- Givnish, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, 87:193–210.
- Gómez-Pompa, A. y Vázquez-Yanes, C. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálidas húmedas de México. En: A. Gómez-Pompa y S. Del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II (pp. 1-25). Alhambra México.
- González-Espinosa, M., Meave, J.A., Lorea-Hernández, F.G., Ibarra-Manríquez y Newton, A.C. (Eds.). 2011. The Red List of Mexican Cloud Forest Trees. Flora & Fauna International, Cambridge, R.U.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Newton, A. C., Rey-Benayas, J. M., Camacho-Cruz, A., Armesto, J. J., Lara, A., Premoli, A. C., Williams-Linera, G., Altamirano, A., Alvarez-Aquino, C., Cortés, M., Echeverría, C., Galindo-Jaimes, L., Muñoz-Castro, M. A., Núñez-Ávila, M. C., Pedraza, R. A., Rovere, A. E., Smith-Ramírez, C., Thiers, O. y Zamorano, C. 2007. Restoration of forest ecosystems in fragmented landscapes of temperate and montane tropical Latin America. En A.C. Newton (Ed.), *Biodiversity Loss and Conservation in Fragmented Forest Landscapes: the forests of montane Mexico and temperate South America*. UK: Biddles Ltd, King's Lynn.
- Gower, S.T. 1987. Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rican tropical wet forests: a hypothesis. *Biotropica*, 19(2): 171– 175.

- Guariguata, M.R. y Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148: 185-206.
- Guariguata, M.R. y Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. En: Guariguata, M. R. y Kattan, G. H. (Eds.), *Ecología y conservación de bosques tropicales* (pp. 591-623). Costa Rica: Editorial Tecnológica, Libro Universitario Regional.
- Guariguata, M.R., Chazdon, R.L., Denslow, J.S., Dupuy, J.M. y Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*, 132: 107-120.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, y Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3:655-664.
- Gutiérrez, L. y Dorantes, J. 2007. Especies forestales de uso tradicional del Estado de Veracruz. México: Comisión Nacional Forestal, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Universidad de Veracruz.
- Guzmán-Guzmán, J. y Williams-Linera, G. 2006. Edge effect on acorn removal and oak seedling survival in Mexican lower montane forest fragments. *New Forests*, 31:487-495.
- Guzmán-Luna, A. y Martínez-Garza, C. 2016. Performance of 15 tropical tree species recruited or transplanted on restoration settings. *Botanical sciences*, 94(4): 1-17.
- Hamilton, L.S., Juvik, J.O. y Scatena, F.N. 1995. *Tropical Montane Cloud Forests*. New York: Springer Verlag, Ecological Studies 110.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O. y Townshend, J.R.G. 2013. High-resolution global maps 21st-century forest cover change. *Science*, 342(6160): 850-853.
- Hart, J.W. 1988. Light and plant growth. *Topics in plant physiology* 1. Reino Unido: Unwin Hyman.
- Henry, H.A.L. y Aarssen, L. W. 1997. On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos*, 80(3): 575-582.
- Hermis, D. A. y Mattson, W. J. 1992. The dilemma of plants, to grow or to defend. *Quarterly Review of Biology*, 67: 283-335.
- Hogan, K.P. y J.L. Machado. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y medición. En: M. Guariguata y G. Kattan (Eds). *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 119-143). Costa Rica: Editorial Tecnológica, Libro Universitario Regional.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rainforest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 31: 229-242.
- Holl, K.D. y Aide, T.M. 2010. When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management*. doi:10.1016/j.foreco.2010.07.004.

