



**El Colegio de la Frontera Sur**

*“Influencia de dos especies arbóreas dispersadas por ganado sobre procesos sucesionales en pastizales del trópico seco”*

**TESIS**

**Presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

**Por**

***María Guadalupe Pascacio Damián***

**2010**

# *Dedicatorias*

## *A Dios.*

*Quien me sigue regalando vida, me ha dado una linda familia y la oportunidad de aprender más.*

## *A mis hijas*

*Milani Milagros: con quien pasé noches de desvelos en mi primer año de maestría y me enseñó a luchar hasta el ultimo momento aún cuando no existieran esperanzas.  
Ahora en el cielo, es el ángel que nos cuida.*

*Laia Anaeli: desde su llegada me acompañó a campo, colocó muchas letras en la tesis, me alegra la vida y me da motivos para seguirme preparando y ser mejor.  
Es mi razón para vivir*

## *A mi esposo*

*Por su apoyo y amor, por su paciencia en los momentos difíciles de la maestría y por su ayuda en campo.*

## *A mi familia*

*Porque siempre he tenido su apoyo, cariño y amor en todo momento.*

## **AGRADECIMIENTOS**

Los agradecimientos es parte importante en mi tesis, ya que en ella están escritas las personas que contribuyeron para que terminara este trabajo de investigación. El orden no discrimina a nadie, porque todos son importantes.

Agradezco al Doctor Bruce G. Ferguson por darme de nuevo la oportunidad de trabajar con él, por ayudarme a analizar e interpretar mis datos, por su comprensión, apoyo y confianza en todo momento; no solo en lo académico sino también en los momentos difíciles que viví. Al Colegio de la Frontera sur, por darme la oportunidad estudiar la maestría; a la Dra. Lorena Ruiz por su apoyo como directora de posgrado durante 3 años de maestría y por sus consejos que me dieron fuerzas para seguir adelante, al Dr. Luis Bernardo Vázquez por su apoyo como director de posgrado al final de la tesis y a Helda Kramsky quien me apoyo en todos los tramites que tuve que realizar durante toda la maestría. Al CONACYT por brindarme la beca para estudiar y a al proyecto REFORLAN (INCO-DEV contrato PL 032132), coordinado por los Drs. Adrian Newton y Mario González por financiar mi trabajo de campo.

A los Doctores: Salvador Hernández y Jorge Castellanos por darme comentarios y correcciones en el protocolo y en el documento final de esta tesis; a la Dra. Cristina Martínez y al Dr. Jose Nahed por sus comentarios en el documento final. Al Dr. Jorge Meave de la facultad de Ciencias de la UNAM por recibirme en su área y contactarme con sus alumnos Gerardo Cervantes y Claudia Rodríguez quienes me ayudaron a comparar muestras de semillas con las suyas y encontrar nombres de algunas semillas desconocidas; a la M. en C. Martha Olvera y al Dr. Esteban Martínez del instituto de biología de la UNAM, quien me ayudaron en la identificación de semillas; a Miguel Martínez del Herbario de Ecosur, quien me ayudó en la identificación de las plántulas y a Henry Castañeda Ocaña quien me proporcionó algunos nombres de plantas para su cotejo en herbario; a Julio Cesar Llanes del laboratorio de información geográfica y estadística de Ecosur por diseñar el mapa del área de estudio.

Agradezco infinitamente a Carlos Sánchez quien estuvo en todo el trabajo de campo, desde la búsqueda de los ranchos hasta el ultimo día cuando se quito el experimento, sacando adelante esta investigación; a Darinel Grajales quién me ayudó en la colecta de semillas y en el mantenimiento del experimento, esto último, junto con su tío y su hermano Wilder Grajales. Agradezco a Lesvia Domínguez y a sus primos, por su apoyo en el muestreo de plántulas. A mi esposo Adán López quien me ayudó en el establecimiento del experimento y en muestreos de plántulas y semillas. A todas las personas que estuvieron en campo, agradezco su alegría y entusiasmo que hacía el trabajo mas ameno; su enseñanza ya que juntos aprendimos mucho y su apoyo y trabajo aun cuando yo no podía estar en campo.

