



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**CIDIR
OAXACA**

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA
EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL OAXACA**

BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO

**“REGENERACIÓN DE UNA SELVA ALTA PERENNIFOLIA, EN EL
BAJO MIXE, OAXACA, UTILIZANDO PLANTACIONES DE *Pinus
caribaea* var. *hondurensis* COMO FACILITADORAS”**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y
APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

PRESENTA:

JONÁS ÁLVAREZ LÓPEZTELLO

DIRECTOR:

DR. RAFAEL FELIPE DEL CASTILLO SÁNCHEZ

SANTA CRUZ XOXOCOTLÁN, OAXACA, MÉXICO 2014



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 30 del mes de enero del 2014 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada: "Regeneración de una selva alta perennifolia, en el Bajo Mixe, Oaxaca, utilizando plantaciones de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* como facilitadoras"

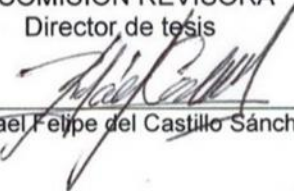
Presentada por el alumno:

Álvarez Apellido paterno	Lópeztello materno	Jonás nombre(s)							
Con registro:			A	1	2	0	0	3	1

aspirante al grado de: **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

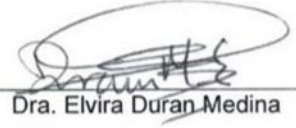
LA COMISION REVISORA
Director de tesis



Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez




Dr. Migue Angel Briones Salas



Dra. Elvira Duran Medina



Dr. Aniceto Rodolfo Solano Gomez



Dra. Demetria Martha Mondragon Chaparro

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO



Dr. Rafael Pérez Pacheco



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACION PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 30 del mes enero del año 2014, el (la) que suscribe Álvarez Lópezello Jonás, alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro A120031, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez y cede los derechos del trabajo titulado: “Regeneración de una selva alta perennifolia, en el Bajo Mixe, Oaxaca, utilizando plantaciones de *Pinus caribaea var. hondurensis* como facilitadoras”, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: posgradoax@ipn.mx ó peto_810@hotmail.com, Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


Álvarez Lópezello Jonás



RESUMEN.

Los bosques tropicales o selvas altas perennifolias, son uno de los ecosistemas terrestres más diversos y proporcionan una gran variedad de servicios ambientales. Sin embargo son uno de los ecosistemas más degradados y amenazados a nivel mundial. Evaluamos el papel de las plantaciones forestales de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* como facilitadoras en la regeneración de un bosque tropical húmedo en sitios previamente ocupados por sabanas en la planicie costera del Golfo de México. La regeneración de especies de árboles jóvenes del sotobosque fue evaluada en dos plantaciones de pino con características edáficas contrastantes y de edad, una sabana y un bosque tropical húmedo. La diversidad, densidad y área basal de árboles jóvenes fue evaluada en veinticuatro parcelas circulares en cada sitio. Los resultados muestran evidencia de que las plantaciones exóticas de pino facilitan el establecimiento, en su mayoría de árboles jóvenes de bosque tropical húmedo y su riqueza de especies es comparable a la observada en el bosque tropical húmedo. En contraste la sabana parece inhibir el establecimiento de árboles jóvenes tanto de bosque tropical húmedo como de sabana basado en su baja densidad área basal y riqueza de especies. Además este estudio muestra evidencia del origen secundario de la sabana. A pesar de esto, las plantaciones de pino pueden romper la inhibición causada por la sabana y regresar la trayectoria sucesional hacia un bosque tropical húmedo.

Palabras clave: *Pinus caribaea*, regeneración natural, plantaciones forestales, Oaxaca, restauración, sabana.

ABSTRACT.

Tropical rain forests are the most diverse of terrestrial ecosystems and provide a great variety of environmental services. However they are one of the most degraded and endangered worldwide. We evaluated the role of forest plantations of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* as facilitators in the regeneration of tropical rain forest in sites previously occupied by savannas in the Gulf of Mexico coastal plain. The regeneration of understory sapling species was evaluated in two pine plantations with contrasting soil properties and age, a savanna and a tropical rain forest. The sapling diversity, density, and basal area were measured in twenty four circular plots in each site. Results show evidence that exotic pine plantations facilitate the establishment of saplings mostly of tropical rain forest, and their sapling species richness is comparable to that observed in the tropical rain forest site. Contrastingly, the savanna appears to inhibit the establishment of saplings of both tropical rain forest and savanna based on their low density, basal area, and species richness. Furthermore, this study shows evidence of the secondary origin of the savanna. Despite this, pine plantations may break the inhibition caused by the savanna and return the successional trajectory towards a tropical rain forest.

Key words: *Pinus caribaea*, natural regeneration, forest plantations, Oaxaca, savanna, restoration.

AGRADECIMIENTOS.

Al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA) del Instituto Politécnico Nacional (IPN).

Al Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez, por dirigir esta tesis, por su constante apoyo, por sus comentarios para mejorar el trabajo y sobre todo por sus enseñanzas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico brindado (beca 266682) para la realización de mis estudios de Maestría, así mismo quiero dar gracias al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI-IPN), por el apoyo económico brindado mediante el proyecto 20131425: Biodiversidad vegetal y sus interacciones con el humano en sistemas forestales del sur de México.

Al Ing. Forestal Marco Aurelio Mathus Morales por el apoyo y la ayuda brindada durante la realización del proyecto.

Al Biólogo Raúl Rivera García, por su ayuda en campo y en la elaboración del polígono de “La Sabana”.

A Gabriel García Sabino, Macedonio García Sabino, Rafaela Lorenzo Martínez, Didiel García Lorenzo y a Víctor Manuel García Lorenzo, por su ayuda y hospitalidad durante la realización del trabajo de campo.

A los miembros del comité tutorial, de la comisión revisora y jurado de examen: Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez, Dr. Miguel Ángel Briones Salas, Dra. Elvira Durán Medina, Dr. Rodolfo A. Solano Gómez, Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro y M. en C. Sonia Trujillo Argueta.

A mis amigos de toda la vida y a mis compañeros del pasillo # 2 del Posgrado.

DEDICATORIA.

*A MIS PADRES:
EUSTACIO ÁLVAREZ GARCÉS Y ROSALÍA LÓPEZTELLO TÉLLEZ
POR SU APOYO INCONDICIONAL EN TODO MOMENTO DE MI VIDA
CON CARIÑO Y ADMIRACIÓN.*

*A BET:
POR SU PACIENCIA Y AMOR.*



ÍNDICE.	
PÁGINA	
RESUMEN.	i
ABSTRACT.	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
DEDICATORIA	iv
ÍNDICE DE FIGURAS.	vii
ÍNDICE DE TABLAS.	ix
CAPITULO I.	1
REVISIÓN DE LITERATURA.	2
a) Características generales de las selvas altas perennifolias.	2
b) Distribución de la selva alta perennifolia en México.	3
c) Distribución de la selva alta perennifolia en Oaxaca.	4
d) Deforestación de las selvas altas perennifolias.	5
e) Fragmentación de selvas altas perennifolias.	8
f) Regeneración de selvas altas perennifolias.	9
g) Efecto de la distancia en la regeneración.	10
h) Sucesión secundaria y el modelo de facilitación.	11
i) El papel de los pinos como facilitadores en la restauración ecológica.	12
j) <i>Pinus caribaea</i> .	14
k) Características generales de <i>Pinus caribaea</i> .	15
l) Ecología de <i>Pinus caribaea</i> .	15
m) <i>Pinus caribaea</i> var. <i>hondurensis</i> .	17
DESCRIPCIÓN GENERAL DEL SITIO DE ESTUDIO.	18
TIPO DE MANEJO DEL SITIO DE ESTUDIO.	22
LITERATURA CITADA.	27
CAPITULO II.	33
Regeneration of native tropical forests with non-native species plantations through facilitation: tropical rain forest or savanna forest?	34
Introduction	34
Material and Methods	40
Study area	40
Evaluation of understory woody regeneration	41
Statistical analysis	42
Results	43
Species composition and diversity of saplings established underneath the vegetation	43
Structure of vegetation across the sites	44
Successional role, dispersion mechanism and stratum	46

ÍNDICE (Continuación).	PÁGINA
Density of saplings among plantations	46
Discussion	46
Conclusions	51
References	52
CAPITULO III.	69
CONCLUSIONES GENERALES.	70
ANEXOS.	72

ÍNDICE DE FIGURAS.	PÁGINA
FIGURAS CAPITULO I.	
Figura 1. Localización del sitio de estudio.	21
Figura 2. Vegetación encontrada (sabana), previo al establecimiento de las plantaciones.	24
Figura 3. Desmonte manual de la vegetación para aprovechamiento y establecer las plantaciones de pino.	24
Figura 4. Leña de encino utilizada como combustible.	25
Figura 5. Rebrote de gramíneas después de incendiada “La Sabana”.	25
Figura 6. Vista general del vivero No.1 con 5, 000,000 de plantas en 1974.	26
Figura 7. Desmonte de la vegetación nativa, para el cultivo de maíz.	26
FIGURAS CAPITULO II.	
Figure 1. Map of the study area showing the 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest.	57
Figure 2. Number of tropical rain forest and savanna species (1-20 cm <i>dbh</i>) in each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest.	58
Figure 3. Species richness per unit area (mean \pm 1 S.E.) in each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest. According to Tukey (HSD) test ($P < 0.0001$). Different letters above bars indicate significant differences among sample groups.	59
Figure 4. Density of saplings (1-20 cm <i>dbh</i>) of tropical rain forest and savanna (mean \pm 1 S.E.) in each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest. According to Tukey (HSD) test ($P < 0.0001$). Different letters above bars indicate significant differences among sample groups.	60
Figure 5. Basal area (mean \pm 1 S.E.) of saplings of tropical rain forest and savanna (1-20 cm <i>dbh</i>) in each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest. According to Tukey (HSD) test ($P < 0.0001$). Different letters above bars indicate significant differences among sample groups.	61
Figure 6. Number of saplings species (1-20 cm <i>dbh</i>) of tropical rain forest: by a) sucesional role, b) principal dispersion mechanism and c) strata, in each site: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest.	62
Figure 7. Density of saplings (early and late successional species) of tropical rain forest (1-20 <i>dbh</i>) in two plantations of pine with contrasting soil characteristics. Bars represent \pm 1 standard error.	63

ÍNDICE DE FIGURAS (Continuación).	PÁGINA
FIGURAS ANEXOS	
Figura 1. Esquema del trazado de las líneas y de la distribución de las parcelas en campo.	72
Figura 2. Vista aérea de la construcción de caminos, desmonte y apertura de cepas en 1974.	73
Figura 3. Construcción de caminos en 1974.	73
Figura 4. Labores de fumigación en los viveros.	74
Figura 5. Transporte de los pinos en cajas para su posterior plantación.	74
Figura 6. Enmacetamiento.	75
Figura 7. Siembra de semillas.	75
Figura 8. Torre de observación para prevención y control de fuego.	76
Figura 9. Plantación de pinos de La Sabana a los dos años de edad.	76
Figura 10. Estado de la plantación efectuada en 1976 (edad 5 años).	77
Figura 11. Situación de la plantación hacia 1982.	77
Figura 12. Camino principal y la plantación de pinos a los 7 años de edad.	78
Figura 13. Estado actual (2012) de las plantaciones de pino en La Sabana.	78
Figura 14. Uso de las especies de árboles tropicales para la construcción de viviendas.	79

ÍNDICE DE TABLAS.**PÁGINA**

Table 1. Soil characteristics before and after the establishment of plantations	65
Table 2. Number of species and individuals. Shannon-Wiener diversity index and evenness. For each site studied (1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest).	65
Table 3. Sorensen similarity index and the number of common sapling species (Show in parenthesis) for each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest	66
Appendix. List of saplings species (1-20 cm <i>dbh</i>) found in the understory, in each site studied. Relative Importance Value (IV_{REL}), strata, successional stage and principal dispersal mechanism in each site studied.	67
Appendix. (Continued).	68
“Anexos” Tabla 1. Especies encontradas durante la realización de los muestreos de la vegetación, con el nombre común de la especie.	80



CAPITULO I.
REVISIÓN DE LITERATURA.



REVISIÓN DE LITERATURA.

a) Características generales de las selvas altas perennifolias.

Las selvas altas perennifolias (Miranda y Hernández 1963) o bosques tropicales húmedos son los ecosistemas terrestres más antiguos, diversos y ecológicamente complejos (Whitmore 1997); probablemente sostienen más de la mitad de todas las formas de vida del planeta (Norman 1984). Su distribución geográfica está prácticamente restringida a las zonas tropicales húmedas.

En México las características más sobresalientes de estos ecosistemas son las siguientes: (a) se desarrollan comúnmente en altitudes entre 0 y 1000 m, aunque en algunas partes de Chiapas asciende hasta 1500 m s. n. m.; (b) la temperatura media anual es mayor a los 20°C, pero rara vez supera los 26°C; (c) la precipitación media anual varía entre 1500 y 3000 mm, aunque en algunas zonas esta sobrepasa los 4000 mm; (d) de acuerdo con la modificación de la clasificación climática de koeppen para México (García 1981), los climas correspondientes son del tipo Am para la mayor parte de su distribución, Af para las porciones más húmedas, Cw para las más frescas y Aw para las más secas; (e) aunque más frecuentemente ligadas con calizas que con cualquier otro tipo de roca en México las selvas altas perennifolias no parecen tener notables preferencias por un substrato geológico determinado (Rzedowski 1978) y (f) se encuentran en las vertientes y planicies del Golfo: Suroeste de Campeche, Tabasco, norte de Chiapas, Veracruz (hasta la Huasteca Potosina), norte de Oaxaca y sobre la vertiente del Pacífico en la región del Soconusco (Miranda Hernández 1963).



En las selvas altas perennifolias predominan por lo general árboles siempre verdes de más de 30 m de altura y con cierta frecuencia alcanzan los 50 o 60 m (Rzedowski 1978), como en los casos de *Guatteria anomala*, *Ceiba pentandra*, *Swietenia macrophylla*, *Terminalia amazonia* y *Ulmus mexicana* (Pennington y Sarukhán 2005).

Las variantes de este tipo de selva son muy numerosas y se caracterizan por la tendencia a dominar de alguno de sus componentes, como en los llamados caobales, ramonales, guapacales, etc. Las zonas con abundante agua o inundables se caracterizan por la presencia de determinadas especies arbóreas que dependen de la permanencia y movimiento del agua: los amates (*Ficus* spp.) y jinicuiles (*Inga* spp.) predominan a la orilla de ríos; el macayo (*Andira galeottiana*), a orilla de arroyos, en terrenos que se cubren de agua, pero no son fangosos, el aplo de agua o maca (*Vochysia guatemalensis*); en orillas y vegas inundables con movimiento de agua durante la inundación, el macuelis o rosa morada (*Tabebuia pentaphylla*); en orillas bajas y fangosas de ríos y lagunas que se inundan con frecuencia, el zapote de agua o guacta (*Pachira acuatica*) (Miranda y Hernández 1963).

b) Distribución de la selva alta perennifolia en México.

La selva alta perennifolia está distribuida en México en la vertiente del Golfo desde la intersección de los estados de Puebla, Oaxaca y Veracruz, y se prolonga en forma de un dedo por el lado oriental de la presa Miguel Alemán hacia la zona baja de Tuxtepec, Oaxaca; de ahí se ensancha en buena parte de la cuenca



media del río Papaloapan, hasta alcanzar por un lado la costa, cerca del puerto de Coatzacoalcos y por otro lado cruza el límite entre Veracruz y Oaxaca en el centro del istmo de Tehuantepec en la zona de los Chimalapas; a partir de este punto la selva queda limitada tierra adentro por las montañas del norte de Chiapas hasta una altitud de 600 a 1300 m y hacia la planicie costera por las zonas inundables de Tabasco, con una prolongación hasta la laguna del Carmen; la selva alta perennifolia se interna por la selva lacandona en Guatemala (Pennington y Sarukhán 2005).

También se presenta un área aislada de selva alta perennifolia en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, separada de la zona principal por la parte seca que crea el macizo montañoso de Los Tuxtlas en la zona de Jaltipan y Hueyapan de Ocampo, Veracruz; la selva alta perennifolia en este macizo montañoso queda limitada a unos 600 o 900 m de altitud. En la vertiente del Pacífico, el área de selva alta perennifolia está restringida a una delgada franja entre los 200 y 900 m en la sierra de Soconusco, en el sur de Chiapas, de donde se interna a Guatemala por la zona al norte de Tapachula, Chiapas (Pennington y Sarukhán 2005).

c) Distribución de la selva alta perennifolia en Oaxaca.

Debido a su amplia superficie y sobre todo a la diversidad de ambientes que posee como resultado de su accidentada topografía, el estado de Oaxaca cuenta prácticamente con todos los tipos de vegetación citados por Rzedowski (1978) para la República Mexicana, desde el árido matorral xerófilo en la región de la Cañada hasta la lluviosa selva tropical perennifolia en su porción de la planicie



costera del Golfo de México (Flores y Manzanero 1999). En el estado de Oaxaca la selva alta perennifolia se extiende en una faja continua desde el límite NE con Chiapas hasta la presa Miguel Alemán, y ocupa las partes de baja altitud en los distritos de Juchitán, Mixe, Choapan y Tuxtepec; también se localizan pequeños manchones en la Sierra Madre del Sur y cerca de los límites de las Lagunas Chacahua y Pastoría (Flores y Manzanero 1999).

La precipitación es superior a los 2000 mm con bajo promedio de meses secos, o bien, con precipitaciones menores pero con distribución relativamente homogénea de la lluvia a lo largo del año, cabe señalar que, en la porción que se encuentra en la vertiente del Pacífico las precipitaciones son menores y de distribución más irregular; la temperatura media anual es superior a los 20°C y los climas predominantes son Af y Am en la vertiente del Golfo y Aw₂ en la vertiente del Pacífico (Flores y Manzanero 1999).