- Holl, K.D., Loik, M.E., Lin, E.H.V. y Samuels, I.A., 2000. Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology*, 8: 339–349.
- Humphrey, J.W. y Swaine, M.D., 1997. Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. II. Insect defoliation of trees and seedlings. *Journal of Applied Ecology*, 34: 585–593.
- Hunt, R. 1990. *Basic growth analysis*. London, United Kingdom: Unwin-Hyman Ltd.
- INEGI, 2015. Carta de uso de suelo y vegetación 1:250 000. Serie V. Veracruz Ignacio de la Llave E14-3. México: Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- INEGI. 2009. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos*.
- Jardel-Peláez, E.J., Cuevas-Guzmán, R., Santiago-Pérez, A.L. y Rodríguez-Gómez, J.M. 2014. Ecología y manejo de los bosques mesófilos de montaña en México. En: M. Gual-Díaz y A. Rendón-Correa (comps.). *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. México, D.F.: CONABIO.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 173-185.
- Khan, M.L. y Tripahi, R.S. 1991. Seedling survival and growth of early and late successional tree species as affected by insect herbivory and pathogen attack in sub-tropical humid forests stands of North-east India. *Acta Oecologica*, 12: 569-579.
- Khurana, E. y Singh, J.S. 2006. Impact of life-history traits on response of seedlings of five tree species of tropical dry forest to shade. *Journal of Tropical Ecology*, 22: 653–61.
- King, D. 1981. Tree dimensions: maximizing rate of height growth in dense stands. *Oecologia*, 51: 351-356.
- King, D. 1990. The adaptive significance of tree height. *American Naturalist*, 135: 809-828.
- Kobe, R.K., Pacala, S., Silander, J. y Canham, C. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications*, 5:517–532.
- Lamb, D. y Gilmour, D. 2003. *Rehabilitation and restoration of degraded forests*. Gland, Suiza: IUCN y WWF.
- Lamb, D., Erskine, P. D. y Parrotta, J. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*, 310: 1628–1632.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. y Pons, T.L. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer.
- Loik, M.E. y Holl, K.D. 1999. Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica. *Restoration Ecology*, 7: 382–391.
- López-Barrera, F., Mason, R.H., González-Espinosa, M. y Newton, A.C. 2006. Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest-edge-exterior gradients. *Forest Ecology and Management*, 225: 234-244.
- Martínez-Garza, C. y Howe, H. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology*, 40: 423-429.

- Martínez-Garza, C. y Howe, H. 2010. Características foliares y tasas vitales de árboles sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 86: 1-10.
- Martínez-Garza, C., Bongers, F. y Poorter, L. 2013. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *Forest Ecology and Management* 303, 35-45.
- Martínez-Garza, C., Osorio-Beristáin, M., Alcalá-Martínez, R., Valenzuela-Galván, D. y Mariano, N. 2016. Ocho años de restauración experimental en las selvas estacionales de México. En: E. Ceccon y C. Martínez-Garza (Eds.). *Experiencias mexicanas en la restauración de ecosistemas* (pp. 385-406). Ciudad de México: UNAM, CONABIO, UAEM.
- Martínez-Garza, C., Peña, V., Ricker, M., Campos, A. y Howe, H. 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.
- Meiners, S.J., Handel, S.N. y Pickett, S.T.A. 2000. Tree seedling establishment under insect herbivory: edge effects and interannual variation. *Plant Ecology*, 151: 161-70.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia*, 28(10): 581-589.
- Meyer, B.S. y Anderson, D.B. 1952. *Plant physiology*. Segunda edición. Nueva York, EUA: D. Van Nostrand Company.
- Millar, C.E., Turk, L.M. y Foth, H.D. 1975. *Fundamentos de la ciencia del suelo*. (Trad. J. Nava). México, D.F.: Compañía Editorial Continental, S.A.
- Moles, A.T. y Westoby, M. 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos*, 106: 193–199.
- Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A. y Leishman, M.R. 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97: 923–932.
- Montagnini, F. 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: Experiences from Latin America. *Interciencia*, 26(10): 498-503.
- Montagnini, F. 2005. Selecting Tree Species for Plantation. En S. Mansourian, D. Valluari y N. Dudley (Eds.), *Forest Restoration in Landscapes: Beyond Planting Trees* (pp. 262-268). New York, EUA: Springer-WWF International.
- Montes-Hernández y López-Barrera, F. 2013. Seedling establishment of *Quercus insignis*: A critically endangered oak tree species in southern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 310: 927-934.
- Montgomery, D.C., y Peck, E.A. 1992. *Introduction to Linear Regression Analysis*. New York: Wiley.
- Moran, E.F., Brondizio, E., Mausel, P. y Wu, Y. 1994. Integrating Amazonian Vegetation, Land-Use, and Satellite Data. *Bioscience*, 44: 329-338.
- Muñiz-Castro, M.A. 2008. Sucesión secundaria y establecimiento de especies arbóreas nativas para restauración de bosque mesófilo de montaña en potreros abandonados