A los productores: Adrián Castillejos, Antonio Constantino, Francisco Macias, Miguel Ángel Zuarth, José Ángel Gómez, Hermilo Solís y Javier Castillejos, quienes me prestaron sus ranchos y me dieron todas las facilidades para realizar el experimento en ellos. A Miguel Ángel Lopez y Manuel de Jesús Gutiérrez quienes me dieron la oportunidad de trabajar en el Laboratorio de microbiología donde revisé las muestras de semillas; al Biol. Trinidad Alemán por prestarme su estereoscopio y al Dr. Guillermo Jiménez por prestarme su cámara.

A mis compañeros y amigos de maestría en San Cristóbal por su apoyo en todo momento, tanto en las clases como fuera de ellas e incluso en los momentos difíciles; así como mis amigos de la unidad de Tabasco, con quienes estude, compartí casa, divertí y me dieron su cariño. A mis papás, hermanos, cuñados y sobrinos quienes siempre me están apoyando. A mi prima Lupita por cuidar a Laia y ayudarme para que yo terminara la tesis. A todos mis amigos de toda la vida, por las porras que me dieron fuerza para seguir adelante.

A todas las personas que de una u otra forma han contribuido a para terminar esta tesis y que me apoyaron desde el inicio de la maestría. GRACIAS

## INDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN .....	1
Palabras claves --- .....	2
INTRODUCCION	
Estado actual de la ganadería y pastizales en los Valles Centrales de Chiapas (VCCh) .....	2
La nucleación como proceso clave en la dinámica de la vegetación en pastizales ---	3
Árboles dispersados por ganado como núcleos sucesionales .....	4
MATERIALES Y METODOS	
Descripción del área de estudio .....	6
Establecimiento de las parcelas de monitoreo .....	7
Lluvia de semillas .....	9
Plántulas reclutadas .....	11
Condiciones de micrositio .....	12
Análisis estadístico .....	13
RESULTADOS	
Descripción de los pastizales .....	14
Lluvia de semillas .....	15
Densidad de semillas .....	17
Formas de dispersión de las semillas .....	18
Formas de crecimiento de las semillas .....	19
Riqueza de especies en la lluvia semillas .....	20
Plántulas reclutadas .....	21
Densidad de la plántulas reclutadas .....	22
Densidad de plántulas por cada forma de dispersión de sus semillas .....	23
Banco de plántulas por forma de crecimiento .....	24
Riqueza de especies de las plántulas reclutadas .....	25

Efectos de árboles núcleos sobre condiciones de micrositio .....	26
<b>DISCUSIÓN</b>	
Lluvia de semillas .....	34
Plántulas reclutadas .....	36
Microambiente .....	37
Implicaciones para la sucesión y restauración ecológica en pastizales .....	38
<b>CONCLUSIONES</b> .....	
<b>BIBLIOGRAFIA</b> .....	
Apéndice 1. Semillas encontradas en las trampas de <i>G. ulmifolia</i> y <i>P. dulce</i> por distancia desde el tallo medida en función del radio de la copa .....	47
Apéndice 2. Plántulas encontradas alrededor de <i>G. ulmifolia</i> y <i>P. dulce</i> por distancia desde el tallo medida en función del radio de la copa .....	51