En la porción del Golfo por lo general los suelos son rojos, pardos y amarillentos ferruginosos profundos de textura fina a media, de buen drenaje y la alta capacidad para almacenar agua fisiológicamente aprovechable para las plantas durante todo el año, aunque en porciones de las faldas de las montañas se presentan suelos calizos, someros de rápido drenaje y fuerte pendiente. En la vertiente del Pacífico los suelos tienden a ser someros y de rápido drenaje (Flores y Manzanero 1999).



La vegetación es densa y dominada por arboles mayores a 30 m de altura, siempre verdes que se ramifican en el extremo superior. Algunas de las especies más características son *Terminalia amazonia*, *Calophyllum brasiliense*, *Vochysia hondurensis*, *Sweetia panamensis*, *Dialium guianense*, *Pouteria unilocularis*, *Ceiba pentandra*, *Zuelania guidonia* y *Scheelea liebmannii*, a la orilla de los ríos abundan *Andira galeottiana* y *Pachira acuatica* (Campos *et al.* 1992); acompañadas de: *Ampelocera hottlei*, *Aspidosperma megalocarpon*, *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba*, *Cochlospermum vitifolium*, *Cordia alliodora*, *Gliricidia sepium*, *Manilkara zapota*, *Miroxylon balsamum*, *Mirandaceltis monoica*, *Piscidia communis*, *Protium copal*, *Pouteria zapota*, *Rinorea guatemalensis*, *Sapindus saponaria*, *Schizolobium parahybum*, *Simiria salvadorensis*, *Sterculia apetala* , *Sterculia mexicana*, *Swietenia macrophylla*, *Tabebuia rosea*, *Vatairea lundelli* y los géneros: *Pouteria*, *Ceiba*, *Ficus*, *Cedrela*, *Trophis*, *Inga*, *Heliocarpus*, *Capraria*, *Stemmadenia*, *Piper*, *Boheneria*, *Guarea*, *Quararibea*, *Rinorea*, *Ardisia*, *Sabal*, *Acrocomia*, *Randira*, entre otros (Flores y Manzanero 1999).

d) Deforestación de las selvas altas perennifolias.

Las selvas húmedas sufrieron un proceso de deforestación extenso y acelerado durante el siglo pasado a nivel mundial y actualmente la tasa promedio anual de deforestación se estima en un 2% (FAO 2010). Para México estos ecosistemas permanecieron prácticamente intactos hasta la década de los 40's cuando se iniciaron las políticas de colonización y producción agropecuaria en los trópicos (Challenger *et al.* 2009), pero a partir de la década de 1960 la deforestación tubo un drástico aumento, asociado con varios programas



económicos inducidos por el gobierno (De Jong *et al.* 2000); así durante la década de los ochenta el 75% de la deforestación ocurrió en las selvas altas perennifolias (Guevara 2004, Hughes *et al.* 2000). De su extensión original, de aproximadamente 18 millones de hectáreas, hacia el año 2002 solo persistían 3.15 millones de hectáreas de la vegetación primaria. La tasa de deforestación de estas selvas es la más alta en México, correspondiente a una pérdida anual de 2.6% en el periodo 1976-1993, y de 1.3% anual en el periodo 1993-2002 (Challenger *et al.* 2009).

La dramática pérdida de áreas cubiertas por vegetación primaria en la zona tropical de México, se intensificó durante este último cuarto de siglo cuando la deforestación de las selvas mexicanas, causada sobre todo por la expansión de la ganadería, diezmo las extensiones cubiertas por vegetación primaria de las selvas (Pennington y Sarukhán 2005). Un claro ejemplo de la acelerada deforestación de las selvas tropicales es el análisis hecho en la región de los Tuxtlas Veracruz en donde de 1967 a 1986 la vegetación se redujo en un 56% (Dirzo y García 1992).

En la región de Tuxtepec, Oaxaca, durante el siglo pasado se deforestó e inundó una considerable superficie de terrenos para controlar las inundaciones de la zona y para producir energía eléctrica mediante las presas conocidas como “Cerro de Oro” y “Temazcal”, así como para el reacomodo de los pobladores afectados por dichas construcciones. En la región del Papaloapan el 41% de la vegetación de la región se encuentra perturbada, sobre todo por la agricultura



(19%) de cultivos comerciales de caña de azúcar y el acelerado avance de espacios para la ganadería bovina (21%), los cuales han ocasionado la fragmentación de amplias zonas en la región que anteriormente estaban ocupadas por selva alta perennifolia (Ortega *et al.* 2010).

e) Fragmentación de selvas altas perennifolias.

Una consecuencia inmediata de la deforestación es la disminución de la cobertura vegetal y la fragmentación de la vegetación original en parches, los cuales traen como resultado el deterioro de dicha vegetación y de las comunidades existentes en ella. La fuerte deforestación de selvas podría ocasionar la mayor pérdida de diversidad biológica del planeta (Turner y Corlett, 1996); así mismo con la deforestación y fragmentación se ocasiona la pérdida de funciones del ecosistema y la desaparición de los recursos naturales (Bawa *et al.* 2004, Chazdon 2003).

En la actualidad muchos paisajes en regiones tropicales cálidas húmedas se caracterizan por la presencia de fragmentos de selva cuyo tamaño con frecuencia es menor a 100 hectáreas y están esparcidos en una matriz de pastizales ganaderos, tierras agrícolas, huertos frutícolas y bosques secundarios, (Guevara 2004, Laurance *et al.* 2004). Los sitios deforestados y usados por varios años para actividades agropecuarias son a menudo abandonados en condiciones de una degradación severa (Turner y Corlett 1996).



El futuro de las selvas húmedas depende cada vez más de la distribución, extensión, dinámica y conservación de los remanentes de éstas (Daily *et al.* 2001), de ahí el interés de estudiar la importancia que juegan estos remanentes en los procesos de sucesión y restauración ecológica (Chazdon 2003, Laurance y Bierregard 1997), así como el desarrollo de técnicas que permitan restaurar estos ecosistemas con el uso de vegetación nativa (Hobbs y Harris 2001).

f) Regeneración de selvas altas perennifolias.

Las selvas tienden a recuperarse después de haber sido perturbadas, a este proceso se le conoce como regeneración. Este mecanismo de recuperación es diferente, variable y depende del ecosistema (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985). Durante la recuperación de las selvas se observan distintas fases de regeneración (se entiende como regeneración al proceso natural de remplazo de un conjunto de árboles, que han llegado a la etapa madura, por otros en una unidad de espacio y tiempo definidos) (Martínez-Ramos 1994); con el tiempo estas comunidades pueden llegar a ser estructural y florísticamente semejantes a los bosques originales y en muchas otras ocasiones llegan a conformar una vegetación totalmente diferente a la cual se le conoce como acahual (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2007).

En la regeneración de selvas altas perennifolias participan varios componentes de la comunidad como son: lluvia de semillas, banco de semillas y dispersión de semillas y algunos factores como son: luminosidad, materia orgánica (hojarasca), humedad y pH del suelo (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Martínez-Ramos y



Soto-Castro 1993, Martínez-Ramos y Gómez-Pompa 1985); así mismo la diversidad de especies de estos ecosistemas y su estructura es el resultado de eventos que ocurren en los primeros estadios (semilla, plántula y juvenil), debido a que estos se caracterizan por una alta mortalidad de especies; las especies que sobreviven en los primeros estadios reemplazan a los árboles adultos (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993).

g) Efecto de la distancia en la regeneración.

Se ha sugerido que un factor importante que impide la recuperación de los bosques tropicales es la limitada dispersión de las semillas (Aide y Cavalier 1994, Nepstad *et al.* 1990, Holl 1999, Zimmerman *et al.* 2000). En los bosques tropicales la abundancia y diversidad de semillas que se dispersan en sitios abiertos y la velocidad de la sucesión secundaria está relacionada con la distancia a la fuente de propágulos a los sitios fragmentados (Guevara *et al.* 1992, Montagut 1996, Holl 1999, Cubiña y Aide 2001, del Castillo y Ríos 2008). La colonización de parches aislados por especies pioneras puede ser rápida, sin importar la distancia a las fuentes externas de semillas (Grashof-Bokdam 1997).

Por el contrario, la colonización de muchas especies características de etapas tardías en la sucesión es lenta en parches distantes ya que se dispersan a tasas muy bajas, debido a la baja producción de semillas y las tasas de dependencia con vertebrados dispersores que evitan el cruce en espacios abiertos (Clark *et al.* 1998, Sutherland *et al.* 2000). En algunos estudios recientes se ha demostrado que la dispersión de semillas está mucho más reducida a distancias mayores



(entre 5 y 10m), de la fuente de propágulos, pero las semillas pequeñas o de dispersión anemófila (dispersadas por el viento) y las que son dispersadas por algunas especies de animales, pueden recorrer grandes distancias (Cubiña y Aide 2001, Holl 1999, Finegan y Delgado 2000).

h) Sucesión secundaria y el modelo de facilitación.

La sucesión se define como el proceso natural de remplazo de un conjunto de especies o secuencia de asociaciones vegetales que han llegado a una etapa madura, por otras en una unidad de espacio y tiempo definidos.

Uno de los mecanismos de sustitución propuestos es el modelo de facilitación (Connell y Slatyer 1977) entre especies a lo largo del gradiente sucesional, lo que conlleva a un cambio temporal en la composición específica de una comunidad (Gómez-Aparicio *et al.* 2008). Este modelo consiste en que las especies sucesionales de estadios tempranos pueden establecerse, dominar y modificar el ambiente, y así permitir la entrada de otras especies, las cuales dominan y modifican el ambiente de tal manera que suprimen a las primeras, lo cual faculta la invasión y crecimiento de otras especies (Connell y Slatyer 1977).

La facilitación ha sido reconocida como una fuerza importante en la estructuración de las comunidades vegetales naturales (Bertnes y Callaway 1994). Recientemente, la restauración se ha propuesto como un mecanismo ecológico que podría ser aprovechado como una herramienta para la restauración de la vegetación nativa, en especial para ambientes severos y muy perturbados



(Halpern *et al.* 2007, Padilla y Pugnaire 2006, Young *et al.* 2005). Las interacciones positivas son comunes entre las plantas y tienen efectos importantes en la diversidad, estructura y dinámica de las comunidades (Bertnes y Callaway 1994, Callaway 1995, Pugnaire *et al.* 1996). Los mecanismos de facilitación pueden ser directos o indirectos. Algunos ejemplos de estos son la acumulación de nutrientes, el incremento de sombra por el dosel, la disminución de las perturbaciones, la protección de los herbívoros de algunas especies, el aumento de las visitas de los polinizadores, atrayentes de animales dispersores de semillas, mejora en las micorrizas y los microorganismos del suelo. (Bertnes y Hacker 1994, Bruno *et al.* 2003, Callaway 1995, Callaway 1997).

En este contexto, la presencia de especies pioneras, es decir, aquellas que dependen de las condiciones de alta luz en sitios talados o en claros naturales muy grandes, que comparten características, tales como la producción de numerosas semillas pequeñas, crecimiento muy rápido y una longevidad relativamente corta (Martínez-Ramos *et al.* 1988); y de etapas intermedias, capaces de modificar el ambiente, tanto biótico como abiótico, es clave para poner en marcha el proceso sucesional y favorecer su progresión hacia comunidades más maduras, lo que permitirá la recuperación de buena parte de la vegetación existente antes de la perturbación (Connell y Slatyer 1977).

i) El papel de los pinos como facilitadores en la restauración ecológica.

Uno de los retos de la restauración ecológica consiste en encontrar especies nativas que puedan establecerse y generen las condiciones adecuadas para la



sucesión secundaria. Algunos estudios señalan que los pinos son especies adaptadas a estadios sucesionales tempranos, por ser especies pioneras, heliófitas, colonizadoras de espacios abiertos y tener la capacidad de invadir hábitats con prolongada influencia humana (Richardson y Bond 1991, Richardson 1998, Richardson y Rundel 1998), son capaces de liberar cada año una gran cantidad de semillas, lo cual, incrementa la probabilidad de invasión solo por un efecto de masa (grandes cantidades de semillas liberadas) (Richardson y Brown 1986, Richardson y Higgins 1998), sus pequeñas semillas son diseminadas por el viento y se establecen rápidamente, aun en suelos pobres, gracias a sus bajos requerimientos nutricionales, tienen una rápida tasa de crecimiento, madurez temprana, alta fecundidad y una dispersión rápida (Rejmánek y Richardson 1996), además poseen mayor resistencia a la sequía que las plántulas de otros árboles, muestran una gran variedad de adaptaciones ecológicas, por ejemplo, en la diversidad de características para hacer frente al fuego, la habilidad de sobrevivir en plantaciones pequeñas y la facilidad de rápido crecimiento de sus poblaciones (Richardson y Rundel 1998, Richardson 1998).

Estudios recientes han demostrado que los pinos son algunas de las primeras especies (árboles) en aparecer en las primeras etapas sucesionales tras el abandono de las tierras de cultivo, un ejemplo de esto, es el del bosque mesófilo de montaña en algunas zonas neotropicales de Mesoamérica (del Castillo y Blanco-Macías 2007), en otros estudios sobre el banco y dispersión de semillas en bosques templados, se han encontrado distintas densidades de semillas en diferentes etapas sucesionales dominando en todas ellas las semillas de especies



pioneras (del Castillo y Ríos 2008, Ramírez-Marcial *et al.* 1992). Todo el problema en general representa un campo muy fértil para futuras investigaciones, sin embargo la estrategia más efectiva de restauración debe tener en cuenta simultáneamente todos los obstáculos posibles en la regeneración (Holl *et al.* 1999).

j) *Pinus caribaea.*

México posee la mayor riqueza de especies del género *Pinus*, donde se reconoce que la mayoría de ellas son endémicas (Mirov 1967, Euguiluz-Piedra 2012, Styles *et al.* 1993, Mabberley 1997). Las especies de *Pinus* spp., ocupan cerca del 10% del territorio nacional (Palacio-Prieto *et al.* 2000) y representan el principal recurso de la industria forestal del país (Challenger y Caballero 1998), además de tener importantes funciones ecológicas en los ecosistemas, como lo son el proporcionar comida y hábitat para algunas especies de animales (Richardson y Rundel 1998).

Pinus caribaea, es un pino tropical que crece de manera natural en bajas elevaciones, su área de distribución natural es una serie de poblaciones aisladas; se distribuye desde las Bahamas, Cuba, Nicaragua, Honduras, Belice, Guatemala y México (Lamb 1973, Plumptre 1984) y se considera una especie con status de vulnerable (Richardson y Rundel 1998).

**k) Características generales de *Pinus caribaea*.**

Pinus caribaea, es un árbol de 20 a 35 metros de altura, aunque puede alcanzar hasta los 45 metros, con un diámetro de 50 a 90 cm, las ramas usualmente no forman verticilos regulares, hay tendencia a ramas gruesas en algunas poblaciones locales, además posee pequeñas ramas multimodales, las hojas crecen en fascículos de tres acículas, excepcionalmente aparecen dos o cuatro, los conos maduran entre junio y julio alcanzan un tamaño entre 6 y 12 cm de largo, aunque pueden alcanzar más de 14 cm (Fors y Reyes 1974). Las semillas son angostamente ovoides de 6 mm o más de largo, grisáceas ocre o pardas, generalmente moteadas; las alas son de color pardo claro hasta oscuro siempre rayadas desigualmente (Zaldívar-Solís *et al.* 2008).

l) Ecología de *Pinus caribaea*.

Pinus caribaea crece de manera natural desde el nivel del mar hasta los 700 m y ocasionalmente hasta 1000 m en Centroamérica (a medida que aumenta la elevación, esta especie se entremezcla con *Pinus oocarpa* la cual eventualmente la reemplaza por completo), con una precipitación que oscila entre los 160 mm y 1800 mm y la temperatura media anual oscila entre los 12 y 34°C (Plumptre 1984, Anoruo y Berlyn 1992).

Se desarrolla sobre suelos arenosos derivados de rocas graníticas en la Planicie Costera del norte y centro de Belice, al igual que en algunas regiones de Petén, en Guatemala (Bartlett 1935, Lundell 1940). A pesar de que esta especie crece mejor en suelos fértiles puede crecer bien en tierras erosionadas y con



escasos nutrimentos, en suelos de intensamente ácidos a ligeramente ácidos (pH de 4.5 a 6.5), aunque puede llegar a crecer en suelos con un pH por arriba de 7.0; también suele desarrollarse en suelos poco profundos pero bien drenados derivados de pizarras y areniscas, y también en suelos lateríticos derivados de rocas ígneas con $\text{pH} < 5$ (Anoruo y Berlyn 19929); aunque ciertas propiedades físicas del suelo tales como el mal drenaje, nivel freático cercano a la superficie, poca profundidad efectiva (< 80 cm), puede limitar el crecimiento de esta especie (Ortega-Baldizón 1987); se ha demostrado que texturas gruesas, baja retención de humedad y escasa precipitación han desencadenado la muerte en plantaciones de esta especie en Venezuela (Márquez *et al.* 2011).

Mientras la mayoría de las coníferas viven en climas fríos del Norte, *Pinus caribaea* es cultivada en muchas islas montañosas del Caribe (Richardson y Rundel 1998). Se distribuye desde las Bahamas, a través de Cuba hacia Belice, Honduras y Nicaragua donde llega al extremo más meridional de los pinos de Norteamérica. Esta especie raramente se comporta como invasora (probablemente por poseer semillas pesadas), aunque sí lo ha hecho en algunas zonas de Nueva Caledonia y Australia (Richardson y Higgins 1998).

Pinus caribaea está bien adaptada al fuego lo que sugiere una co-evolución con los incendios causados por los rayos de manera natural (Richardson 1998), e incluso se ha propuesto que el fuego sería necesario para su mantenimiento, debido a que en algunas zonas *Pinus caribaea* forma parte de las sabanas



afectadas por fuegos frecuentes, aunque los fuegos prescritos raramente se utilizan en su gestión debido a la dificultad en su control (Agge 2000).