- del centro de Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa-Enríquez, Veracruz.
- Muñiz-Castro, M.A., Williams-Linera, G. y Benítez-Malvido, J. 2015. Restoring montane cloud forest: establishment of three Fagaceae species in the old fields of central Veracruz, Mexico. *Restoration Ecology*, 23(1): 26-33.
- Muñiz-Castro, M.A., Williams-Linera, G. y Martínez-Ramos, M. 2012. Dispersal mode, shade tolerance, and phytogeographical affinity of tree species during secondary succession in tropical montane cloud forest. *Plant Ecology*, 213: 339-353.
- Muñiz-Castro, M.A., Williams-Linera, G. y Rey-Benayas, J.M. 2006. Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 22:431-440.
- Niembro, A., Vázquez, M. y Sánchez, O. 2010. Árboles de Veracruz. 100 especies para la reforestación estratégica. Veracruz, México: Gobierno del Estado de Veracruz, Secretaría de Educación del Estado de Veracruz, Comisión del Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave para la conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución, Centro de Investigaciones Tropicales.
- Ortega-Pieck, A., López-Barrera, F., Ramírez-Marcial, N. y García-Franco, J.G. 2011. Early seedling establishment of two tropical montane cloud forest tree species: the role of native and exotic grasses. *Forest Ecology and Management*, 261: 1336–343.
- Pausas, J.G. y Lavorel, S. 2003. A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 14: 409–416.
- 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 forest*, 26: 83-99.
- Perrow, M.R. y Davy, A.J. 2002. *Handbook of Ecological Restoration*. Cambridge, UK.
- 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.
- Ramírez-Bamonde, E.S., Sánchez-Velásquez, L.R. y Andrade-Torres, A. 2005. Seedling survival and growth of three species of mountain cloud forest in Mexico, under different canopy treatments. *New Forests*, 30: 95–101.
- Ramírez-Marcial, N. 2003. Survival and growth of tree seedlings in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forests. *Journal of Vegetation Science*, 14(6): 881-890.
- 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-Velásquez, J. Galindo-González y F. Díaz-Fleischer (Eds.). *Ecología, Manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México* (pp. 51-72). Mundi Prensa. 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, México. En: M. Kappelle (Ed.), *Ecology and conservation of neotropical montane oak forests* (pp. 177–189). Berlin, Alemania: Springer-Verlag.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y García-Maya, E. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, Mexico. *Agrociencia*, 30: 249–257.
- Ramírez-Marcial, N., Luna-Gómez, A., Castañeda-Ocaña, H., Martínez-Icó, M., Holz, S.C., Camacho-Cruz, A. y González-Espinosa, M. 2012. Guía de propagación de árboles nativos para la recuperación de bosques. ECOSUR.
- Rao, M., Terborgh, J. y Nunñez, P. 2001. Increased herbivory in forest isolates: Implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology*, 15: 624–633.
- Rasiah, V., Florentine, S.K., Williams, B.L. y Westbrooke, M.E. 2004. Soil properties dynamics under abandoned pasture in deforested tropical rainforest in Australia. *Geoderma*, 120: 35–45.
- Reynoso, J.A. y Williams-Linera, G. 2007. Herbivory damage on oak seedlings at the edge of cloud forest fragments. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80: 29-34.
- Román-Dañobeytia, F., Levy-Tacher, S., Perales-Rivera, H., Ramírez-Marcial, N., Douterlungne, D. y López-Mendoza, S. 2007. Establecimiento de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Ecología Aplicada*, 6(1,2): 1-8.
- Rueda, O. 2010. Crecimiento y superviviencia de *Trema micrantha* (L) Blume (Ulmaceae) en la sierra norte de Puebla. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. Xalapa-Enríquez, Ver.
- Ruiz-Guerra, B., Guevara, R., Mariano, N.A. y Dirzo, R. 2010. Insect herbivory covaries with plant regeneration mode: evidence from a Mexican tropical rain forest. *Oikos*, 119: 317-325.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. México: Editorial Limusa.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, 35: 25-44.
- Salgado-Luarte, C. y Gianoli, E. 2010. Herbivory on temperate rainforest seedlings in sun and shade: resistance, tolerance and habitat distribution. *PLoS ONE*, 5(7). doi:10.1371/journal.pone.0011460.
- Sánchez-Ramos, G. y Dirzo, R. 2014. El bosque mesófilo de montaña: un ecosistema prioritario amenazado. En: M. Gual-Díaz y A. Rendón-Correa (comps.). *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. México, D.F.: CONABIO.
- Sánchez-Ramos, G., Dirzo, R. y Balcázar-Lara, M.A. 1999. Especificidad y herbivoría de Lepidoptera sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la reserva de la biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), 78: 103-118.