## **INDICE DE FIGURAS**

Figura 1. Ubicación de los ranchos con los árboles de estudio .....	7
Figura 2. Dos <i>P. dulce</i> con trampas para colectar la lluvia de semillas desplegadas a 0.5, 1.5 y 2.5 radios de la copa desde sus tallos .....	10
Figura 3. Diagrama del arreglo espacial de las trampas para evaluar la lluvia de semillas y el banco de plántulas .....	11
Figura 4. Área de los testigos en la que se evaluó el banco de plántulas .....	12
Figura 5. Esquema de la toma de datos de micrositio .....	13
Figura 6. Densidad de semillas (semillas $m^{-2}día^{-1}$ ) por especie núcleo y fecha de muestreo. ....	16
Figura 7. Promedio de lluvia de semillas durante un año de muestreo por especie núcleo y posición relativa a la copa .....	17
Figura 8. Riqueza de especies (número de especies) en la lluvia de semillas por especie núcleo y posición relativa a la copa .....	21
Figura 9. Densidad de plántulas reclutadas (plántulas $m^{-2}$ ) por especie núcleo y posición relativa a la copa .....	22

Figura 10. Curvas de acumulación de especies (riqueza de especies) de las plántulas reclutadas en cada radio de distancia en ambas especies núcleos	26
Figura 11. Compactación del suelo (resistencia a la penetración) por periodo de muestreo y radio de muestreo en ambas especies núcleo	27
Figura 12. Porcentaje de humedad del suelo por especie núcleo, posición relativa a la copa y muestreo	29
Figura 13. Temperatura ambiental ( $^{\circ}\text{C}$ ) por especie núcleo y posición relativa a la copa	30
Figura 14. Temperatura ambiental ( $^{\circ}\text{C}$ ) por especie núcleo y posición relativa a la copa en cada muestreo	31
Figura 15. Intensidad lumínica ( $\text{lumen m}^{-2}$ ) por especie núcleo y posición relativa a la copa	32
Figura 16. Intensidad lumínica ( $\text{lumen m}^{-2}$ ) por especie núcleo y posición relativa a la copa en cada muestreo	33

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Árboles núcleos muestreadas en cada rancho	8
Tabla 2. Especies que contribuyeron mas de 1 % a la lluvia de semillas colectada a lo largo del año	16
Tabla 3. Densidad de semillas ( $\text{semillas m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) por especie núcleo y forma de dispersión	19
Tabla 4. Densidad de semillas ( $\text{semillas m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) por especie núcleo y forma de crecimiento	20
Tabla 5. Plántulas reclutadas ( $\text{plántulas/m}^2$ ) por especie núcleo y periodo de muestreo	23
Tabla 6. Densidad de plántulas ( $\text{plántulas m}^{-2}$ ) por especie núcleo y forma de dispersión	24
Tabla 7. Banco de plántulas ( $\text{plántulas/m}^2$ ) por especie núcleo y forma de crecimiento	25

“Influencia de dos especies arbóreas  
dispersadas por ganado  
sobre procesos sucesionales  
en pastizales del trópico seco”



## RESUMEN

Se evaluó el efecto de *Pithecellobium dulce* y *Guazuma ulmifolia*, ambas especies dispersadas por el ganado, sobre la regeneración forestal en ocho pastizales de los Valles Centrales de Chiapas. Se compararon la lluvia de semillas de todas las formas de vida y las condiciones microambientales prevalecientes a diferentes radios de las copas: copa interior, exterior y pastizal abierto, medidas a partir del tallo. Se muestreó el banco de plántulas en áreas de la copa interior, intermedia, exterior y pastizal abierto (testigo) al inicio y final del experimento. Las condiciones microambientales: intensidad de luz, temperatura, humedad y compactación del suelo se midieron en tres temporadas (junio, septiembre y diciembre).

Cayeron un total de 55 823 semillas en las trampas durante 12 meses, con un pico para ambas especies núcleos entre septiembre y octubre, y un pico secundario para *G. ulmifolia* en diciembre. Se determinaron 131 morfoespecies que cayeron en las trampas alrededor de *G. ulmifolia* y 110 en las de *P. dulce*, siendo más frecuentes las semillas endozoócoras (dispersadas por animales que defecan sus semillas) en un 41% y en un 25% por semillas anemócoras (dispersadas por viento), así como semillas de hierbas (43%) y árboles (23%). Para ambas especies, la densidad y riqueza de semillas y densidad de plántulas fue significativamente mayor en el radio interior que en el exterior y testigo. Nueve de 37 especies de árboles y 12 de 39 especies endozoócoras (de todas las formas de vida) representadas en la lluvia de semillas también estuvieron presentes como plántulas en los pastizales.