Por muchos años existió gran confusión en cuanto a su taxonomía; sin embargo Barrett y Golfari (1962), dieron solución al problema, al subdividir la especie en tres variedades, las cuales poseen características fenológicas y de distribución propias: *Pinus caribaea* var. *hondurensis* se distribuye desde las planicies costeras de Belice y partes del Mountain Pine Ridge, hasta las tierras bajas del este de Honduras y el noreste de Nicaragua (Farjon y Styles 1997) y en México se localiza en pequeños manchones aislados en el estado de Quintana Roo (Macario-Mendoza *et al.* 1998, Dvorak *et al.* 2005), *Pinus caribaea* var. *bahamensis* se encuentra en Las Bahamas y en las Islas Turcos y Caicos y *Pinus caribaea* var. *caribaea* en Cuba occidental y en la Isla de la Juventud (Farjon y Styles 1997).

m) *Pinus caribaea* var. *hondurensis*.

Pinus caribaea var. *hodurensis* es la especie de pino más plantada en las regiones tropicales y subtropicales (Anouro y Berlyn 1992). En los años 80 se estima que la tasa de plantación era de cerca de 90,000 hectáreas anuales y está actualmente presente en más de 65 países (Lamb 1973). Aproximadamente el 80% de las plantaciones se han realizado con la variedad *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (Anouro y Berlyn 1992).



En muchos lugares donde crece este pino, la alfombra de agujas (acículas) en el suelo se considera valiosa para la protección de la superficie ya que evita la erosión del suelo (Borota 1971, Lamb 1973, Plumptre 1984).

Estudios recientes en plantaciones de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* de 4, 7, 10, 12 y 15 años de edad, en una sabana de Vichada Colombia, (Cortés-Pérez *et al.* 2005), se han hallado cambios y modificaciones sustanciales en la composición florística, la fisonomía y estructura de las especies; los principales cambios son: disminución en el número de gramíneas y ciperáceas y la aparición de cuatro niveles de vegetación (herbáceo, arbustivo, arbolito y arbóreo). En una sabana nativa con plantaciones de *Pinus caribaea* en Venezuela (Gómez *et al.* 2008), se encontró una mayor actividad microbiana, así como una mayor cantidad contenido de carbono orgánico total (C.O.T.) en el suelo. En Sri Lanka (sureste de la India en Asia), algunos investigadores demostraron que *Pinus caribaea* var. *hondurensis* puede ayudar a la restauración de bosques tropicales, esto sugiere que estas plantaciones establecidas en la década de los 80's pueden servir de facilitadoras para la regeneración de la vegetación nativa de algunas especies de árboles (*Dipterocarpus zeylanicus*, *Mesua ferrea*, *Shorea disticha*, *S. megistophylla* y *S. trapezifolia*) que tienen la capacidad de establecerse bajo las plantaciones (Ashton *et al.* 1997, Tomimura 2008, Parrotta 1995).



DESCRIPCIÓN GENERAL DEL SITIO DE ESTUDIO.

La zona de estudio es La Sabana, decretada como área natural protegida con carácter de reserva ecológica estatal (2007), con una extensión de 2,050 hectáreas. Se encuentra enclavada en la Sierra Mixe en el municipio de San Juan Cotzocón en el estado de Oaxaca, entre Tuxtepec y Matías Romero a 38 km de Matías Romero (entronque con la carretera transístmica), entre los 17°22' y 17°26' de latitud norte y 95°23' y 95°27' de longitud oeste (**Figura 1**) (Fierros, 1998).

De acuerdo al sistema de clasificación climática de Koopen modificado por García (1987) el clima es cálido con régimen de lluvias en verano Am (w) (i) g; la temperatura media anual oscila entre los 25°C, con una precipitación de 2300 mm, con una época seca en los meses de enero a abril (menos de 60 mm mensuales); la altitud varía por lo general de 100 a 300 m. (Zamora-Serrano y Reyes-Carmona 1977).

Los suelos son Luvisoles de origen sedimentario, los depósitos superficiales de los que derivan los suelos son de origen coluvial y aluvial con materiales metamórficos y sedimentarios, sin descartar los materiales de tipo volcánico. El horizonte superficial (A) es delgado y presenta una gran cantidad de rocas, su contenido de materia orgánica es bajo; este horizonte no siempre es evidente porque ha sido deslavado por la erosión, el color es pardo, pardo amarillento o pardo rojizo con una gran pedregosidad de hasta el 90%; los horizontes inferiores (B) son profundos y presentan frecuentemente películas arcillosas, manchas y



concreciones de óxido de fierro, el pH es de 4.5 a 5.2, y la pendiente varía de 8 a 30 por ciento (Zamora-Serrano y Reyes-Carmona 1977, Fierros 1989).

El contenido de materia orgánica varía entre 2.66 y 0.008%, el pH es fuertemente ácido (4.5 a 5.0) y ácido (5.1 a 5.5), el contenido de nitrógeno total es bajo y se encuentra entre 0.024 y 0.122%, la capacidad de intercambio catiónico se encuentra entre 2.65 y 8.69 meq/100g, el contenido de potasio varía entre 280 y 35 kg/ha. Y el contenido de fósforo varía entre 17 y 60 kg/ha, el drenaje es lateral y extremadamente rápido esto dado por la topografía (Zamora-Serrano y Reyes-Carmona 1977).

La vegetación según Miranda y Hernández (1963) corresponde a la siguiente: a) sabana con árboles aislados de encinos (*Quercus oleoides* y *Quercus sororia*) nanche (*Byrsonima crassifolia*), y tachion (*Curatella americana*); entre las gramíneas más comunes destacan los géneros *Paspalum* sp. y *Fimbristilis* sp.; y b) selva alta perennifolia con peinecillo (*Terminalia amazonia*), Ocú (*Calophyllum brasiliense*) y Apompo (*Pachira acuatica*) (Zamora-Serrano y Reyes-Carmona 1977, Fierros 1989) y c) plantaciones de *Pinus caribaea* var. *hondurensis*.

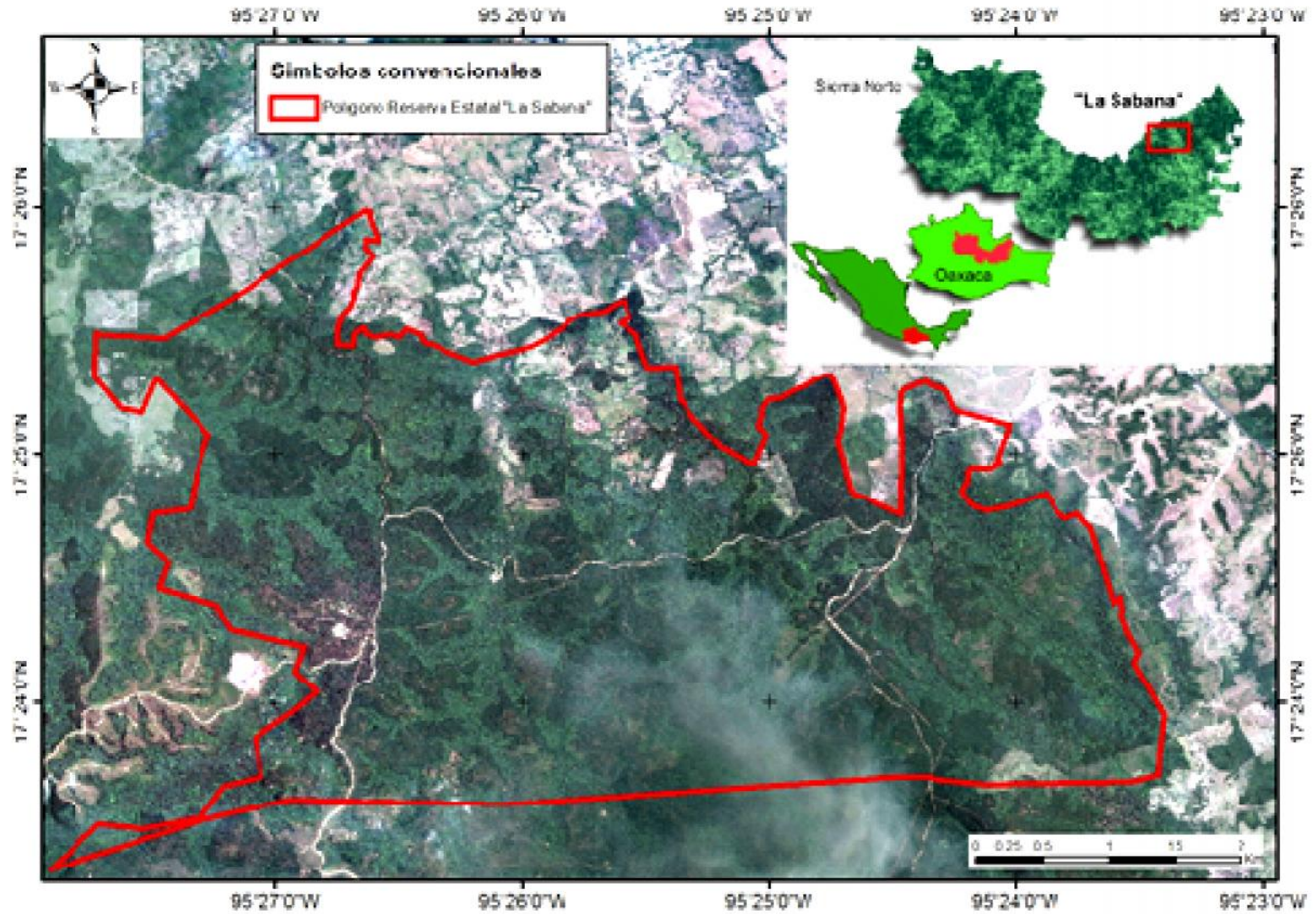


Figura 1. Localización del sitio de estudio.

TIPO DE MANEJO DEL SITIO DE ESTUDIO.

Con el propósito de obtener información, en relación al tipo de vegetación previa que existió antes de realizarse las plantaciones de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* y al manejo que se le dio al sitio de estudio (La Sabana) al momento de realizarse las plantaciones, se realizaron entrevistas a profundidad a algunos de los pobladores de María Lombardo y Arroyo Carrizal, quienes han habitado en este lugar desde mediados del siglo pasado (50's) y finalmente se revisaron y tomaron fotografías de los archivos históricos de La Sabana.

A mediados y finales de la década de los 50s el Gobierno Federal expropió el predio Zihualtepec de 18,648 hectáreas de selva tropical del municipio de San Juan Cotzocón en el Bajo Mixe, para reacomodo de las familias afectadas por la construcción del vaso de la presa "Presidente Miguel Alemán", de las cuales los terrenos conocidos como sabana (**Figura 2**) no fueron aceptados por los reacomodados por considerarse terrenos no aptos para uso agropecuario, por lo que quedaron como propiedad federal bajo resguardo de la extinta Comisión del Papaloapan (comunicación personal).

Los terrenos conocidos como la sabana con algunos encinos (*Quercus* spp.) aislados, habían sido desmontados de forma manual años antes para utilizarlos en la construcción de viviendas, postes de luz y como combustible (leña y carbón) (**Figura 3 y 4**). Otra característica de estos terrenos es que eran incendiados todos los años con el fin de que las gramíneas rebrotaran (**Figura 5**) y que los mamíferos pequeños como: temazates (*Mazama* sp.), armadillos



(*Dasypus* sp.), jabalís (*Sus* sp.), etc. forrajearan en el sitio y de esta manera pudieran ser cazados fácilmente por los habitantes de María Lombardo (comunicación personal).

En 1974 el predio conocido como la sabana, fue transferido a la empresa paraestatal Fábricas de Papel Tuxtepec, S.A. (FAPATUX) para el desarrollo de plantaciones forestales comerciales (**Figura 6**). Durante el periodo de 1975 a 1985 FAPATUX estableció 1,500 hectáreas de plantación con pinos tropicales; las otras 550 hectáreas eran cañadas cubiertas de selva. FAPATUX desarrollo programas de mantenimiento, protección y vigilancia de la plantación al tiempo que estableció más plantaciones de pinos tropicales en las comunidades de: Jaltepec de Candoyac, Santa María Puxmetacán, La Trinidad, Santiago Tutla y San Isidro Lagunas. Por mandato presidencial (1982), la plantación de pinos la sabana lleva el nombre de Ing. Jorge L. Tamayo (comunicación personal).

De 1986 a 1990 FAPATUX realizo el aprovechamiento forestal de la mayor parte de la superficie plantada en el predio la sabana. La madera (celulosa o pulpa) se utilizó para la fabricación de papel. De 1988 a 1993 FAPATUX realizó a su vez una replantación de las áreas aprovechadas. Por cambios de políticas FAPATUX transfirió el predio la sabana al Gobierno del estado de Oaxaca en 1994; en este mismo periodo personas ajenas se internaron a la sabana causando daños a la selva y a la plantación, para el establecimiento de ganadería, agricultura principalmente de maíz (**Figura 7**) y

cultivo de café, se estima que la superficie afectada a la fecha (2012) es de aproximadamente 300 hectáreas (comunicación personal).



Figura 2. Vegetación encontrada (sabana), previo al establecimiento de las plantaciones.



Figura 3. Desmonte manual de la vegetación para aprovechamiento y establecer las plantaciones de pino.



Fotografía: Jonás Álvarez Lópezello

Figura 4. Leña de encino utilizada como combustible.



Fotografía: Jaime Escárpita Herrera

Figura 5. Rebrote de gramíneas después de incendiada “La Sabana”.



Figura 6. Vista general del vivero No.1 con 5, 000,000 de plantas en 1974.



Figura 7. Desmonte de la vegetación nativa, para el cultivo de maíz.

**LITERATURA CITADA.**

- AGEE, J. K. 2000. ii Fire and pine ecosystems. *Ecology and biogeography of Pinus*, 193.
- AIDE, T. M. & CAVELIER, J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, 2, 219-229.
- ALVAREZ-BUYLLA, E. R. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree-an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology*, 275-290.
- ANORUO, A. O. & BERLYN, G. P. 1992. Caribbean Pine in Sustainable Tropical Forestry: Distribution, Taxonomy, Ecology, Biotechnology and Silvics. *Journal of Sustainable Forestry*, 1, 1-23.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. & MANDUJANO, S. 2007. Efectos de la fragmentación sobre la composición y la estructura de un bosque tropical lluvioso mexicano. *Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. INBio, Costa Rica*, 199-216.
- ASHTON, P., GAMAGE, S., GUNATILLEKE, I. & GUNATILLEKE, C. 1997. Restoration of a Sri Lankan rainforest: using Caribbean pine *Pinus caribaea* as a nurse for establishing late-successional tree species. *Journal of applied ecology*, 915-925.
- BARRETT, W. & GOLFARI, L. 1962. Descripción de dos nuevas variedades del "Pino de Caribe" (*Pinus caribaea* Morlet). *Carrubb. For*, 23, 59-71.
- BARTLETT, H. H. 1935. *A Method of Procedure for Field Work in Tropical American Phytogeography Based Upon a Botanical Reconnaissance in Parts of British Honduras and the Peten Forest of Guatemala, Etc. (Botany of the Maya Area: Miscellaneous Papers. I. Preprinted from Carnegie Institute of Washington Publication No. 461.)*.
- BAWA, K. S., KRESS, W. J., NADKARNI, N. M. & LELE, S. 2004. Beyond paradise—meeting the challenges in tropical biology in the 21st century. *Biotropica*, 36, 437-446.
- BERTNESS, M. D. & CALLAWAY, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191-193.
- BERTNESS, M. D. & HACKER, S. D. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist*, 363-372.
- BOROTA, J. 1971. A preliminary volume table for *Pinus caribaea*. Silvics. Res. Note 17. Dar es Salaam, Tanzania: Ministry of Natural Resources and Tourism, Forest Division.
- BRUNO, J. F., STACHOWICZ, J. J. & BERTNESS, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119-125.
- CALLAWAY, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61, 306-349.



- CALLAWAY, R. M. & WALKER, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958-1965.
- CAMPOS VILLANUEVA, A., CORTÉS, L., DÁVILA, P., GARCIA, A., REYES, J., TORIZ, G., TORRES, L. & TORRES, R. 1992. Plantas y flores de Oaxaca. *Cuadernos del Instituto*.
- CLARK, J. S., MACKLIN, E. & WOOD, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, 68, 213-235.
- CONNELL, J. H. & SLATYER, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 1119-1144.
- CORTÉS-PÉREZ, F., DEL, H., DUEÑAS-GÓMEZ, C. & CARDOZO, H. 2005. Cambios en la vegetación de sabana ocasionados por la plantación de *Pinus caribaea* en Vichada-Colombia. *Revista Acad. Colomb. Cienc*, 29, 69-84.
- CUBIÑA, A. & AIDE, T. M. 2001. The Effect of Distance from Forest Edge on Seed Rain and Soil Seed Bank in a Tropical Pasture1. *Biotropica*, 33, 260-267.
- CHALLENGER, A. & CABALLERO, J. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad Mexico.
- CHALLENGER, A., DIRZO, R., LÓPEZ, J. C., MENDOZA, E., LIRA-NORIEGA, A. & CRUZ, I. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. *Capital natural de México*, 2, 37-73.
- CHAZDON, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 51-71.
- DAILY, G. C., EHRLICH, P. R. & SANCHEZ-AZOFEIFA, G. A. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological applications*, 11, 1-13.
- DE JONG, B. H., OCHOA-GAONA, S., CASTILLO-SANTIAGO, M. A., RAMÍREZ-MARCIAL, N. & CAIRNS, M. A. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29, 504-511.
- DEL CASTILLO, R. & BLANCO-MACÍAS, A. 2007. Secondary succession under a slash-and-burn regime in a tropical montane cloud forest: soil and vegetation characteristics. *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes. Evidence from the forests of montane Mexico and temperate South America*, 158-180.
- DEL CASTILLO, R. & RIOS, M. P. 2008. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 24, 433.
- DIRZO, R. & GARCIA, M. C. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6, 84-90.