- Sánchez-Velásquez, L.R. y Pineda-López, M. del R. 2006. Species diversity, structure and dynamics of two populations of an endangered species, *Magnolia dealbata* (Magnoliaceae). *Revista de Biología Tropical* 54(3): 997 – 1002.
- Santos, B.A. y Benítez-Malvido, J. 2012. Insect herbivory and leaf disease in natural and human disturbed habitats: Lessons from early-successional *Heliconia* herbs. *Biotropica*, 44(1): 53-62.
- Simonetti, J.A., Grez, A.A., Celis-Diez, J.L. y Bustamante, R.O. 2007. Herbivory and seedling performance in a fragmented temperate forest of Chile. *Acta Oecologica*, 32: 312-318.
- Singer, F.J. y Schoenecker, K.A. 2003. Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management*, 181: 189–204.
- Smith, A.P., Hogan K.P. y Idol, J.R. 1992. Spatial and Temporal Patterns of Light and Canopy Structure in a Lowland Tropical Moist Forest. *Biotropica*, 24: 503–511.
- Smith, H. 1994. Sensing the light environment: the functions of the phytochrome family (pp. 377-416). En: R. E. Kendrick y G. H. M. Kronenberg (eds). *Photomorphogenesis in plants*. Kluwer, London.
- Society for Ecological Restoration (SER). 2004. *The SER Primer on Ecological Restoration*. Tucson, Society for Ecological Restoration International.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 353-391.
- Swaine, M.D. y Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75: 81-86.
- Thompson, L.M. y Troeh, F.R. 1988. *Los suelos y su fertilidad*. Barcelona, España: Revert S.A.
- Toledo, T. 2009. El bosque de niebla. *Biodiversitas*, 83: 1-6.
- van Andel, J. y Aronson, J. (Eds.), 2006. *Restoration Ecology: The New Frontier*. Blackwell Publishing, Malden, MA.
- van Breugel, M., Bongers, F. y Martínez-Ramos, M. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica*, 35: 610–619.
- Vázquez-Yanes, C., Batis, A.I., Alcocer, M.I., Gual, M. y Sánchez, C. 1999. *Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México.
- Villaseñor, J.L. 2010. *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. México, D.F: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad - Universidad Nacional Autónoma de México.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882–892.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, 199:213-227.

- White, P.S. y Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies for disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany*, 62: 399-450.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70(3): 536-538.
- Williams, M. 2002. *Deforesting the earth: from prehistory to global crisis*. Chicago, Estados Unidos de América: University of Chicago Press.
- Williams-Linera, G. 2012. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología, A.C., Comisión Nacional para la Biodiversidad. Recuperado en: <http://www.inecol.edu.mx/librobosquedeniebla.pdf> [2014, 03 de diciembre].
- Williams-Linera, G. 2015. El bosque mesófilo de montaña, veinte años de investigación ecológica ¿qué hemos hecho y hacia dónde vamos? *Madera y Bosques*, 21(especial): 51-61.
- Williams-Linera, G. y Baltazar, A. 2001. Herbivory on young and mature leaves of one temperate deciduous and two tropical evergreen trees in the understory and canopy of a Mexican cloud forest. *Selbyana*, 22(2): 213-218.
- Williams-Linera, G. y Herrera, F. 2003. Folivory, herbivores, and environment in the understory of a Tropical Montane Cloud Forest. *Biotropica*, 35(1): 67-73.
- Williams-Linera, G., Bonilla-Moheno, M y López-Barrera, F. 2016. Tropical cloud forest recovery: the role of seed banks in pastures dominated by an exotic grass. *New Forests*, DOI 10.1007/s11056-016-9526-8.
- Williams-Linera, G., Dominguez-Gastelú, V. y García-Zurita, M.E. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology*, 12: 1091–1102.
- Williams-Linera, G., López-Barrera, F. y Bonilla-Moheno, M. 2015. Estableciendo la línea de base para la restauración del bosque de niebla en un paisaje periurbano. *Madera y Boques*, 21(2): 89-101.
- Williams-Linera, G., Manson, R. H. e Isunza-Vera, E. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques*, 8: 73-89.
- Williams-Linera, G., Toledo-Garibaldi, M. y Hernández, C. G. 2013. How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico? *Plant Ecology*, 214: 685-701.
- Wold, E. N. y Marquis, R. J. 1997. Induced defense in white oak, effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology*, 78: 1356–1369.
- Wright, S.J. 2000. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130(1): 1-14.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Condit, R. y Hubbell, S. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*, 84: 3174–3185.
- Zangerl, A. R., Hamilton, J. G., Miller, T. J., Crofts, A. R., Oxborough, K., Berenbaum, M. R. y de Lucia, E. H. 2002. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the