Se determinaron 159 morfoespecies de plántulas que cayeron en las trampas alrededor de *G. ulmifolia* y 60 en las de *P. dulce*; siendo más abundantes las plántulas herbáceas (41.9%) y arbustivas (18.2%) y las de dispersión por ectozoocoria (23%) y anemocoria (24%). La densidad disminuyó del primer muestreo al final. La compactación y humedad del suelo fueron iguales entre las especies y entre los radios de muestreo, mientras que la temperatura ambiental y la intensidad lumínica fueron significativamente mayores en los radios de muestreo externos a la copa de los árboles núcleos que debajo de ellos.

Los resultados demuestran el potencial de éstas especies previamente dispersados por el ganado como núcleos de regeneración, lo cual es un paso inicial en la restauración de bosques tropicales secos.

**Palabras claves:** Banco de plántulas, dispersión de semillas, efecto nodriza, *Guazuma ulmifolia*, microambiente, nucleación, *Pithecellobium dulce*, regeneración forestal, sistemas silvopastoriles.

## INTRODUCCION

### ***Estado actual de la ganadería y pastizales en los Valles Centrales de Chiapas (VCCh)***

En América Latina, cerca de 200 000 ha de cobertura forestal son convertidos anualmente a pastizales con graves efectos ambientales, sociales y económicos. En el estado de Chiapas, la disminución de las áreas arboladas y de diversidad biológica coincide con la expansión de la ganadería, la agricultura, el desmonte ilegal y los conflictos agrarios (Alemán Santillán *et al.*, 2007).

Al mismo tiempo, la ganadería es parte de las estrategias de sobrevivencia del sector campesino y tiene un papel central en el aumento del capital económico de las familias pobres (*Idem*). En Chiapas, para el año de 1994 habían 2 856 584 ha dedicadas a la ganadería y para el 2005 esta cifra se había aumentado a 3 060 273 ha (INEGI, 1995, 2006). En los Valles Centrales de Chiapas (VCCh), la ganadería es una de las actividades más importantes y representa una forma de vida atractiva para las familias rurales. Empero, el manejo inadecuado del pastoreo está causando sobrepastoreo, degradación del suelo (Alemán Santillán *et al.*, 2007) y pérdida de superficies arboladas.

Un bosque perturbado tiene la capacidad de recuperación natural a través de: A) la dispersión de semillas por medio del viento y los animales; B) el banco de semillas, es

decir, semillas enterradas (generalmente especies de árboles pioneras) que llegaron al sitio antes de la perturbación; C) el banco de plántulas que persisten por años en un estado de desarrollo arrestado y D) a partir de la producción de rebrotes desde las bases de los tallos o raíces (Uhl *et al.*, 1990). Sin embargo, en áreas de pastizales con uso intenso y prolongado, la aplicación de agroquímicos, arado o quemadas frecuentes eliminan estas tres últimas fuentes de regeneración.

La regeneración vía dispersión de semillas también es limitada, debido a la falta de dispersión de semillas y las condiciones extremas que se presentan en áreas abiertas. La falta de fuentes de germoplasma y de animales dispersores de semillas es una de las limitaciones más comunes en la regeneración en pastizales. Por ejemplo, en pastizales abandonados adyacentes a la estación biológica “Las Alturas”, en el sureste de Costa Rica, la lluvia de semillas fue nueve veces menor en pastizales abiertos alejados de los árboles que en un bosque primario de un área protegida (Holl, 2002). La competencia por luz y agua ejercida por pastos y malezas sobre las plántulas colonizadoras, la depredación de semillas, la herbivoría, la falta de nutrientes, la compactación del suelo y la sequedad estacional limitan la regeneración forestal en muchos lugares (Uhl *et al.*, 1990, Holl, 1999, Holl *et al.*, 2000, Guariguata y Ostertag, 2002). Por estas limitaciones, aunque los pastizales degradados sean abandonados, la regeneración boscosa no está asegurada en una escala temporal humana (Uhl *et al.*, 1990, Holl, 1999, Ferguson *et al.*, 2003).