- DVORAK, W., HAMRICK, J. & GUTIÉRREZ, E. 2005. The origin of Caribbean pine in the seasonal swamps of the Yucatan. *International Journal of Plant Sciences*, 166, 985-994.
- EGUILUZ PIEDRA, T. 2012. Clima y distribución del género *Pinus* en México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 7.
- FAO 2010. Global Forest Resources Assessment. 2010. *Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma*.
- FARJON, A. & STYLES, B. 1997. *Pinus* (Pinaceae), Flora Neotropica Monograph 75. *The New York Botanical Garden, Bronx, New York, USA*.
- FIERROS, G. 1989. *Site quality, growth and yield and growing space occupancy by plantations of Pinus caribaea var. hondurensis in Oaxaca, México*. Ph. D. Thesis. New Haven, Yale University, Conn. pp5-15, 62-110 y 168-197pp.
- FINEGAN, B. & DELGADO, D. 2000. Structural and Floristic Heterogeneity in a 30-Year-Old Costa Rican Rain Forest Restored on Pasture Through Natural Secondary Succession. *Restoration Ecology*, 8, 380-393.
- FLORES, A. & MANZANERO, G. 1999. Los tipos de vegetación del estado de Oaxaca. *Sociedad y Naturaleza de Oaxaca*, 3, 7-45.
- FORS Y REYES, A. J. 1947. Manual de selvicultura. *La Habana*.
- GARCÍA, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. *Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. México (DF): Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México*.
- GÓMEZ-APARICIO, L., ZAMORA, R., CASTRO, J. & HÓDAR, J. A. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science*, 19, 161-172.
- GÓMEZ-POMPA, A. & VÁZQUEZ-YANES, C. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, 2, 1-25.
- GÓMEZ, Y., PAOLINI, J. & HERNÁNDEZ, R. M. 2008. Sustitución de la sabana nativa con plantaciones de *Pinus caribaea* (Pinaceae) en Venezuela: efecto sobre parámetros indicadores de cambios en el carbono del suelo. *Revista de Biología Tropical*, 56, 2041-2053.
- GRASHOF-BOKDAM, C. 1997. Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science*, 8, 21-28.
- GUEVARA, S. 2004. *Los tuxtlas: el paisaje de la sierra*, Instituto de Ecología.
- GUEVARA, S., MEAVE, J., MORENO-CASASOLA, P. & LABORDE, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3, 655-664.
- HALPERN, B. S., SILLIMAN, B. R., OLDEN, J. D., BRUNO, J. P. & BERTNESS, M. D. 2007. Incorporating positive interactions in aquatic restoration and conservation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 153-160.
- HOBBS, R. J. & HARRIS, J. A. 2001. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology*, 9, 239-246.



- HOLL, K. D. 1999. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, Microclimate, and Soil. *Biotropica*, 31, 229-242.
- HOLL, K. D., LOIK, M. E., LIN, E. H. & SAMUELS, I. A. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology*, 8, 339-349.
- HUGHES, R. F., KAUFFMAN, J. B. & JARAMILLO, V. J. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological applications*, 10, 515-527.
- LAMB, A. 1973. *Pinus caribaea*. Vol. 1. Fast growing timber trees of the lowland tropics. *Comm. For. Inst. Oxford*.
- LAURANCE, W. F. & BIERREGAARD, R. O. 1997. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, University of Chicago Press.
- LAURANCE, W. F., OLIVEIRA, A. A., LAURANCE, S. G., CONDIT, R., NASCIMENTO, H. E., SANCHEZ-THORIN, A. C., LOVEJOY, T. E., ANDRADE, A., D'ANGELO, S. & RIBEIRO, J. E. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature*, 428, 171-175.
- LUNDELL, C. L. 1940. *The 1936 Michigan-Carnegie botanical expedition to British Honduras*, Carnegie Institution of Washington.
- MABBERLEY, D. 1997. *The Plant Book. A portable dictionary of the vascular plants*. Cambridge university press Cambridge.
- MACARIO MENDOZA, P., TORRES PECH, S. & CABRERA CANO, E. 1998. Estructura y Composición de una Comunidad con *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (Senecl.) Barr. y Golf., en el Estado de Quintana Roo, Mexico. *Caribbean Journal of Science*, 34, 50-57.
- MÁRQUEZ, O., HERNÁNDEZ GIL, R., FRANCO, W. & VISÁEZ, F. 2011. Factores edáficos y estado nutricional de plantaciones de *Pinus caribaea* en relación a la muerte regresiva, en Uverito, Estado Monagas. *Venesuelos*, 2, 15-18.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54, 179-224.
- MARTINEZ-RAMOS, M., ALVAREZ-BUYLLA, E., SARUKHÁN, J. & PINERO, D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *The Journal of Ecology*, 700-716.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. & GARCÍA-ORTH, X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80, 69-84.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. & GÓMEZ-POMPA, A. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, 2, 191-239.
- MARTINEZ-RAMOS, M. & SOTO-CASTRO, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio*, 107, 299-318.



- MIRANDA, F. & HERNÁNDEZ, X. E. 1963. *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*, Colegio de Postgraduados, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos.
- MIROV, N. T. 1967. The genus pinus. *The genus Pinus*.
- MONTAGUT, R. G. 1996. *Establishment of three rain forest species along riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, Mexico*. Harvard University.
- NEPSTAD, D., UHL, C., SERRAO, E. A. & ANDERSON, A. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil. *Alternatives to deforestation: steps towards sustainable use of the Amazon rain forest.*, 215-229.
- NORMAN, M. 1984. *The primary source: tropical forests and our future*.
- ORTEGA BALDIZÓN, H. 1987. Factores edáficos y topográficos que determinan la calidad de sitio en plantaciones jóvenes de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* en Pavones, Turrialba, Costa Rica.
- ORTEGA, D., SÁNCHEZ, G., SOLANO, C., HUERTA, M., MEZA, V. & GALINDO-LEAL, C. 2010. Áreas de Conservación Certificadas en el Estado de Oaxaca. Mexico City, Mexico: WWF/CONAPSEMARNAT.
- PADILLA, F. M. & PUGNAIRE, F. I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 196-202.
- PALACIO-PRIETO, J. L., BOCCO, G., VELÁZQUEZ, A., MAS, J.-F., TAKAKI-TAKAKI, F., VICTORIA, A., LUNA-GONZÁLEZ, L., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, G., LÓPEZ-GARCÍA, J. & PALMA, M. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Investigaciones Geográficas*, 43, 183-203.
- PARROTTA, J. A. 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science*, 6, 627-636.
- PENNINGTON, T. D. & SARUKHÁN, J. 2005. *Arboles Tropicales de Mexico. Manual Para Identificación de Las Principales Especies*, UNAM.
- PLUMPTRE, R. 1984. *Pinus caribaea*. Vol. 2. Wood properties. *Trop. For. Pap., Commonw. For. Inst., Oxford*, 148.
- PUGNAIRE, F. I., HAASE, P. & PUIGDEFABREGAS, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 1420-1426.
- RAMÍREZ-MARCIAL, N., GONZÁLEZ-ESPINOSA, M. & QUINTANA-ASCENCIO, P. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana*, 20, 59-75.
- REJMÁNEK, M. & RICHARDSON, D. M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1655-1661.
- RICHARDSON, D. & BROWN, P. 1986. Invasion of mesic mountain fynbos by *Pinus radiata*. *S. AFR. J. BOT./S.-AFR. TYDSKR. PLANTKD.*, 52, 529-536.
- RICHARDSON, D. & HIGGINS, S. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. *Ecology and biogeography of Pinus*, 450-473.



- RICHARDSON, D. M. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*, 12, 18-26.
- RICHARDSON, D. M. & BOND, W. J. 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *American Naturalist*, 639-668.
- RICHARDSON, D. M. & RUNDEL, P. W. 1998. Ecology and biogeography of Pinus: an introduction. *Ecology and biogeography of Pinus*, 3-46.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*, Editorial Limusa.
- STYLES, B. T., RAMAMOORTHY, T., BYE, R., LOT, A. & FA, J. 1993. Genus Pinus: a Mexican purview. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution.*, 397-420.
- SUTHERLAND, E. K., HALE, B. J. & HIX, D. M. 2000. Defining species guilds in the Central Hardwood Forest, USA. *Plant Ecology*, 147, 1-20.
- TOMIMURA, C. 2008. Natural succession in Caribbean pine plantations in Sri Lanka. *Tropical Resources: Bulletin of the Yale Tropical Resources Institute*, 27, 35-42.
- TURNER, I. & T CORLETT, R. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 330-333.
- WHITMORE, T. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, 3-12.
- YOUNG, T., PETERSEN, D. & CLARY, J. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology letters*, 8, 662-673.
- ZALDÍVAR SOLÍS, Á., BONILLA VICHOT, M. & ZALDÍVAR MANCHA, Y. 2008. Los pinos cubanos (I parte). *Foresta*, 80-86.
- ZAMORA SERRANO, C. & REYES CARMONA, R. 1977. ESTUDIO DE UNA SABANA DE MONTAÑA LOCALIZADA EN LAS ESTRIBACIONES DE LA SIERRA MADRE DEL SUR. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2.
- ZIMMERMAN, J. K., PASCARELLA, J. B. & AIDE, T. M. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*, 8, 350-360.



CAPITULO II.

**Regeneration of native tropical forests with non-native species plantations
through facilitation: tropical rain forest or savanna forest?**



Regeneration of native tropical forests with non-native species plantations through facilitation: tropical rain forest or savanna forest?

Introduction

Two of the most typical lowland tropical biomes across the world are the savannas and the tropical rain forests. Both vegetation types are contrastingly different in both physiognomy and composition. Savannas are mixed tree-grass systems characterized by a discontinuous tree canopy in a continuous grass layer (Bourlière & Hadley 1970, House *et al.* 2003, Scholes & Archer 1997). In contrast, tropical rain forests are characterized by a dense tree cover, with high diversity of trees, lianas, and epiphytes (Whitmore 1990). Usually the savannas occur in a drier and more seasonal climate than the tropical rain forests, which are characteristic of a warm and humid climate and an almost even distribution of rainfall through the year (Bourlière 1983, Woodward *et al.* 2004). In several regions of the world, however, tropical rain forests and savannas occur adjacently and apparently under similar climatic, topographic and edaphic conditions (Askew *et al.* 1970, Beard 1953, Pennington & Sarukhán 2005). In the Mexican Gulf of Mexico plain coast the factors determining both vegetation types are uncertain. Historic and ecological factors, anthropogenic or non-anthropogenic have been advocated. The savannas are probably a consequence of the retreat of the last glaciers on the vegetation of the Mexican Gulf of Mexico plain coast (Gómez-Pompa 1978, Pennington *et al.* 2000, Sarukhán 1968). Also, edaphic factors may favor the establishment of savannas



(Askew *et al.* 1970, Beard 1953, Bourlière 1983, Sarmiento 1984). This vegetation type is usually associated with poorly drained soils, and plain topography (Miranda 1975, Miranda & Hernández 1963, Pennington & Sarukhán 2005, Rzedowski 1978). The anthropic origin of savannas has been claimed by several authors (Gómez-Pompa 1978, Kellman 1984, Sarmiento 1984).

Recurrent fires and agricultural activities could induce this vegetation type (Rzedowski 1978, Sarukhán 1968). The possibility that these two vegetation types results from different paths in the dynamics of the vegetation in low land tropical areas induced by contrasting intensities of Human intervention is particularly interesting. If true, this possibility could open an alternative way of tropical rain forest regeneration in areas formerly occupied by savannas.

Exploring this possibility is particularly important since tropical rain forests are one of the most threatened biomes of the world and of great conservational concern, because of its great biodiversity and impact on climate. These forests are enormous carbon reservoirs and hydrologic systems (*e.g.* Jordan 1985). The tropical rain forest area has declining dramatically in the last decades (*e.g.* Laurance & Bierragard 1997). As such, restoration of tropical rain forests is a major challenge for restoration of native ecosystems.

Tropical rain forest regeneration depends largely on its ability to disperse their seeds from nearby source areas and colonize or recolonize a site. It has been suggested that a major factor preventing the recovery of tropical forests is seed dispersal limitation (Aide & Cavelier 1994, Nepstad *et al.* 1990, Zimmerman *et*



al. 2000). Dispersal is much reduced at distances greater from forest borders, but the small seeds of some wind and animal dispersed species can travel greater distances (Cubiña & Aide 2001, Finegan & Delgado 2000, Holl 1999). Some of the principal factors that have been identified as the main constraints in the regeneration of degraded lands are scarce nutrients, soil compaction, deficiency or excess humidity, high solar radiation and competition with grasses and ferns (Nepstad *et al.* 1990).

Facilitation has been recognized as an important structuring force in natural plant communities (Bertnes & Callaway 1994). Recently, restoration has been proposed as an ecological mechanism which could be exploited as a tool for restoration of native vegetation particularly for severe and highly disturbed environments (Halpern *et al.* 2007, Padilla & Pugnaire 2006, Young *et al.* 2005). Positive interactions are common among plants and have important effects on the diversity, structure and dynamics of communities (Bertnes & Callaway 1994, Callaway 1995, Pugnaire *et al.* 1996). Facilitation mechanisms can be direct or indirect. Some examples are as the nutrients accumulation, shade casting by the canopy, improving disturbance, or protection from herbivores by some species, increased visits from pollinators, animal attracting seed dispersers and improve mycorrhiza and soil microorganisms (Bertnes 1994, Bruno *et al.* 2003, Callaway 1995, Callaway 1997).

One major constraint for tropical forest regeneration is that many tropical species cannot regenerate in recently disturbed areas (Aide *et al.* 1995, Ashton



et al. 2001, Holl 1999, Turner & Corlett 1996). These areas need to be colonized first by pioneer species which habitat modifications facilitate the establishment of such species (Connell & Slatyer 1977). Therefore, exploring which species can function as facilitators is crucial for restoration. Recent studies have shown that facilitator species do not need to be necessarily native (Simberloff & Von Holle 1999, Rodriguez 2006). Ecologically equivalent species serve similar functions in different communities, and an ecological surrogate species can be used as a substitute for an equivalent species in a community (Gitay *et al.* 1996). Such species can be a viable alternative if they grow at a faster rate than native pioneer species and cannot become re-established after planted. Furthermore, the exploitation of such species can be an extra benefit to the local people.

Many species can facilitate the recovery of the original vegetation in degraded areas. It has been reported that the forest plantations with native or exotic species can be used as catalyzers of natural succession in tropical sites (Ashton *et al.* 2001, Carnevale 2002, Cusack 2004, Lugo 1997, Parrotta 1995, Parrotta *et al.* 1997). However the amount of native woody vegetation that becomes established in a plantation can depend upon the species of the planted tree (Carnevale & Montagnini 2002, Otsamo 2000, Parrotta *et al.* 1997). Possible explanations of the variable effects of plantation species include differences in attractiveness to frugivorous dispersers (Parrotta 1995, Wunderle Jr. 1997), differences in the canopy shading (Guariguata *et al.* 1995, Fimbel & Fimbel 1996), and different rates of nutrient cycling (Toky & Sinhh 1993, Parrotta, 1999).



The process of facilitation is also species selective. Only certain species of the pool of seeds that may arrive at a site previously colonized by facilitator species may become successfully established. In adjacent areas occupied by contrasting vegetation types is important to identify which species of these vegetation types become established under the facilitator species canopy. The understanding of these processes may allow us to develop plantation management systems that contribute to the maintenance of biodiversity.

With the aim to increase our understanding of the origin of the savannas and, at the same time, explore the possible role of exotic species as facilitators for tropical forest regeneration, we studied the vegetation that developed underneath two plantations of *Pinus caribaea*. These plantations were established in the Gulf of Mexico plain coast near Tuxtepec, Oaxaca, Mexico in 1986 and 1991 on a tropical savanna adjacent to a tropical rain forest. Except for a weeding treatment two years after the plantations were initiated, no further cares were applied. As such, these plantations are unplanned experiments allowing exploring which kind of vegetation types develop underneath. Four possibilities were contemplated. Firstly, *P. caribaea* trees could become established. This would reveal that *P. caribaea* can function as inhibitor species. This result would point to the potential danger that this exotic species becomes invasive. Secondly, species of the original savanna become established, revealing the possible role of *P. caribaea* as facilitator species for savanna recovery. Thirdly, species of the adjacent tropical rain forest become



established. This case would reveal that *P. caribaeae* can function as facilitator species for tropical rain forests regeneration, and that both the tropical rain forest and the savannas can become established on the same original conditions. Furthermore, this result would reveal that both vegetation types are likely the result of two alternative successional pathways probably affected by different disturbance regimes. Lastly, a mixture of savanna and tropical rain forest species become established. This case would indicate that *P. caribaea* can function as a facilitator species for a selective group of species of both vegetation types.

We considered the following questions. (1) Which type of vegetation develop underneath the plantations, and the adjacent tropical rain forest and the trees of the savanna surrounding the plantations. Can exotic pine species plantations be used as a mechanism for tropical forest regeneration? (2) If so, which kinds of species are more favored by the facilitation process in terms of their structure? (3) How is the species composition and abundance compared between the original vegetation types and the vegetation established in the plantations in terms of successional role, vegetation strata, and dispersal types? (4) How do the species density and composition change between two plantations that differ in time of establishment and soil fertility? The answer to these questions could suggest efficient strategies of ecological restoration that allow us to accelerate the processes of regeneration in tropical rain forests where the lands has been degraded.



Material and Methods

Study area

The study area is located at the Natural Reserve “La Sabana” in the Bajo Mixe, San Juan Cotzocon, Oaxaca state, southern México (17° 23' - 17° 26' N latitude and 95° 27' - 95° 23' W longitude. 100 - 300 m elevation). The climate is warm (25 °C, mean annual temperature) and humid (2300 mm distributed through the year). The soils are Luvisols of sedimentary origin, the topsoil (A) was thin and rocky. The terrain is hilly. The soil organic content is low, the pH is acidic, the total nitrogen content, the effective cation-exchange capacity, the content of potassium and phosphorus content, are low. (Fierros 1989, Zamora-Serrano & Reyes-Carmona 1977).