sum of its holes. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 99:1088–1091.

Zuur, A.F., Ieno, E.N. y Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 3-14.

## Apéndices

**Apéndice 1.** Especies de BN plantadas en el Rancho “El Equimite” en Coatepec, Veracruz. Se describen sus principales características, la procedencia de su semilla y su edad al momento de la siembra.

Nombre de la especie	Descripción breve	Procedencia	Edad
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh	Árbol de 15-20 m de altura y diámetro de 1 m. Hojas compuestas, con 5 a 9 folíolos, cada hoja compuesta mide entre 7 a 15 cm de largo. Pierde las hojas durante la época fría del año. Se puede encontrar en pastizales ganaderos, orillas de caminos y orillas de ríos. (Gutiérrez y Dorantes, 2007).	Ejido San Pedro, Acajete, Veracruz	1 año y 3 meses
<i>Juglans pyriformis</i> Liebm	Árbol de 10-25 m de altura y diámetro hasta de 90 cm o más. Hojas compuestas por 17-29 folíolos, dispuestas de forma opuesta, algunas veces alternas (Gutiérrez y Dorantes, 2007).	Rancho viejo, Tlaxiahuacán, Veracruz	1 año y 10 meses
<i>Magnolia dealbata</i> A. Vázquez, Domínguez-Yescas & L. Carvajal	Árbol perennifolio de hasta 40 m de altura y diámetro de 0.5 m, tronco recto y copa redondeada o piramidal, ramas delgadas y ascendentes. Hojas simples y alternas. (Niembro <i>et al.</i> , 2010).	Coyopolan, Ixhuacán de los Reyes, Veracruz.	1 año y 2 meses
<i>Oreomunnea mexicana</i> (Standl.)	Árbol de hasta 40 m de altura y diámetro de 1 m, tronco recto y copa alargada y densa, ramas delgadas y ascendentes. Hojas compuestas con folíolos opuestos. Perennifolio. Puede sembrarse en sitios abiertos (Niembro <i>et al.</i> , 2010).	Vivero de Pronatura Veracruz, A.C. Coatepec, Veracruz.	3 años