### ***La nucleación como proceso clave en la dinámica de la vegetación en pastizales***

En la búsqueda de opciones de manejo para áreas de pastizales degradados un modelo a seguir es la nucleación. Este fenómeno fue descrito por Yarranton y Morrison (1974), como el establecimiento de grupos de plantas colonizadoras que facilitan la colonización de especies sucesionales más tardías, formando islas de regeneración, mediante el mejoramiento de las condiciones microclimáticas, el mejoramiento de la disponibilidad de nutrientes y el aumento en la lluvia de semillas bajo estas plantas nodrizas. Yarranton y Morrison trabajaron en dunas, pero también en los pastizales los árboles remanentes y árboles y arbustos pioneros juegan un papel clave en la creación

de condiciones adecuadas para los colonizadores subsiguientes (p .ej.. Vieira *et al.*, 1994).

Los árboles y arbustos en pastizales también crean hábitat para animales que transitan desde el bosque, proporcionando sitios de anidación, alimentación y descanso de aves residentes y migratorias (Harvey y Haber, 1999). Esto incrementa la lluvia de semillas de especies leñosas alrededor de estos árboles (Duncan y Chapman, 2003, Guevara *et al.*, 1992, Holl, 2002, Vieira *et al.*, 1994, Zahawi y Augspurger, 1999). Por ejemplo en los Tuxtlas, Veracruz, México, en la lluvia de semillas producida por murciélagos y aves frugívoras bajo árboles aislados en pastizales se encontraron 4145 semillas de 68 especies y 23 familias (Galindo-González *et al.*, 2000). La lluvia de semillas es menor en pastizal abierto comparado con áreas con árboles. Por ejemplo, en parches de arbustos *Cordia multispicata* en el noreste de Pará, Brasil se encontró 17 veces mayor densidad de semillas que en pastizal sin árboles, registrando semillas de siete especies leñosas (Vieira *et al.*, 1994).

Cuando las semillas caen bajo la copa de un árbol aislado (independientemente del vector de dispersión) tienen mayores posibilidades de germinar y sobrevivir por las condiciones microambientales que encuentran (Loik y Holl, 1999). Esto aumenta el banco de plántulas bajo los árboles aislados. Por ejemplo, en el noreste de Pará, Brasil, la densidad y diversidad de plántulas arbóreas en pastizales con arbustos de *Cordia multispicata* fue mayor que en pastizales con sólo el pasto *Panicum maximum*. Las plántulas presentan mayor crecimiento en las áreas con el arbusto debido a que la concentración de nitrógeno es dos veces mayor que en la zona de pastizales (Vieira *et al.*, 1994). Entonces, las especies pioneras que mejoren el sustrato, aumenten la dispersión de semillas y faciliten la colonización de otras especies forestales determinan los patrones de regeneración forestal en pastizales .

### ***Árboles dispersados por ganado como núcleos sucesionales***

En los Valles Centrales de Chiapas (VCCh), como en la mayor parte del neotrópico, la alimentación del ganado está basada en el pastoreo, principalmente de pastos que

tienen una marcada reducción de la producción por hectárea durante la época de estiaje (Alemán Santillán *et al.*, 2007). Las hojas y los frutos de las especies leñosas sirven como complemento alimenticio del ganado en épocas de seca (Alemán Santillán *et al.*, 2007).