The study area comprises three major kinds of vegetation. A tropical savanna composed of isolated trees (average 12 / ha⁻¹) of *Quercus oleoides*, *Byrsonima crassifolia* and *Curatella americana* as dominant species (Fierros 1989, Zamora-Serrano & Reyes-Carmona 1977). Two pine plantations of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* established in 1986 and 1991 on the tropical savanna. Finally, a tropical rain forest, dominated by *Terminalia amazonia*, *Pachira acuatica* and *Vochysia hondurensis*. Both, the savanna and the tropical rain forest are located on similar topographic and edaphic conditions (Figure 1). The savanna is of uncertain origin. However, it was apparently anthropogenic. Based on communications with old people who live near the reserve, the savanna was



probably induced by wild life hunters, who used fire to create open gaps in the vegetation to facilitate animal chasing.

These plantations differed initially and until the present, in soil fertility showed 1991 plantation lowest fertility as evidenced by their low levels of organic matter content, effective cation-exchange capacity, total nitrogen, phosphorus and potassium. The soil in the 1991 plantation was more acidic than that of the 1986 plantation (Zamora-Serrano & Reyes-Carmona 1977). The concentrations of Al and Fe were higher in the 1991 pine plantation (Table 1). In both plantations 1986 and 1991, trees were planted at the same spacing (4 X 4 m), therefore not differ in their canopy ($P < 0.0001$).

Evaluation of understory woody regeneration

We sampled the understory woody regeneration in the savanna, tropical rain forest and the two pine plantations using twenty-four 0.001 ha (5.65 m radius) circular plots on each site, totaling 9600 m² surveyed. For the establishment of the plots four parallel lines of 100 m were plotted, separated by 13.3 m between each line, and in each of the lines six plots were established every 20 m distance. All sapling species between 1-20 cm diameter at breast height (*dbh*) were recorded. All individuals within this *dbh* range were part of the understory vegetation, which developed under the shade of the canopy. Within each plot the following plant characteristics were registered: species, density, diameter (*dbh*) in centimeters, basal diameter and abundance. Samplings were carried out between September and October 2012.



Species were identified to genus or species levels. Voucher specimens were taken for identification and deposited at the OAX herbarium (Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Oaxaca). Classification system follows the classification of Association Phylogenetic Group (APG III) (Bremer *et al.* 2009), and the name of authors follows the Missouri Botanical Garden web page Tropicos (<http://www.tropicos.org/> last accessed November, 2013). Understory species diversity was defined as the number of species per unit area. Shannon-Wiener index and true diversity $q = 1$ (all species are included weighing exactly proportional to its abundance) (Jost 2006, Moreno *et al.* 2011) and evenness were calculated for the four studied sites. Sorensen similarity index was calculated for the four studied sites. Relative importance value (IV_{REL}) were calculated for all species (1-20 cm *dbh*). Relative importance value was defined as the sum of relative values (abundance + frequency + dominance) in each studied site (Brower *et al.* 1998). Species were classified according to their successional role (early, intermediate and late), the stratum (understory, middle, or overstory) and principal dispersal mechanism (wind, birds and mammals).

Statistical analysis

Prior statistical analysis the data of abundance required to be transformed into square root to normalize the data distribution. Abundance data and basal area, were analyzed using General Linear Models (GLM). Explanatory variable used in the model was site. The response variable was number of individuals regenerating and basal area. The abundance and basal area of all sites were



compared among the four studied sites using one-way ANOVAs. Tukey's honest significant differences (HSD) was used to identify significant differences ($P < 0.05$) between means when F values in the ANOVAs were significant ($\alpha = 0.05$). Statistical analyses were performed with SAS (9.0.) for Windows.

Results

Species composition and diversity of saplings established underneath the vegetation

We found 42 taxa, 37 genera and 23 families of saplings that could become established underneath the canopy of the four vegetation types studied. One species could not be determined to any taxonomic level, 34 (81 % of the total species sampled) were determined up to the species level, and the remaining to genus or family levels. The Fabaceae, followed by Malvaceae, Annonaceae, Araliaceae, Meliaceae, Moraceae and Vochysiaceae were the most common families. We not found exotic samplings species.

The highest richness of saplings species per unit area among the sites was found under canopy of the tropical rain forest (80.95 %), and the highest Shannon-Wiener diversity index and evenness. Under canopy of the 1986 and 1991 pine plantations we found the highest number of individuals, and a high richness of species (71.42 and 42.85 % respectively) and a high Shannon-Wiener diversity index and evenness, even though these plantations were established on sites previously occupied by savannas. The savanna showed the lowest richness of species (26.19 %), as well as the lowest number of



individuals under their canopy. Interestingly, savanna which had the fewest richness of species, had a Shannon-wiener diversity index higher than 1991 pine plantation, given primarily for its evenness (Table 2).

We found species of both the savanna and tropical rain forest in the four studied sites, but the proportion was different for each site. The tropical rain forest saplings species contribute with more than 50 % of composition of species, however this varies at each site. The tropical rain forest had the highest composition of tropical rain forest saplings species (93.14 %), followed by 1986 and 1991 plantation (90 and 77.77 % respectively) and the savanna had the lowest proportion (63.63 %).

In general there was not much variation in the degree of similarity of the saplings established under canopy between 1986 and 1991 plantations of pine and tropical rain forest, except in the case of savanna where the similarity was the lowest between tropical rain forest and savanna, and between 1986 and tropical rain forest, where the species similarity was the highest (Table 3). The number of common saplings species among the two plantations of pine was of 14, the number of species between plantations (1986 and 1991) and tropical rain forest varied from 13 to 27, while it was to 6 between the two plantations (1986 and 1991 respectively) and savanna.

Structure of vegetation across the sites



We detected significant differences in sapling density ($F_{3, 92} = 153.10$, $P < 0.0001$) and basal area ($F_{3, 92} = 17.77$, $P < 0.0001$) in the four studied sites. More specifically, the savanna showed significantly lower values of density and basal area of saplings than the two pine plantations and the tropical rain forest, which, in turn showed similar values of these attributes.

All saplings were species from savanna or tropical rain forest. However, the number of species of saplings of tropical rain forest exceed between ~2 (savanna) and ~16 (tropical rain forest) those of the savanna. We did not find *Pinus caribaea* saplings in any of the study sites (Figure 2).

The two plantations of pine and the tropical rain forest showed similar values of density of saplings of tropical rain forest and higher than those found in the savanna ($F_{3, 92} = 198.99$, $P < 0.0001$). On the other hand, the 1991 plantation had the highest density ($F_{3, 92} = 40.01$, $P < 0.0001$) of savanna saplings in the four studied sites (in a ratio 2:1), while the 1986 plantation and the tropical rain forest were not significantly different. (Figure 4). The Tukey test multiple comparisons of means revealed that the two pine plantations and the tropical rain forest had a similar (Figure 5) basal area and non-significant different of tropical rain forest saplings ($F_{3, 92} = 15.39$, $P < 0.0001$). Similar patterns were observed for the basal area of savanna saplings ($F_{3, 92} = 8.61$, $P < 0.0001$).

The tropical rain forest had the highest importance value of tropical rain forest saplings (93.14 %), followed by 1986 and 1991 plantation (89.11 and 73.25 %



respectively) and the savanna had the lowest values (56.24 %) (Appendix). In all sites the five more dominant species comprised more than 50 % of the total value of importance.

Successional role, dispersal mechanism and stratum

We did not find evidence that the species composition classified by their successional type, dispersal mechanism or stratum varied among the four study sites ($P > 0.05$) (Figure 6a, 6b and 6c).

Density of saplings among plantations

While the total density of saplings in both pine plantations were not statistically different, ($F_{(1, 92)} = 3.25$, $P = 0.075$), the abundance of early and late successional species were different, as evidenced by the highly significant successional type by plantation interaction ($F_{(1, 92)} = 11.03$, $P < 0.0001$). In the 1991 plantation, the abundance of both successional types of species were similar. However, in the 1986 plantation, early successional species were nearly twice as abundant as late successional species (Figure 7).

Discussion

Tropical rain forests harbor a substantial proportion of terrestrial biodiversity on earth (Gentry & Godson 1987, Godoy *et al.* 2000). Yet, these ecosystems are one the most endangered in the world owing to deforestation and forest degradation (*e.g.* Gómez-Pompa *et al.* 1972, Turner 1996, Turner & Corlett 1996). Conservation of the extant forests and restoration of areas in which these



forests have disappeared are a priority in tropical areas (Holl 2000, Lamb 1998, Martínez-Ramos & García-Orth 2007). Achieving these goals require understanding the processes that may trigger or inhibit the natural regeneration of the forest. This study shows evidence of the inhibitory role of savannas adjacent to tropical rain forest in the establishment of native tree species. In contrast, exotic pine plantations established in former savanna areas trigger the establishment of native species typical of adjacent tropical rain forests. Furthermore our study shows evidence of the secondary origin of the savannas in the tropical plain coast of the Gulf of Mexico.

The exotic pine plantations established in an area previously occupied by tropical savanna appear promote the regeneration of native species of tropical rain forest under the canopy. The two studied pine plantations shown a high richness of saplings of tropical rain forest, likewise, an establishment and similar growth to the tropical rain forest. No evidence was found of auto-establishment of pine in the two plantations and pine cannot become established in the tropical rain forest. Not were found exotic species under plantations. Species of primary forest such as *Terminalia amazonia*, *Vochysia hondurensis*, *Astrocaryum mexicanum*, *Dialium guianense* and *Andira* sp. (Gómez-Pompa 1978, Miranda & Hernández 1963, Pennington & Sarukhán 2005, Rzedowski 1978) were found in the understory. This suggest, that the plantations contain a significant proportion of the local plant biodiversity and that the species established under canopy of the plantations will give a community similar to the tropical rain forest. Several authors have demonstrated the potential of plantations to catalyze secondary



successional process and permit the recolonization of native species in degraded lands and pastures (Ashton *et al.* 1997, Carnevale & Montagnini 2002, Cusack & Montagnini 2004, Fimbel & Fimbel 1996, Guariguata *et al.* 1995, Keenan *et al.* 1997, Lamb 1998, Lugo 1992 and 1997, Parrotta 1992, 1995 and 1997). Our results confirm these findings for lowland tropical areas facing the Gulf of Mexico.

Whereas this and other studies have shown evidence of the value of exotic pine plantations for regeneration of natural forest by facilitation, pines or any other exotic species should not be used blindly for this purpose. It has been suggested that the forest plantations may replace existing rainforest habitat, or may provide habitat for weeds and exotic plants and feral animals, may invade native forest and exotic genotypes of native trees used in plantations may invade local gene pools (Kanowski *et al.* 2005). *Pinus radiata* for instance have become naturalized in Chile, near plantations of this species (Rodriguez *et al.* 2005). However the pine plantations in tropical lands appear to have few negative impacts on tropical forest biodiversity (Kanowski *et al.* 2005), on the contrary, it has been reported that the pine plantations located to adjacent tropical forest could recruit an understory of tropical forest plants and facilitate their establishment (Ashton *et al.* 1997, Ashton *et al.* 2001, Fimbel & Fimbel 1996, Keenan *et al.* 1997).

The savanna appear inhibit the establishment of saplings species. The savanna showed the lowest species richness, the lower growth and few successful



establishments of saplings both tropical rain forest and savanna saplings. A possible explanation is due to the intensity and management (fire) by local people, who used fire to create open gaps in the vegetation to facilitate animal chasing and hunting. The fire appear limit the recruitment of saplings not tolerant to fire or do not have the capacity to regenerate in open sites (Hoffman 2003, Lwanga 2003). Has also been suggested that the grasses and ferns inhibit the establishment of species by competition (Aide *et al.* 2000, Ashton *et al.* 1997, Holl 1999, Holl *et al.* 2000).

Several authors have suggested that plantations promote understory regeneration by shading out grasses and ferns (Fimbel & Fimbel 1996, Guariguata *et al.* 1995), improving microclimatic conditions (Ashton *et al.* 1997, Carnevale & Montagnini 2002), increasing nutrient status of topsoil (Grubb 1995), provide habitat for various wildlife (Keenan *et al.* 1997, Lamb 1998) and reduce fire risk (Parrotta 1992). Our results suggest that the establishment of plantations with pine may broke the inhibition caused by savanna and facilitate the regeneration of native species of tropical rain forest that could not otherwise establish in the savanna.

On the other hand, the results suggest that the tropical rain forest was probably the original vegetation at the study site and the savanna was induced by management in particular by the use of fire, because of the fire is a common factor of disturbance in the savannas of the Gulf of Mexico (Miranda & Hernández 1963, Pennington & Sarukhán 2005, Rzedoswki 1978). However, we



cannot ignore the theory that some savannas in Mexico could be naturally occurring (Pérez-García & Meave 2006). Unfortunately we do not have enough information to accurately elucidate the origin of the savanna, beyond interviews with local people. However regardless of the origin of the savanna, the pine plantations established in areas previously occupied by savannas appear facilitate the invasion of tropical rain forest elements in greater proportion than savanna species, which makes us believe that the savanna is anthropic origin.

The 1991 plantation of pine had the highest density and basal area of savanna saplings in the four studied sites, a possible explanation for this is perhaps, the type of management associated with low fertility soils. Contrary to our expectations, the oldest studied plantation had a higher density of early successional species of saplings than the youngest plantation, by approximately a 2:1 ratio. Late successional species, on the other hand, show similar densities in both plantations. These results are probably related with the differences in soil fertility detected between the plantations, and how resource abundance affects positive and negative interactions between species. Current conceptual models of within-trophic level interactions predict shifts from competition to facilitation as stress increases at least if stress is not so severe (Bertnes & Callaway 1994, Callaway 1992). In the 1991 plantation the conditions are probably more stressful than those of the 1986 plantation. The percentage of stoniness is greater, ECEC is much lower and exchangeable aluminum is very high, and more than twice that reported for 1986 plantation, suggesting severe toxicity problems. The higher growth levels of early successional species in the 1986



plantation as indicated by their higher basal was probably favored by soil fertility. These high growth levels, in turn, may have decreased the probabilities of establishment of advanced successional species. Positive interactions between plants has been well demonstrated in stressful environments (Bertnes & Hacker 1994, Callaway 1995, Callaway *et al.* 2002, Gómez-Aparicio 2009, Maestre *et al.* 2005). However little is known about how facilitative interactions between plants change with increasing abiotic stresses, such as changes incurred in the diversity and structure of species of tropical rain forest established under canopy of forest plantations by soil effects. Future research will have to evaluate these effects. In the meantime, our results provide evidence that facilitation mediated by pine plantations in humid tropical areas is conditioned by the levels of soil fertility and that succession is probably faster in stands with lower levels of soil fertility.

Conclusions.

We propose that pine plantations could be used in restorations projects. The pine plantations may break the inhibition caused by tropical savannas of secondary origin, and return the successional trajectory towards a tropical rain forest. However in any case the tropical rain forest and natural savannas must be substituted by forest plantations.



References

- AIDE, T. M., ZIMMERMAN, J. K., HERRERA, L., ROSARIO, M. & SERRANO, M. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 77, 77-86.
- AIDE, T. M., ZIMMERMAN, J. K., PASCARELLA, J. B., RIVERA, L. & MARCANO-VEGA, H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8, 328-338.
- ASHTON, M. S., GUNATILLEKE, C., SINGHAKUMARA, B. & GUNATILLEKE, I. 2001. Restoration pathways for rain forest in southwest Sri Lanka: a review of concepts and models. *Forest Ecology and Management*, 154, 409-430.
- ASHTON, P., GAMAGE, S., GUNATILLEKE, I. & GUNATILLEKE, C. 1997. Restoration of a Sri Lankan rainforest: using Caribbean pine *Pinus caribaea* as a nurse for establishing late-successional tree species. *Journal of applied ecology*, 915-925.
- ASKEW, G., MOFFATT, D., MONTGOMERY, R. & SEARL, P. 1970. Interrelationships of soils and vegetation in the savanna-forest boundary zone of North-Eastern Mato Grosso. *The Geographical Journal*, 136, 370-376.
- BEARD, J. S. 1953. The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecological Monographs*, 23, 149-215.
- BERTNESS, M. D. & CALLAWAY, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191-193.
- BERTNESS, M. D. & HACKER, S. D. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist*, 363-372.
- BOURLIERE, F. 1983. *Ecosystems of the world. 13. Tropical savannas*, Elsevier Scientific Publishing.
- BOURLIÉRE, F. & HADLEY, M. 1970. The ecology of tropical savannas. *Annual review of Ecology and Systematics*, 1, 125-152.
- BREMER, B., BREMER, K., CHASE, M., FAY, M., REVEAL, J., SOLTIS, D., SOLTIS, P. & STEVENS, P. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*.
- BROWER, J. E., ZAR, J. H. & VON ENDE, C. 1998. Field and laboratory methods for general ecology.
- BRUNO, J. F., STACHOWICZ, J. J. & BERTNESS, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119-125.
- BRUMMITT, R. K. & POWELL, C. E. 1992. Authors of plant names. *Royal Botanic Gardens: Kew Recommended standard abbreviations for authorities. J. Information, Review article General article, taxon (PMBD, 185904767)*.
- CALLAWAY, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61, 306-349.



- CALLAWAY, R. M. & WALKER, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958-1965.
- CALLAWAY, R. M., BROOKER, R., CHOLER, P., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C. J., MICHALET, R., PAOLINI, L., PUGNAIRE, F. I., NEWINGHAM, B. & ASCHEHOUG, E. T. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844-848.
- CARNEVALE, N. J. & MONTAGNINI, F. 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management*, 163, 217-227.
- CONNELL, J. H. & SLATYER, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 1119-1144.
- CUSACK, D. & MONTAGNINI, F. 2004. The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 188, 1-15.
- FIERROS, G. 1989. *Site quality, growth and yield and growing space occupancy by plantations of Pinus caribaea var. hondurensis in Oaxaca, México*. Ph. D. Thesis. New Haven, Yale University, Conn. pp5-15, 62-110 y 168-197pp.
- FIMBEL, R. A. & FIMBEL, C. C. 1996. The role of exotic conifer plantations in rehabilitating degraded tropical forest lands: a case study from the Kibale Forest in Uganda. *Forest Ecology and Management*, 81, 215-226.
- GENTRY, A. H. & DODSON, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, 149-156.
- GODOY, R., WILKIE, D., OVERMAN, H., CUBAS, A., CUBAS, G., DEMMER, J., MCSWEENEY, K. & BROKAW, N. 2000. Valuation of consumption and sale of forest goods from a Central American rain forest. *Nature*, 406, 62-63.
- GÓMEZ-APARICIO, L. 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, 97, 1202-1214.
- GOMEZ-POMPA, A., VAZQUEZ-YANES, C. & GUEVARA, S. 1972. The tropical rainforest: a non-renewable resource. *Science*, 177, 762-765.
- GÓMEZ POMPA, A. 1978. Ecología de la vegetación del estado de Veracruz. *Mexico: Compania Editorial Continental 91p.-Illus., maps.. First ed. in Spanish.*
- GUARIGUATA, M. R., RHEINGANS, R. & MONTAGNINI, F. 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restoration Ecology*, 3, 252-260.
- GRUBB, P. J. 1995. Mineral nutrition and soil fertility in tropical rain forests. *Tropical forests: management and ecology*. Springer.
- HAGGAR, J., WIGHTMAN, K. & FISHER, R. 1997. The potential of plantations to foster woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 99, 55-64.