<i>Quercus germana</i> Schldl. & Cham.	Especie endémica de México. Árbol de hasta 12 m de altura. Es típico del bosque de niebla y también crece en bosques de encino. Individuos de esta especie son muy escasos. Las bellotas son utilizadas como materia prima para artesanías (González-Espinosa <i>et al.</i> , 2011).	El Zapotal, Acajete, Veracruz.	11 meses
<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	Árbol de hasta 30 m de altura, tronco o fuste recto de hasta 1.3 m de diámetro, corteza grisácea y fisurada en forma de costillas paralelas donde habitan diversos líquenes y musgos. Hojas en forma de elipse u obovadas, miden hasta 25 cm de largo y 4-9 cm de ancho, algo tomentosas (con pelos) cuando jóvenes y casi glabras (sin pelos) en la madurez. Debido al gran tamaño de sus bellotas, éstas tienen un uso ornamental (Flora de Nicaragua, 2009; González-Espinosa <i>et al.</i> , 2011).	Rancho Las Bellotas, Huatusco, Veracruz.	2 años, 2 meses
<i>Quercus sartorii</i> Liebm.	Árbol de hasta 18 m de altura. Es típico del bosque de niebla y también crece en bosques húmedos de encino (González-Espinosa <i>et al.</i> , 2011).	Seminario Mayor, Xalapa, Veracruz	2 años, 2 meses
<i>Quercus xalapensis</i> Bonpl.	Árbol hasta de 30 m de altura y diámetro de 45 cm. Ramas jóvenes se encuentran con pequeñas marcas abultadas. Hojas redondeadas hacia la parte media, de forma alargada en general, las puntas son agudas, las hojas son lisas en ambas caras, las nervaduras son salientes (Gutiérrez y Dorantes, 2007).	Seminario Mayor. Xalapa, Veracruz	2 años, 2 meses
<i>Ulmus mexicana</i> (Liebm.) Planch.	Árbol de hasta 87 m de altura y diámetro de hasta 6 m, recto, la copa es redondeada y muy densa, las ramas gruesas y ascendentes. Hojas alternas simples. Cambia su follaje entre noviembre y marzo antes de florecer. Crece a pleno sol (Gutiérrez y Dorantes, 2007).	La Pitaya, Xalapa, Veracruz.	10 meses

**Apéndice 2.** Variables microambientales del bosque secundario y potrero abandonado. Letras diferentes representan diferencias significativas entre tipos de ambiente ( $P < 0.05$ ).

Variables microambientales	Bosque secundario			Potrero abandonado		
	Mínimo	Máximo	Promedio $\pm$ 1DE	Mínimo	Máximo	Promedio $\pm$ 1DE
Suelo desnudo (%)	0.00	62.00	22.24 $\pm$ 12.56	4.00	72.50	21.38 $\pm$ 11.81
Hojarasca (%)	3.00	91.67	43.60 $\pm$ 14.97 <sup>a</sup>	0.00	67.5	9.69 $\pm$ 11.58 <sup>b</sup>
Hierbas (%)	2.67	71.00	27.39 $\pm$ 15.13 <sup>b</sup>	3.00	74.00	39.81 $\pm$ 17.05 <sup>a</sup>
Pastos (%)	0.00	51.25	8.88 $\pm$ 11.37 <sup>b</sup>	0.00	100.00	38.64 $\pm$ 28.32 <sup>a</sup>
Altura de hierbas (cm)	4.50	72.00	30.55 $\pm$ 11.67	6.00	88.00	32.13 $\pm$ 16.75
Altura de pastos (cm)	0.00	75.00	16.61 $\pm$ 14.70 <sup>b</sup>	0.00	163.75	48.47 $\pm$ 32.41 <sup>a</sup>
Cobertura de dosel (%)	12.48	96.33	86.11 $\pm$ 5.92 <sup>a</sup>	8.74	74.01	54.04 $\pm$ 19.04 <sup>b</sup>
Porcentaje de transmitancia de luz (PTL, %)	1.52	11.25	5.15 $\pm$ 3.14 <sup>b</sup>	13.93	87.69	60.26 $\pm$ 19.18 <sup>a</sup>
Temperatura del aire (°C)	16.68	16.86	16.94 $\pm$ 4.74 <sup>b</sup>	17.74	18.27	17.96 $\pm$ 6.26 <sup>a</sup>
Humedad del suelo (%)	37.43	53.29	45.35 $\pm$ 18.85	36.25	66.40	53.00 $\pm$ 19.52
pH de suelo	6.33	6.53	6.43 $\pm$ 0.28	5.96	6.8	6.33 $\pm$ 0.51
Temperatura del suelo (°C)	12.83	19.33	18.63 $\pm$ 4.51 <sup>b</sup>	18.66	22.00	20.67 $\pm$ 5.65 <sup>a</sup>

**Apéndice 3.** Características físicas y químicas del suelo de los cuatro sitios de plantación. Densidad aparente del suelo ( $\text{g/cm}^3$ ), materia orgánica (%), carbono orgánico (%), nitrógeno total (N total; %), carbono total (C total; %), proporción carbono/nitrógeno (C/N), fósforo total (P total; mg/Kg), retención de fósforo (%), fósforo disponible (P Bray-Kurtz; mg/Kg), calcio (Ca; cmol/ Kg), magnesio (Mg; cmol/ Kg), amonio (N-NH<sub>4</sub>; mg/Kg), y nitrato (N-NO<sub>3</sub>; mg/Kg).