Al consumir los frutos de estas especies, el ganado escarifica las semillas, las dispersa e incluso les da sustrato para la germinación en boñigas (Miceli-Méndez *et al.*, 2008). Entre las especies favorecidas por este agente dispersor en el trópico seco chiapaneco encontramos: *Parmentiera aculeata* (Kunth) Seemann, *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth., *Acacia pennatula* (Schlecht. & Cham.) Benth, *A. farnesiana* (L.) Willd., *Senna atomaria* (L.) H.S.Irwin & Barneby, *Guazuma ulmifolia* Lam., *Psidium guajava* L., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., y otras (Pascacio Damián, 2006, Miceli-Méndez *et al.*, 2008). El establecimiento de estos árboles por medio del manejo del ganado tiene potencial de aplicación a la restauración forestal. Sin embargo, no se ha documentado su funcionamiento como núcleos de regeneración.

Las semillas de *G. ulmifolia* y *P. dulce* son dispersadas por el ganado y figuran entre las especies arborescentes pioneras más comunes en pastizales de los VCCh y de otras áreas de trópico seco (Ferguson, 2001, Pascacio Damián, 2006, Miceli-Méndez *et al.*, 2008, Miceli Méndez, 2008). Ambas especies proveen múltiples beneficios para los campesinos, incluyendo sombra, forraje, leña, carbón, madera y medicinas (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999). No obstante, en ocasiones éstas especies son tan abundantes que los campesinos las consideran malezas y las eliminan de sus pastizales.

*G. ulmifolia* es usado como árbol forrajero dado a su alta capacidad de rebrotar ante el ramoneo frecuente (observación personal), por su alto contenido de nutrientes: 17 % de proteína, 26 % de fibra y 9 % de ceniza (Francis, 1991) y su capacidad mejoradora de suelo (Giraldo, 2003). Esta combinación de características, dispersión por ganado, función como núcleos de colonización y utilidad para los productores, hace de *G. ulmifolia* y *P. dulce* especies promisorias como catalizadores de la regeneración forestal. Su uso en sistemas silvopastoriles ha sido promovido por especialistas

(Zamora *et al.*, 2001, Giraldo, 2003, Jiménez-Ferrer *et al.*, 2008) y muchos ganaderos conservan algunos individuos de ambas especies. Más allá de tolerar o facilitar el crecimiento de estas especies, un ganadero del Municipio de Villacorzo ha alimentado a sus vacas con los frutos de *G. ulmifolia* con la intención y el efecto de aumentar las poblaciones del árbol en su pastizal (Miceli-Méndez *et al.*, 2008).

En este trabajo se evaluó el efecto que tienen los árboles de *Pithecellobium dulce* y *Guazuma ulmifolia*, presentes en pastizales, sobre la lluvia de semillas, el banco de plántulas y las condiciones microambientales. Se comprobó las hipótesis: 1) entre menos distancia existe desde la copa de los árboles, mayor es la densidad de semillas y riqueza de especies en la lluvia de semillas y plántulas reclutadas; 2) Las especies dispersadas por animales y las dispersadas por el viento serán especialmente favorecidas por el efecto núcleo; 3) las plantas leñosas también serán favorecidas por el efecto núcleo arribando primero las especies pioneras; y 4) en las inmediaciones de los árboles las condiciones microambientales que causan estrés hídrico en las semillas y plántulas son más moderadas que lejos de ellos.

Estos conocimientos ayudarán a comprender mejor el rol de los árboles en los pastizales y permitirán diseñar estrategias de manejo para mantener la capacidad de recuperación del pastizal al momento de un cambio en el uso del suelo.

## **MATERIALES Y METODOS**

### ***Descripción del área de estudio***

El trabajo se realizó en ocho ranchos ubicados en los VCCh al oeste del estado de Chiapas, México, en los límites de la Depresión Central y la Sierra Madre. Los ranchos se ubican entre 16° 11' y 16° 20' N, entre 93° 31' y 93° 30' O, y entre 568 y 651 msnm (fig. 1; tabla 1), en los municipios de Villaflores y Villacorzo.