- HALPERN, B. S., SILLIMAN, B. R., OLDEN, J. D., BRUNO, J. P. & BERTNESS, M. D. 2007. Incorporating positive interactions in aquatic restoration and conservation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 153-160.
- HOFFMANN, W. A. & SOLBRIG, O. T. 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management*, 180, 273-286.
- HOLL, K. D. 1999. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, Microclimate, and Soil. *Biotropica*, 31, 229-242.
- HOLL, K. D., LOIK, M. E., LIN, E. H. & SAMUELS, I. A. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology*, 8, 339-349.
- HOUSE, J. I., ARCHER, S., BRESHEARS, D. D. & SCHOLES, R. J. 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography*, 30, 1763-1777.
- JORDAN, C. F. 1985. *Nutrient cycling in tropical forest ecosystems*, John Wiley & Sons.
- JOST, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363-375.
- KANOWSKI, J., CATTERALL, C. P. & WARDELL-JOHNSON, G. W. 2005. Consequences of broadscale timber plantations for biodiversity in cleared rainforest landscapes of tropical and subtropical Australia. *Forest Ecology and Management*, 208, 359-372.
- KEENAN, R., LAMB, D., WOLDRING, O., IRVINE, T. & JENSEN, R. 1997. Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in Northern Australia. *Forest Ecology and Management*, 99, 117-131.
- KELLMAN, M. 1984. Synergistic relationships between fire and low soil fertility in neotropical savannas: a hypothesis. *Biotropica*, 16, 158-160.
- LAMB, D. 1998. Large-scale Ecological Restoration of Degraded Tropical Forest Lands: The Potential Role of Timber Plantations. *Restoration Ecology*, 6, 271-279.
- LAURANCE, W. F. & BIERREGAARD, R. O. 1997. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, University of Chicago Press.
- LUGO, A. E. 1992. Tree plantations for rehabilitating damaged forest lands in the tropics. *Ecosystem rehabilitation*, 2, 247-255.
- LUGO, A. E. 1997. The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. *Forest Ecology and Management*, 99, 9-19.
- LWANGA, J. S. 2003. Forest succession in Kibale National Park, Uganda: implications for forest restoration and management. *African Journal of Ecology*, 41, 9-22.
- MAESTRE, F. T., VALLADARES, F. & REYNOLDS, J. F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93, 748-757.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. & GARCÍA-ORTH, X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80, 69-84.



- MIRANDA, F. 1975. La vegetación de Chiapas. Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez. *Chiapas, México*.
- MIRANDA, F. & HERNÁNDEZ, X. E. 1963. *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*, Colegio de Postgraduados, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos.
- MORENO, C. E., BARRAGÁN, F., PINEDA, E. & PAVÓN, N. P. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82, 1249-1261.
- NEPSTAD, D., UHL, C., SERRAO, E. A. & ANDERSON, A. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil. *Alternatives to deforestation: steps towards sustainable use of the Amazon rain forest.*, 215-229.
- OTSAMO, R. 2000. Secondary forest regeneration under fast-growing forest plantations on degraded *Imperata cylindrica* grasslands. *New Forests*, 19, 69-93.
- PADILLA, F. M. & PUGNAIRE, F. I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 196-202.
- PARROTTA, J. A. 1992. The role of plantation forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems. *Agriculture, ecosystems & environment*, 41, 115-133.
- PARROTTA, J. A. 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science*, 6, 627-636.
- PARROTTA, J. A. 1999. Productivity, nutrient cycling, and succession in single- and mixed-species plantations of *Casuarina equisetifolia*, *Eucalyptus robusta*, and *Leucaena leucocephala* in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 124, 45-77.
- PARROTTA, J. A., TURNBULL, J. W. & JONES, N. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 99, 1-7.
- PENNINGTON, T. D. & SARUKHÁN, J. 2005. *Arboles Tropicales de Mexico. Manual Para Identificación de Las Principales Especies*, UNAM.
- PENNINGTON, T. R., PRADO, D. E. & PENDRY, C. A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27, 261-273.
- PÉREZ-GARCÍA, E. A. & MEAVE, J. A. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography*, 33, 438-447.
- PUGNAIRE, F. I., HAASE, P. & PUIGDEFABREGAS, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 1420-1426.
- RODRIGUEZ, L. F. 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*, 8, 927-939.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de Mexico*, Editorial Limusa.



- SARMIENTO, G. 1984. *Ecology of neotropical savannas*, Harvard University Press.
- SARUKHÁN, J. 1968. Análisis sinecológico de las selvas de Terminalia amazonia en la planicie costera del Golfo de México. *Colegio de Postgraduados Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Mexico*.
- SCHOLES, R. & ARCHER, S. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual review of Ecology and Systematics*, 517-544.
- SIMBERLOFF, D. & VON HOLLE, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1, 21-32.
- SOUSA, M. 1964. Estudio de la vegetación secundaria en la región de Tuxtepec, Oax. *Publ. Esp. Inst. Nac. Inv. For. Méx*, 3, 91-105.
- STAYER, A. C., ARCHIBALD, S. & LEVIN, S. A. 2011. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science*, 334, 230-232.
- SWAINE, M., HAWTHORNE, W. & ORGLE, T. 1992. The effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana. *Biotropica*, 166-172.
- TOKY, O. & SINGH, V. 1993. Litter dynamics in short-rotation high density tree plantations in an arid region of India. *Agriculture, ecosystems & environment*, 45, 129-145.
- TURNER, I. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of applied ecology*, 200-209.
- TURNER, I. & T CORLETT, R. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 330-333.
- WHITMORE, T. C. 1990. *An introduction to tropical rain forests*, Clarendon Press.
- WOODWARD, F., LOMAS, M. & KELLY, C. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359, 1465-1476.
- WUNDERLE JR, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 99, 223-235.
- YOUNG, T., PETERSEN, D. & CLARY, J. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology letters*, 8, 662-673.
- ZAMORA SERRANO, C. & REYES CARMONA, R. 1977. ESTUDIO DE UNA SABANA DE MONTAÑA LOCALIZADA EN LAS ESTRIBACIONES DE LA SIERRA MADRE DEL SUR. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2.

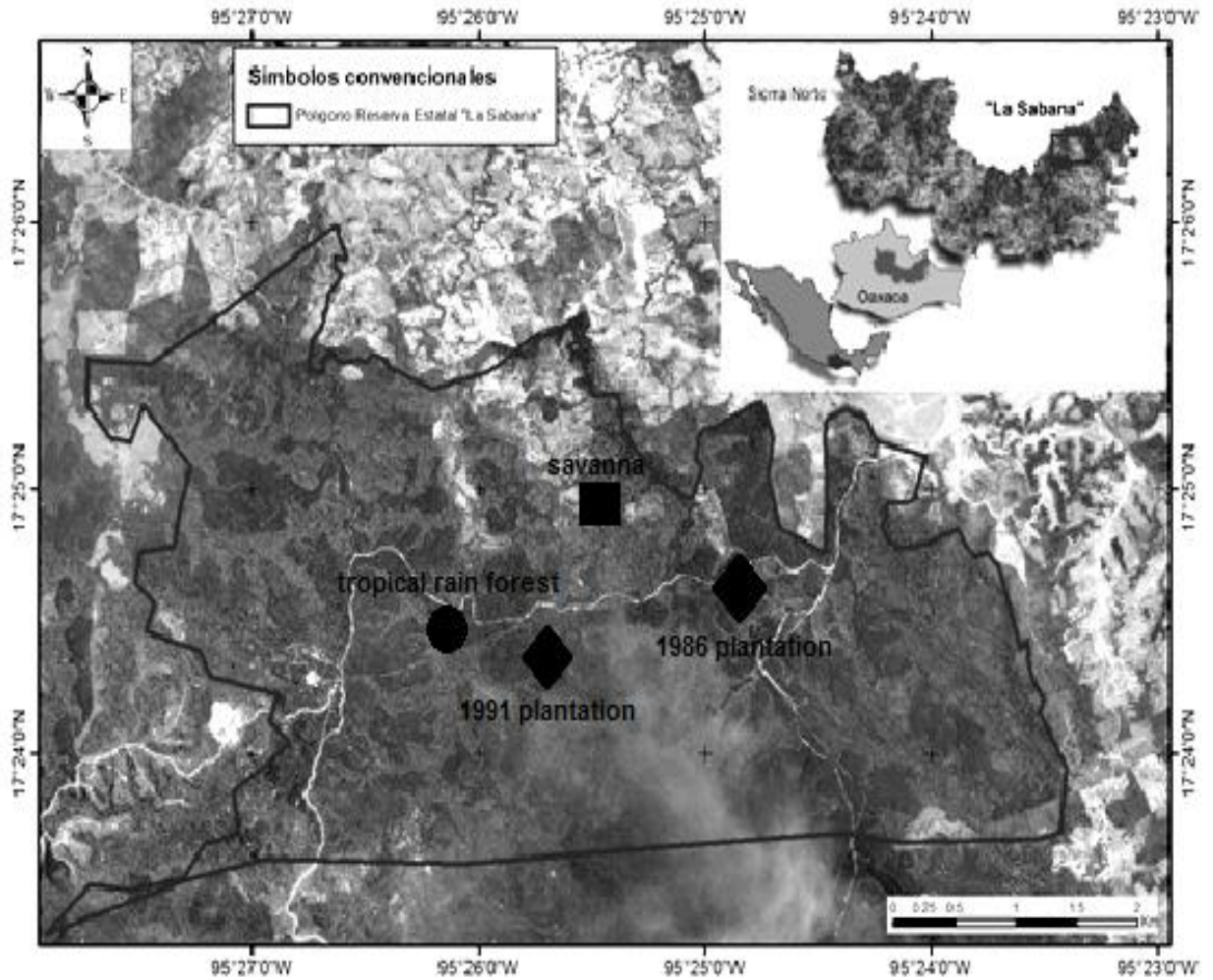


Figure 1. Map of the study area showing the 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest.

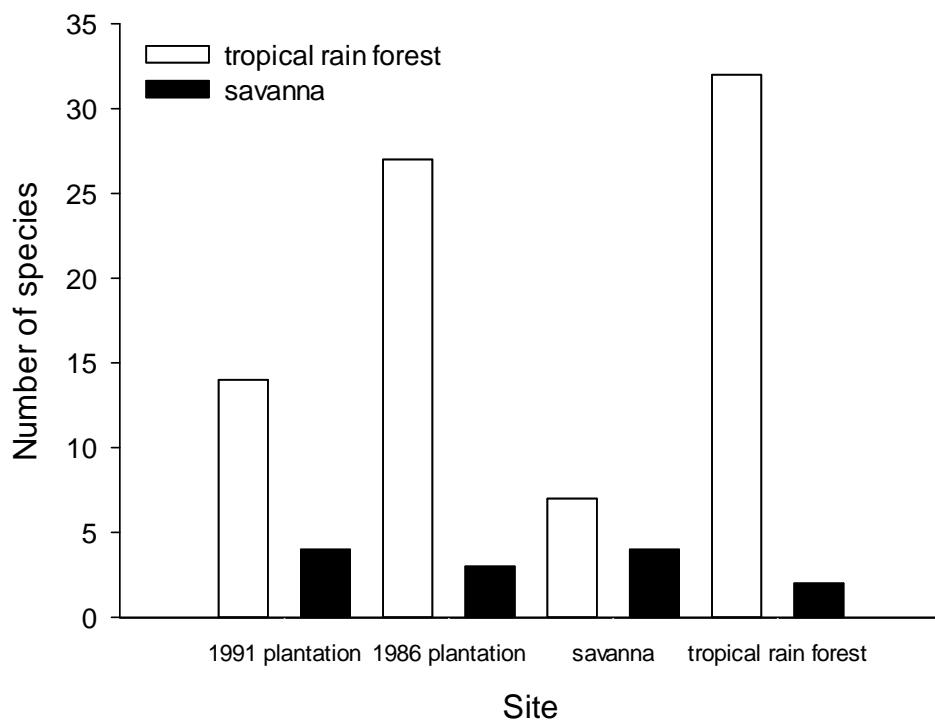


Figure 2. Number of tropical rain forest and savanna species (1-20 cm *dbh*) in each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest.

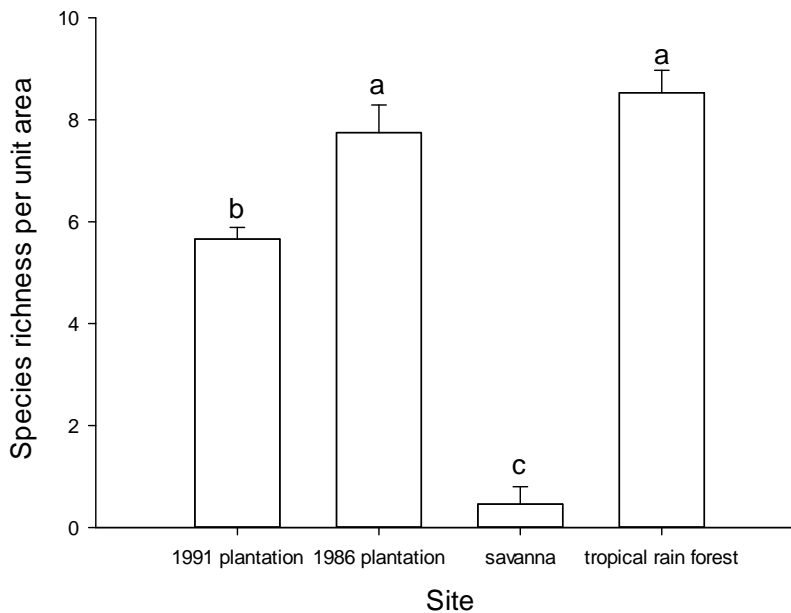


Figure 3. Species richness per unit area (mean \pm 1 S.E.) in each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest. According to Tukey (HSD) test ($P < 0.0001$). Different letters above bars indicate significant differences among sample groups.

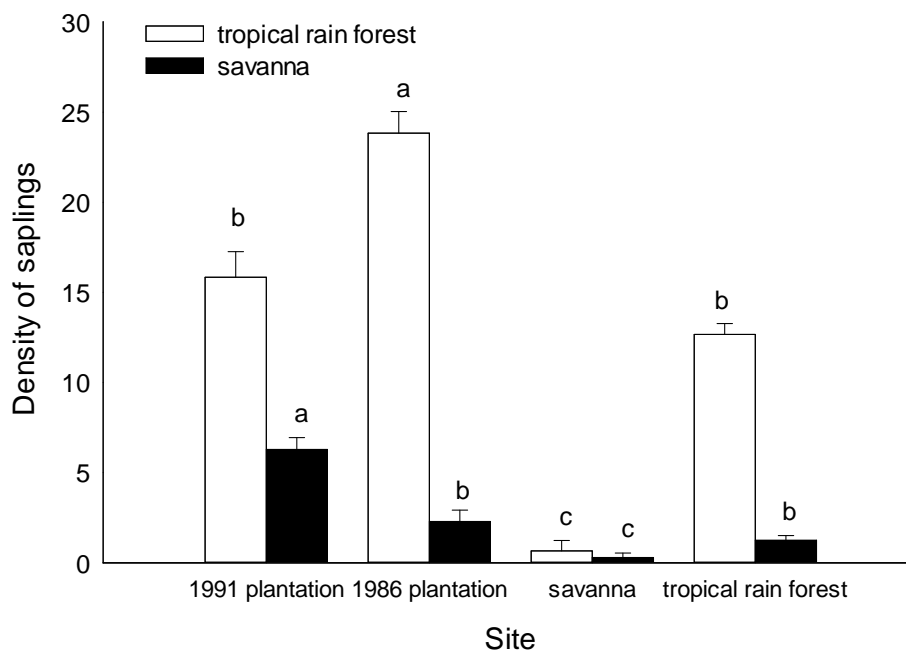


Figure 4. Density of saplings (1-20 cm *dbh*) of tropical rain forest and savanna (mean ± 1 S.E.) in each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest. According to Tukey (HSD) test ($P < 0.0001$). Different letters above bars indicate significant differences among sample groups.