<b>Variable</b>	<b>Bosque 1</b>	<b>Bosque 2</b>	<b>Potrero 3</b>	<b>Potrero 4</b>
pH	4.34	4.28	4.27	4.63
Textura	Arcilla	Arcilla	Arcilla	Arcilla
Densidad aparente ( $\text{g/cm}^3$ )	1.39	1.79	1.24	1.36
Materia orgánica (%)	9.12	12.37	8.37	10.33
Carbono orgánico (%)	5.29	7.17	4.85	5.99
N total (%)	0.52	0.65	0.46	0.58
C total (%)	6.1	8.3	6.6	7.5
C/N	12	13	14	13
P total (mg/Kg)	615.52	665.53	450.84	398.58
Retención de P (%)	84.15	97.45	86.13	89.75
P Bray – Kurtz (mg/Kg)	1.68	0.89	2.23	0.66
Ca (cmol/ Kg)	4.06	3.29	2.65	6.06
Mg (cmol/ Kg)	1.25	0.84	1.5	1.84
N-NH <sub>4</sub> (mg/Kg)	0	0	0	0
N-NO <sub>3</sub> (mg/Kg)	19.75	12.38	12.33	19.2

**Apéndice 4.** Matriz de correlaciones de Spearman de las variables microambientales de los sitios de plantación. Los valores en negrita tienen una  $P < 0.05$ . **Dosel:** cobertura de dosel (%). **Hierbas:** cobertura de hierbas (%). **Hojarasca:** cobertura de hojarasca (%). **Desnudo:** suelo desnudo (%). **Pastos:** cobertura de pastos (%). **Alt\_hierbas:** altura de hierbas (cm). **Alt\_pastos:** altura de pastos (cm). **Temp\_suelo:** temperatura del suelo (°C). **Hum\_suelo:** humedad del suelo (%). **PTL:** Porcentaje de transmitancia de luz (%). **Temp\_aire:** temperatura ambiental (°C). **pH\_suelo:** valor de pH tomado en campo.

<b>Variables</b>	Dosel	Hierbas	Hojarasca	Desnudo	Pastos	Alt_hierbas	Alt_pastos	Temp_suelo	Hum_suelo	PTL	Temp_aire	pH_suelo
Dosel	1.000											
Hierbas	<b>-0.410</b>	1.000										
Hojarasca	<b>0.742</b>	<b>-0.531</b>	1.000									
Desnudo	<b>0.112</b>	<b>-0.275</b>	-0.022	1.000								
Pastos	<b>-0.584</b>	<b>0.180</b>	<b>-0.691</b>	<b>-0.326</b>	1.000							
Alt_hierbas	<b>-0.109</b>	<b>0.497</b>	<b>-0.164</b>	<b>-0.210</b>	0.053	1.000						
Alt_pastos	<b>-0.503</b>	<b>0.205</b>	<b>-0.610</b>	<b>-0.351</b>	<b>0.871</b>	<b>0.148</b>	1.000					
Temp_suelo	<b>-0.684</b>	<b>0.358</b>	<b>-0.666</b>	-0.069	<b>0.566</b>	0.072	<b>0.513</b>	1.000				
Hum_suelo	<b>-0.086</b>	<b>0.336</b>	0.022	<b>0.095</b>	<b>-0.202</b>	<b>0.155</b>	<b>-0.243</b>	<b>0.321</b>	1.000			
PTL	<b>-0.699</b>	<b>0.336</b>	<b>-0.627</b>	-0.038	<b>0.428</b>	<b>0.073</b>	<b>0.350</b>	<b>0.678</b>	<b>0.168</b>	1.000		
Temp_aire	<b>-0.679</b>	<b>0.233</b>	<b>-0.710</b>	<b>-0.116</b>	<b>0.667</b>	-0.022	<b>0.640</b>	<b>0.819</b>	0.046	<b>0.648</b>	1.000	
pH_suelo	<b>-0.119</b>	<b>0.333</b>	0.038	<b>0.187</b>	<b>-0.327</b>	<b>0.225</b>	<b>-0.402</b>	0.069	<b>0.649</b>	-0.212	<b>-0.306</b>	1.000