La vegetación en ambos municipios es selva baja caducifolia y el clima va en un gradiente desde cálido subhúmedo, cálido húmedo, semicálido subhúmedo hasta semicálido húmedo, todos con abundantes lluvias en verano (Gobierno del Estado de Chiapas, 2005; H. Ayuntamiento de Villacorzo, 2005; H. Ayuntamiento de Villaflores, 2005). Villaflores tiene una temporada lluviosa que se extiende de mayo a octubre, con una precipitación media anual de 1209 mm y temperatura media anual de 24.3 °C. Los suelos son ácidos (pH de 5.0 a 5.3) y en general contienen poca materia orgánica. Son clasificados como cambisoles, litosoles, regosoles, vertisoles y rendzinas (H. Ayuntamiento de Villaflores, 2005).

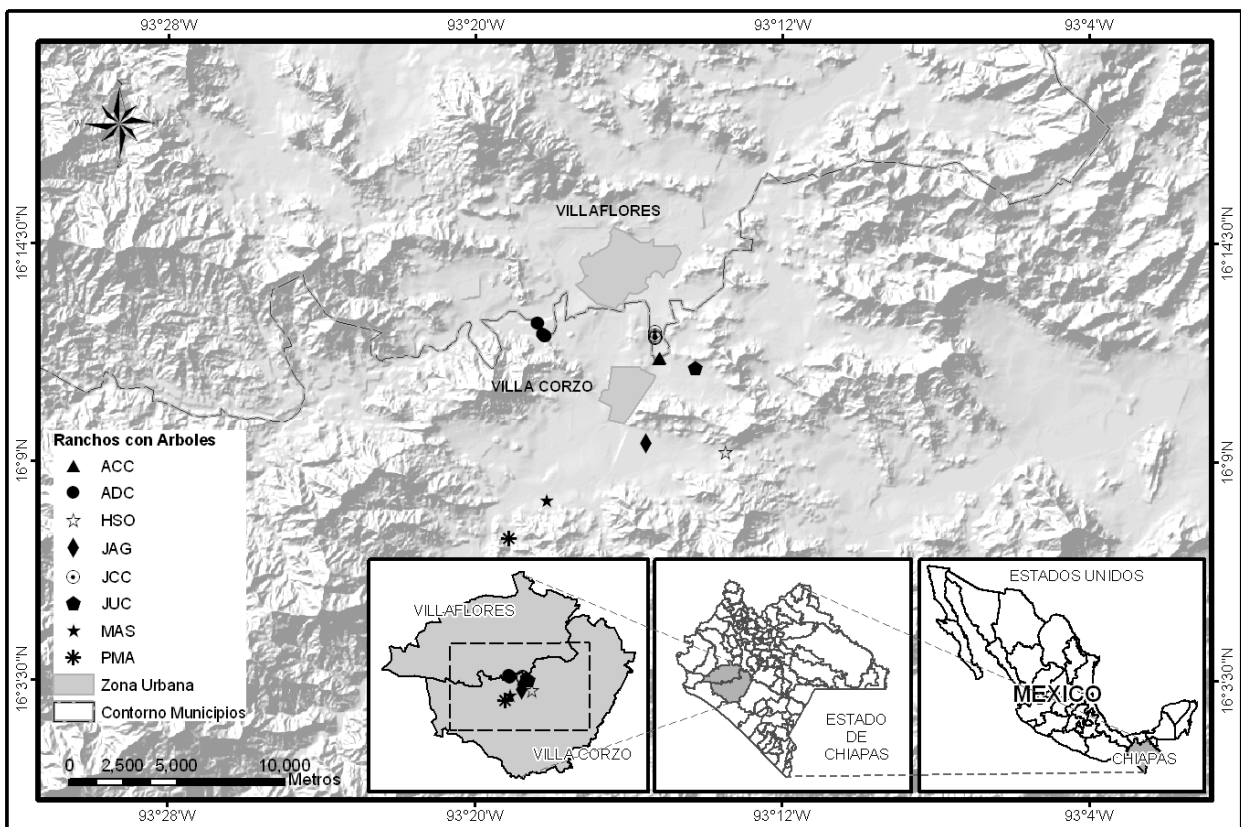


Figura. 1. Ubicación de los ranchos con los árboles de estudio.