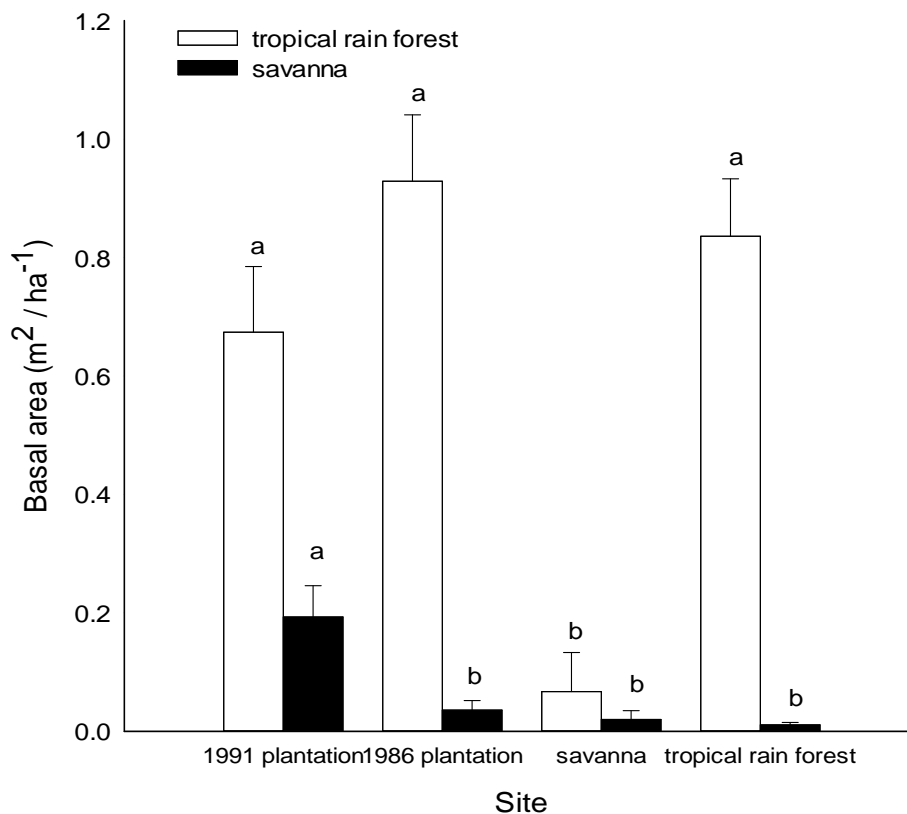


Figure 5. Basal area (mean \pm 1 S.E.) of saplings of tropical rain forest and savanna (1-20 cm *dbh*) in each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest. According to Tukey (HSD) test ($P < 0.0001$). Different letters above bars indicate significant differences among sample groups.

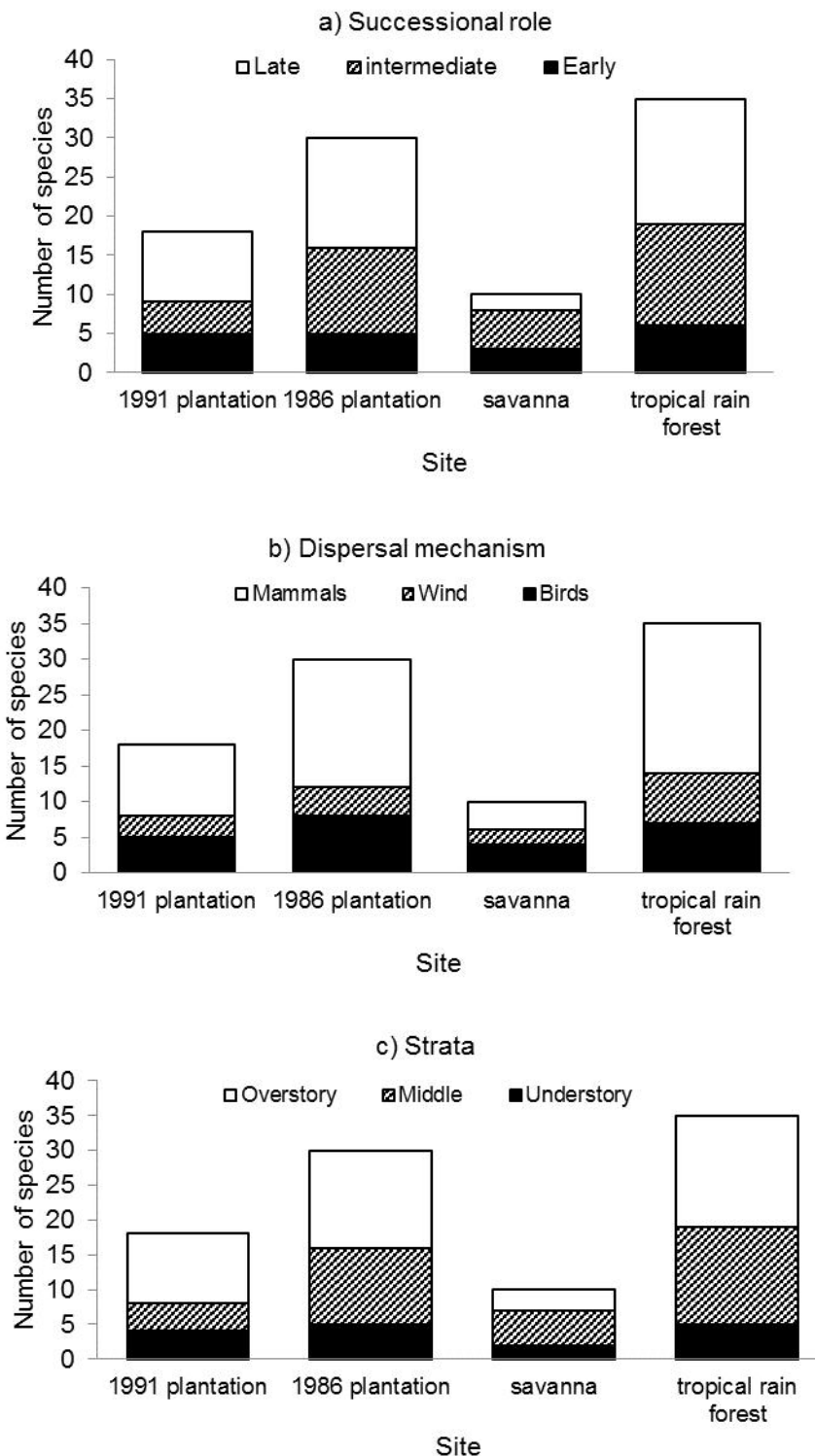


Figure 6. Number of saplings species (1-20 cm *dbh*) of tropical rain forest: by a) sucesional role, b) principal dispersion mechanism and c) strata, in each site: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest.

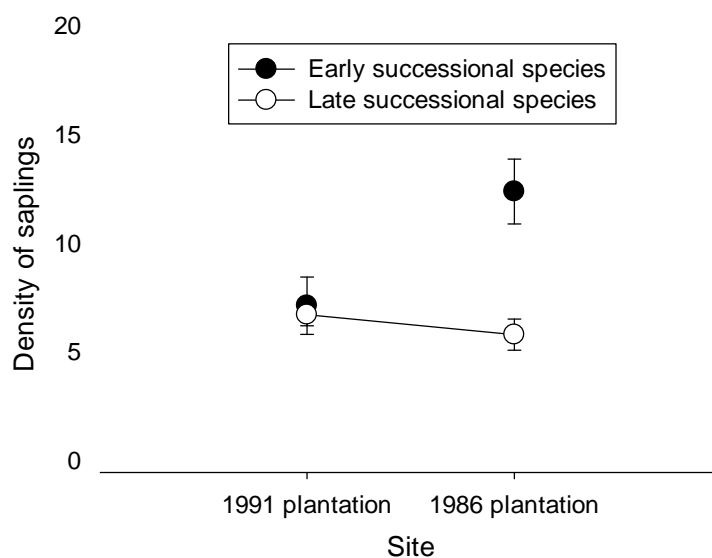


Figure 7. Density of saplings (early and late successional species) of tropical rain forest (1-20 *dbh*) in two plantations of pine with contrasting soil characteristics. Bars represent ± 1 standard error.

**Table 1.** Soil characteristics before and after the establishment of plantations.

Characteristics of sites	Before the establishment		After the establishment (2013)	
	1991 plantation	1986 plantation	1991 plantation	1986 plantation
Location	Northeast	Southwest	Northeast	Southwest
Elevation (m)	134	143	134	143
Canopy (mean \pm 1 S.E.)	-	-	91.753 (0.45)	91.276 (0.63)
Stoniness (%)	50-90	10-50	-	-
Organic matter (%)	0.01	2.67	3.82	7.15
pH (H ₂ O)	4.5-5.0	5.1-5.5	4.8	4.3
E.C.E.C. (meq/100 g)	2.65	8.69	4.89	6.32
N total (%)	0.02	0.12	0.46	0.49
K (Kg/ha ⁻¹)	35	280	203	181.9
P (Kg/ha ⁻¹)	17	60	41.8	41.5
Ca (Kg/ha ⁻¹)	-	-	440.6	1597.4
Mg (Kg/ha ⁻¹)	-	-	240.5	207.2
Mn (Kg/ha ⁻¹)	-	-	18.6	26.9
Fe (Kg/ha ⁻¹)	-	-	466.6	415
Al (Kg/ha ⁻¹)	-	-	861.1	321.4
S (Kg/ha ⁻¹)	-	-	26	11.3

- Not was determinate.



Table 2. Number of species and individuals. Shannon-Wiener diversity index and evenness. For each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest.

Site	Number of species	Number of individuals	Diversity Shannon-Wiener	Diversity ($q = 1$) Shannon-Wiener	Evenness Shannon-Wiener
1991plantation	18	530	2.09	5.78	0.44
1986 plantation	30	600	2.43	10.07	0.37
savanna	11	45	2.28	6.59	0.62
tropical rain forest	34	323	3.09	21.38	0.89



Table 3. Sorensen similarity index, and the number of common sapling species (Show in parenthesis) for each site studied: 1991 plantation, 1986 plantation, savanna and tropical rain forest.

Site	1991 plantation	1986 plantation	savanna	tropical rain forest
1991 plantation	-	0.58 (14)	0.41 (6)	0.57 (13)
1986 plantation		-	0.29 (6)	0.84 (27)
savanna			-	0.35 (8)
tropical rain forest				-



Appendix. List of saplings species (1-20 cm *dbh*) found in the understory, in each site studied. Relative Importance Value (IV_{REL}), strata, successional stage and principal dispersal mechanism in each site studied.

Type of vegetation	Scientific name	Family	1991 plantation	1986 plantation	savanna	tropical rain forest	Strata	Successional stage	Principal dispersal mechanism
F	<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich. ex DC.	Rubiaceae	17.9	22.24	-	3.38	understory	early	birds
F	<i>Andira</i> sp.	Fabaceae	-	0.96	-	2.09	overstory	late	mammals
F	<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	Malvaceae	-	14.82	-	3	middle	intermediate	mammals
F	<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex. Mart.	Arecaceae	-	5	-	2.24	middle	late	mammals
F	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	2.37	7.81	-	1.66	overstory	late	mammals
F	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	-	0.6	3.87	3.03	overstory	intermediate	birds
S	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Malpighiaceae	21.13	5.65	26.8	2.12	understory	early	birds
F	<i>Calophyllum</i> sp.	Clusiaceae	-	-	-	1.35	overstory	late	mammals
F	<i>Cassia grandis</i> L. f.	Fabaceae	0.91	1	6.73	3.11	middle	intermediate	mammals
F	<i>Castilla elastica</i> Sessé	Moraceae	-	1.44	-	1.43	middle	intermediate	mammals
F	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Urticaceae	1.38	1.96	-	4.74	middle	early	birds
F	<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	-	-	9.05	-	overstory	intermediate	wind
F	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Bixaceae	-	-	-	0.84	understory	early	wind
F	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Boraginaceae	-	1.39	-	1.57	middle	early	birds
F	<i>Dendropanax</i> sp.	Araliaceae	-	1.8	-	4.06	overstory	late	birds
F	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	Fabaceae	13.09	-	-	-	overstory	late	birds
F	<i>Didymopanax morototoni</i> (Aubl.) Decne. & Planch.	Araliaceae	5.43	0.41	-	6.9	overstory	intermediate	birds
F	<i>Enterolobium schomburgkii</i> (Benth.) Benth.	Fabaceae	-	4.55	-	2.29	overstory	intermediate	mammals
F	<i>Guarea</i> sp.	Meliaceae	0.91	0.51	-	2.17	overstory	late	mammals
F	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Malvaceae	-	1.45	-	1.59	middle	intermediate	wind
F	<i>Licania</i> sp.	Chrysobalanaceae	-	1.07	-	1.88	middle	late	mammals

- Specie not was found in the site.

S = savanna species.

F = tropical rain forest species.



Appendix. (Continued).

Type of vegetation	Scientific name	Family	1991 plantation	1986 plantation	savanna	tropical rain forest	Strata	Successional stage	Principal dispersal mechanism
F	<i>Matayba oppositifolia</i> (A. Rich.) Britton	Sapindaceae	0.65	-	-	-	middle	intermediate	birds
F	<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	Melastomataceae	-	3.38	8.75	1.67	middle	intermediate	birds
F	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Malvaceae	-	-	-	1.94	middle	early	wind
F	<i>Ormosia isthmensis</i> Standl.	Fabaceae	-	0.99	-	1.49	overstory	late	mammals
F	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	Malvaceae	-	1.11	-	2.87	middle	late	mammals
F	<i>Pithecellobium arboreum</i> (L.) Urb.	Fabaceae	3.09	2.33	6.22	6.93	overstory	late	mammals
S	<i>Quercus glaucescens</i> Bonpl.	Fagaceae	1.54	3.25	-	-	understory	early	mammals
S	<i>Quercus oleoides</i> Bonpl.	Fagaceae	-	-	7.09	-	understory	early	mammals
S	<i>Quercus sororia</i> Liebm.	Fagaceae	2.68	-	9.87	-	understory	early	mammals
F	<i>Rollinia membranacea</i> Triana & Planch.	Annonaceae	-	5.4	-	3.21	middle	intermediate	mammals
F	<i>Sloanea tuerckheimii</i> Donn. Sm.	Elaeocarpaceae	2.49	1.04	-	-	overstory	late	mammals
F	<i>Sweetia panamensis</i> Benth.	Fabaceae	1.9	-	12.42	5.97	overstory	late	mammals
F	<i>Tabebuia pentaphylla</i> (L.) Hemsl.	Bignoniaceae	-	-	-	1.43	overstory	late	mammals
F	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.	Bignoniaceae	-	-	4.06	1.03	middle	late	wind
F	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	Combretaceae	4.61	0.47	-	7.56	overstory	late	wind
F	Unknown "quelite de hacha"	Unknown	-	1.61	-	-	understory	intermediate	birds
F	<i>Vatairea</i> sp.	Fabaceae	-	1.11	-	2.93	overstory	late	mammals
F	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Vochysiaceae	10.18	3.51	-	0.65	overstory	late	wind
F	<i>Vochysia hondurensis</i> Sprague	Vochysiaceae	1.51	0.81	-	6.52	overstory	late	wind
F	<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.	Annonaceae	8.23	2.33	5.14	4.09	middle	intermediate	mammals
F	<i>Zanthoxylum</i> sp.	Rutaceae	-	-	-	2.25	middle	intermediate	mammals

- Specie not was found in the site.

S = savanna species.

F = tropical rain forest species.



CAPITULO III.
CONCLUSIONES GENERALES.



CONCLUSIONES GENERALES.

- 1) Las plantaciones de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* establecidas en zonas ocupadas anteriormente por sabanas, parecen facilitar la regeneración natural de especies nativas de selva alta perennifolia.
- 2) No se hallaron especies exóticas, así mismo la composición de especies bajo el dosel de las plantaciones fue similar a la de la selva alta perennifolia.
- 3) No se observó evidencia del auto-establecimiento de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* en las plantaciones, ni tampoco se encontró invadiendo la selva alta perennifolia, por lo que, las plantaciones con esta especie podrían ser utilizadas en proyectos de restauración ecológica.
- 4) La evidencia encontrada, al parecer sugiere que la sabana inhibe el establecimiento de las especies de selva alta perennifolia. Por lo que ésta podría ser considerada como un sistema alternativo estable y difícilmente la selva alta perennifolia podrá regenerarse sin la intervención humana.



- 5) Las especies de selva alta perennifolia que se establecen bajo el dosel de las plantaciones, parecen ser más favorecidas que las especies de sabana, en términos de su estructura (abundancia, área basal) por el proceso de facilitación, y la estructura de estas especies parece ser similar a la de una selva alta perennifolia.

- 6) Las plantaciones de pino no parecen favorecer el establecimiento de algún tipo de especies en particular, sin embargo se encontró una mayor diversidad de especies, de etapas sucesionales tardías, del estrato superior y aparentemente dispersadas por mamíferos bajo su dosel.

- 7) La velocidad de la regeneración de las especies características de selva alta perennifolia bajo el dosel de las plantaciones de *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, parece depender de las características edáficas del sitio, debido a que se encontró una mayor densidad de especies sucesionales tardías y una menor densidad de especies iniciales en la plantación de pino menos fértil y más joven, en comparación con la plantación de mayor edad y más fértil.

ANEXOS.

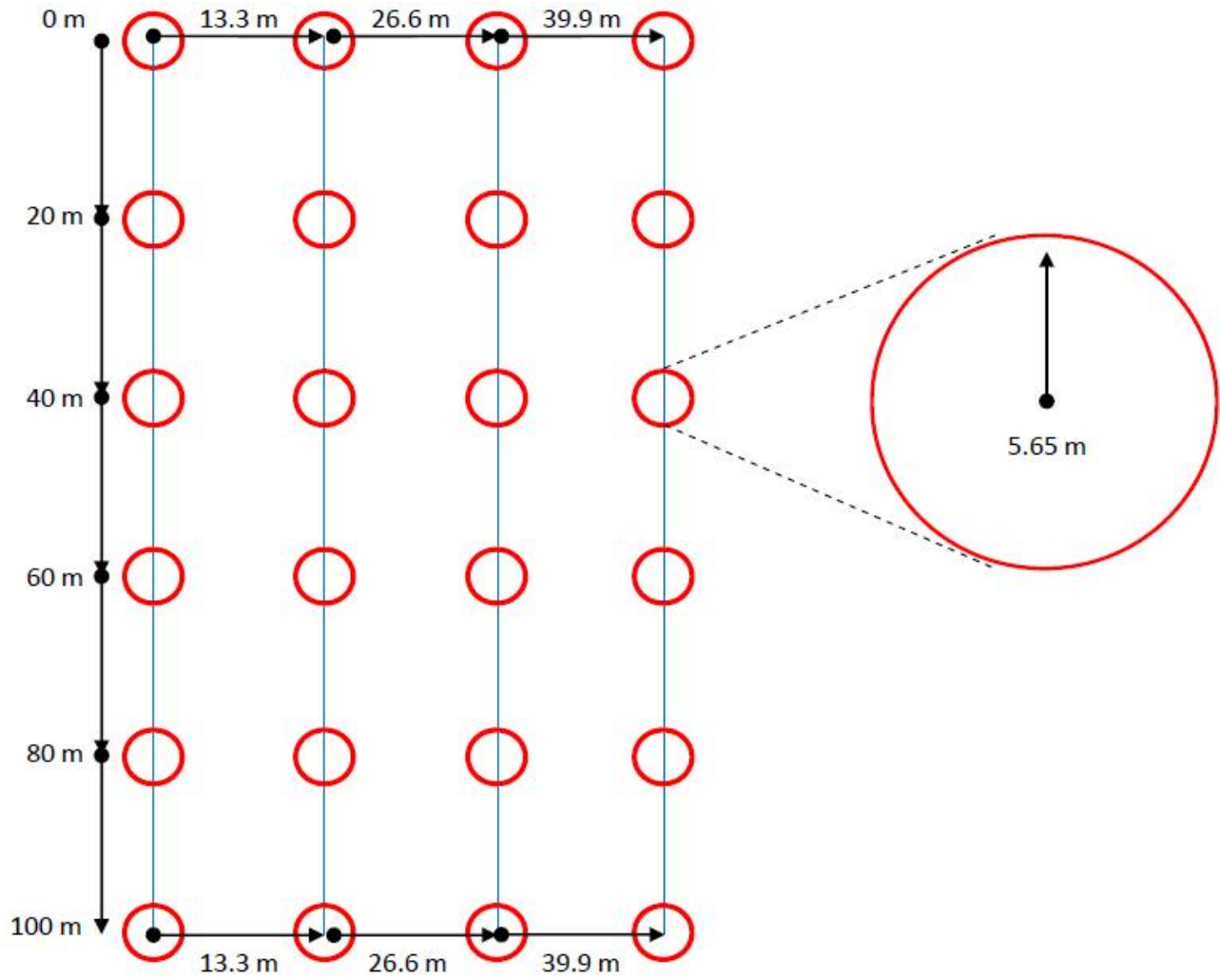


Figura 1. Esquema del trazado de las líneas y de la distribución de las parcelas en campo.

**Fotografías de la plantación de pinos La Sabana
(tomadas del archivo histórico).**

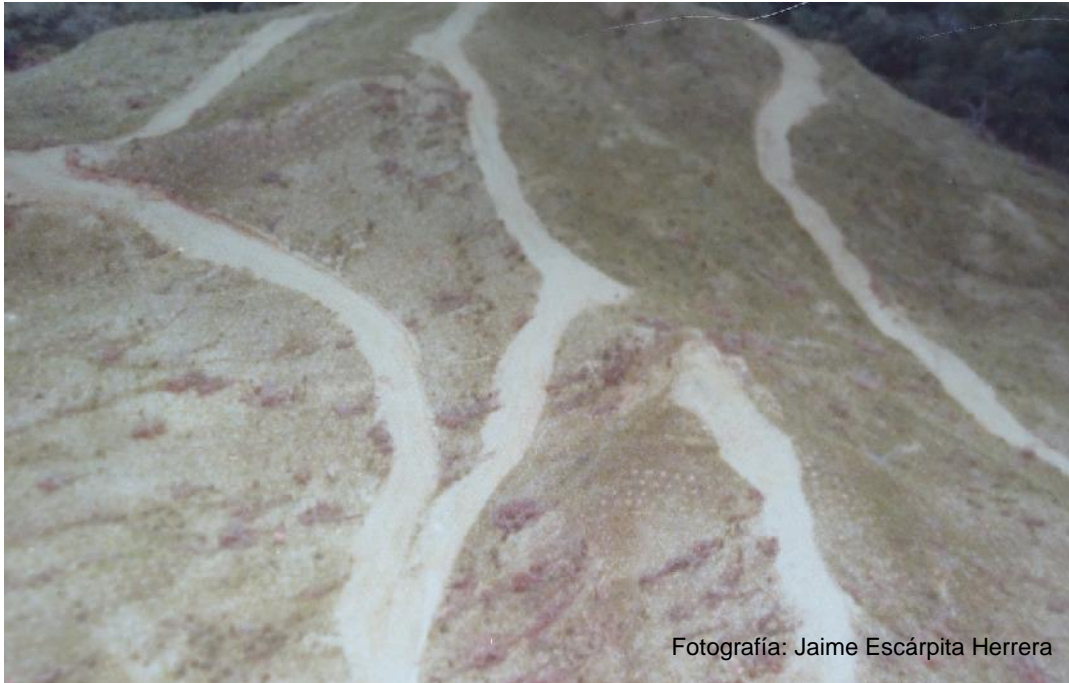


Figura 2. Vista aérea de la construcción de caminos, desmonte y apertura de cepas en 1974.



Figura 3. Construcción de caminos en 1974.



Fotografía: Jaime Escárpita Herrera

Figura 4. Labores de fumigación en los viveros.



Fotografía: Jaime Escárpita Herrera

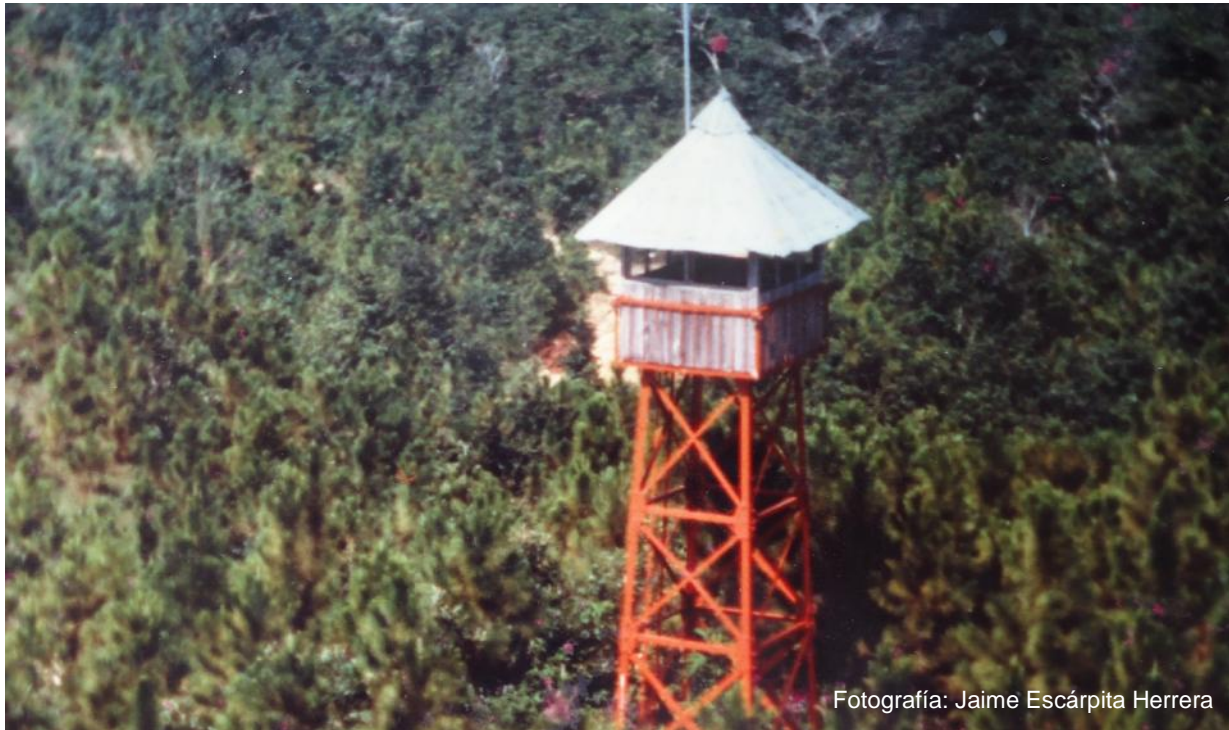
Figura 5. Transporte de los pinos en cajas para su posterior plantación.



Figura 6. Enmacetamiento.



Figura 7. Siembra de semillas.



Fotografía: Jaime Escárpita Herrera

Figura 8. Torre de observación para prevención y control de fuego.



Fotografía: Jaime Escárpita Herrera

Figura 9. Plantación de pinos de La Sabana a los dos años de edad.



Figura 10. Estado de la plantación efectuada en 1976 (edad 5 años).



Figura 11. Situación de la plantación hacia 1982.



Fotografía: Jaime Escárpita Herrera

Figura 12. Camino principal y la plantación de pinos a los 7 años de edad.



Fotografía: Jonás Álvarez Lópezello

Figura 13. Estado actual (2012) de las plantaciones de pino en La Sabana.



Fotografía: Jonas Álvarez Lópezello

Figura 14. Uso de las especies de árboles tropicales para la construcción de viviendas.

Tabla 1. Especies encontradas durante la realización de los muestreos de la vegetación, con el nombre común de la especie.

NOMBRE CIENTÍFICO / AUTOR	FAMILIA	NOMBRE COMÚN
<i>Adelobotrys</i> sp.	Melastomataceae	S/N.C.
<i>Aechmea</i> sp.	Bromeliaceae	S/N.C.
<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich. Ex DC.	Rubiaceae	ala de murciélago / catarrito
<i>Andira</i> sp.	Fabaceae	desconocido 4
<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	Tiliaceae	cabeza de chango
Araceae sp.	Araceae	S/N.C.
<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex Mart.	Arecaceae	palma para tejer
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	desconocido 2
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	mulato
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Malpighiaceae	nanche
<i>Calophyllum</i> sp.	Clusiaceae	desconocido 3
<i>Cassia grandis</i> L. f.	Fabaceae	caña fistula
<i>Castilla elastica</i> Sessé	Moraceae	hule silvestre
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Urticaceae	chancarro blanco
<i>Cedrela odorata</i> L. f.	Meliaceae	cedro
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Malvaceae	ceiba
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Bixaceae	espongolote
<i>Cojoba</i> sp.	Fabaceae	S/N.C.
<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC.	Melastomataceae	S/N.C.
<i>Conostegia</i> sp.	Melastomataceae	S/N.C.
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Boraginaceae	solerilla
<i>Costus villosissimus</i> Jacq.	Costaceae	caña agria
<i>Crotalaria</i> sp.	Fabaceae	Leguminosa
<i>Cyperus</i> sp. 1	Cyperaceae	S/N.C.
<i>Cyperus</i> sp. 2	Cyperaceae	S/N.C.
<i>Dendropanax</i> sp.	Araliaceae	Desconocido 1 y 15
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	Fabaceae	tamarindo silvestre
<i>Didymopanax morototoni</i> (Aubl.) Decne. & Planch.	Araliaceae	chancarro amarillo
<i>Enterolobium schomburgkii</i> (Benth.) Benth.	Fabaceae	desconocido 8
Especie 1		S/N.C.

Tabla 1. Continuación.

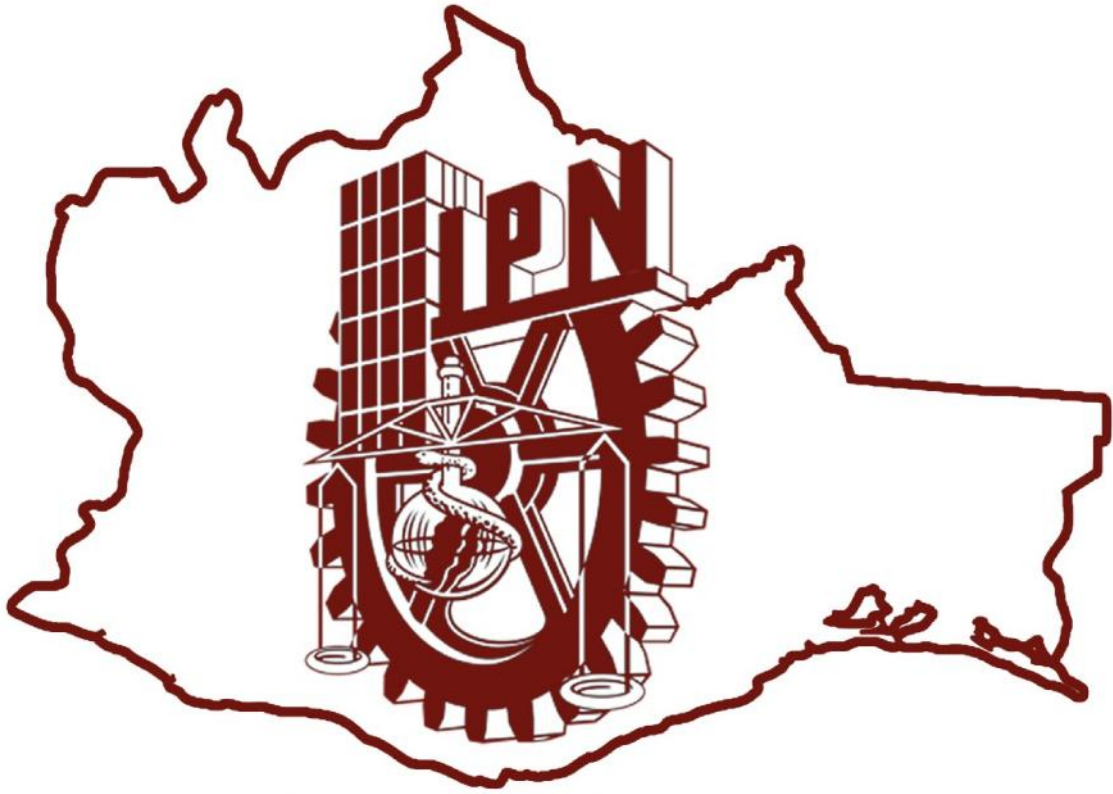
NOMBRE CIENTÍFICO / AUTOR	FAMILIA	NOMBRE COMÚN
Especie 2		S/N.C.
Especie 3		S/N.C.
Especie 4		S/N.C.
Especie 5		S/N.C.
Especie 6		S/N.C.
Especie 7		S/N.C.
Especie 8		S/N.C.
Especie 9		S/N.C.
Fabaceae sp.	Fabaceae	S/N.C.
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	S/N.C.
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	S/N.C.
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	S/N.C.
<i>Guarea</i> sp.	Meliaceae	cedrillo
<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	Malvaceae	jonote
<i>Heliconia</i> sp.	Heliconiaceae	S/N.C.
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Malvaceae	jonote amarillo
<i>Heliocarpus donnellsmithii</i> Rose	Malvaceae	jonote blanco
<i>Hyparrhenia rufa</i> (Nees) Stapf	Poaceae	pasto jaragua
<i>Licania</i> sp.	Chrysobalanaceae	desconocido 7
<i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd.	Lindsaeaceae	S/N.C.
<i>Luehea speciosa</i> Willd.	Malvaceae	S/N.C.
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	Malvaceae	S/N.C.
<i>Matayba oppositifolia</i> (A. Rich.) Britton	Sapindaceae	desconocido 11
<i>Melampodium</i> sp.	Asteraceae	S/N.C.
<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	Melastomataceae	Hojalata hoja ancha
<i>Miconia hyperprasina</i> Naudin	Melastomataceae	hojalatillo
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Bombacaceae	jonote
<i>Olmeca recta</i> Soderstr.	Poaceae	jimba
<i>Oncidium</i> sp.	Orchidaceae	S/N.C.
Orchidaceae sp.1	Orchidaceae	S/N.C.



Tabla 1. Continuación.

NOMBRE CIENTÍFICO / AUTOR	FAMILIA	NOMBRE COMÚN
<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.	Orchidaceae	S/N.C. / Exótica
<i>Ormosia isthmensis</i> Standl.	Fabaceae	desconocido 9 y 13
<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	Malvaceae	desconocido 6
<i>Paspalum</i> sp.	Poaceae	S/N.C.
<i>Passiflora coriacea</i> Juss.	Passifloraceae	S/N.C.
<i>Philodendron</i> sp.	Araceae	S/N.C.
<i>Pithecellobium arboreum</i> (L.) Urb.	Fabaceae	cañamazo
Poaceae sp. 1	Poaceae	S/N.C.
Poaceae sp. 2	Poaceae	S/N.C.
Poaceae sp. 3	Poaceae	S/N.C.
<i>Psidium guajava</i> L.	Myrtaceae	guayaba
<i>Psychotria</i> sp.	Rubiaceae	S/N.C.
Pteridophyta sp. 1	Pteridophyta	S/N.C.
Pteridophyta sp. 2	Pteridophyta	helecho arborescente
<i>Quercus glaucescens</i> Bonpl.	Fagaceae	encino blanco
<i>Quercus oleoides</i> Bonpl.	Fagaceae	encino amarillo
<i>Quercus sororia</i> Liebm.	Fagaceae	encino negro
<i>Rollinia membranacea</i> Triana & Planch.	Annonaceae	anona silvestre
<i>Scleria pterota</i> var. <i>melaleuca</i> (Rchb. ex Schtdl. & Cham.) Uittien	Cyperaceae	navajillo
<i>Sloanea tuerckheimii</i> Donn. Sm.	Elaeocarpaceae	desconocido 10
<i>Sweetia panamensis</i> Benth.	Fabaceae	guayacan
<i>Tabebuia pentaphylla</i> (L.) Hemsl.	Bignoniaceae	roble
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.	Bignoniaceae	árbol de rosa
<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	Combretaceae	peinecillo
<i>Thalia</i> sp.	Marantaceae	guajmol
<i>Vatairea</i> sp.	Fabaceae	desconocido 5 y 14
<i>Vismia mexicana</i> Schtdl.	Hypericaceae	nanchillo
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Vochysiaceae	palo blanco
<i>Vochysia hondurensis</i> Sprague	Vochysiaceae	corpo
<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.	Annonaceae	malagueta

- La orquídea exótica fue encontrada dentro de la selva alta perennifolia.
- Algunas especies no pudieron ser clasificadas dentro de alguna categoría taxonómica, sin embargo se pudieron distinguir como morfo-especies.
- Los nombres científicos y autores siguen a Tropicos (<http://www.tropicos.org/> acceso última vez en Enero 2014).
- S / N. C. = Sin nombre común por parte de los concedores locales.



CIDIR
OAXACA
30
ANIVERSARIO
1983 - 2013