### ***Establecimiento de las parcelas de monitoreo***

El estudio se llevó a cabo en pastizales de ocho ranchos. A cada propietario se le entrevistó mediante un cuestionario semiestructurado para conocer la historia del uso del suelo. Se buscaron ranchos que contaran con ambas especies núcleos, pero resultó difícil de encontrar. En mayo, 2008, se eligieron ocho árboles de *P. dulce* (“guamuchil”)

y ocho árboles de *G. ulmifolia* (“cuahulote” ó “guácimo”), ubicados en pastizales dominados por pasto estrella (*Cynodon plectostachyus*) y aislados de otros árboles que podrían influir en las variables de interés. En cada árbol se midió la distancia a los árboles o remanentes de bosques más próximos. En noviembre, por decisión del propietario se tuvo que abandonar un rancho con cinco *P. dulce*. Dos de estos árboles fueron reemplazados, uno en un rancho adicional y otro en un rancho que ya participaba en el estudio (tabla 1). En ocasiones, se cayeron las trampas y se perdieron los datos para un periodo de muestreo (15 días, aproximadamente). El promedio de días muestreados para las trampas de los árboles muestreados durante el año entero fue  $327 \pm 28$ . Las copas de los ocho *G. ulmifolia* median  $15.2 \pm 4.8$  m en diámetro, mientras los de diez *P. dulce* median  $11.9 \pm 4.9$  m (Tabla 1).

Tabla 1. Árboles núcleos muestreadas en cada rancho.

Individuo	Especie	Rancho	Diámetro de la copa (m)	Periodo de muestreo	Coordenadas geográficas	
					latitud nte.	longitud oeste
1*	<i>G. ulmifolia</i>	ACC	13.28	mayo 2008 – mayo 2009	16° 19'36''	-93° 25'30''
2*	<i>G. ulmifolia</i>	PMA	24.45	mayo 2008 – mayo 2009	16° 11'79''	-93° 31'83''
3*	<i>G. ulmifolia</i>	MAS	18.05	mayo 2008 – mayo 2009	16° 13'35''	-93° 30'19''
4*	<i>G. ulmifolia</i>	JAG	16.92	mayo 2008 – mayo 2009	16° 15'76''	-93° 25'88''
5*	<i>G. ulmifolia</i>	HSO	12.7	mayo 2008 – mayo 2009	16° 15'40''	-93° 22'44''
6*	<i>G. ulmifolia</i>	ADC	8.35	mayo 2008 – mayo 2009	16° 20'27''	-93° 30'29''
7*	<i>G. ulmifolia</i>	ADC	15	mayo 2008 – mayo 2009	16° 20'29''	-93° 30'27''
8*	<i>G. ulmifolia</i>	ADC	12.95	mayo 2008 – mayo 2009	16° 20'38''	-93° 30' 37''
9*	<i>P. dulce</i>	JCC	13.72	mayo 2008 – noviembre 2009	16° 20'35''	-93° 25'50''
10*	<i>P. dulce</i>	JCC	8.65	mayo 2008 – noviembre 2009	16° 20'47''	-93° 25'51''
11*	<i>P. dulce</i>	JCC	23.2	mayo 2008 – julio 2008	16° 20'21''	-93° 25'50''
12	<i>P. dulce</i>	JUC	8.8	agosto 2008 – mayo 2009	16° 18'95''	-93° 23'74''
13*	<i>P. dulce</i>	JCC	9.66	mayo 2008 – julio 2008	16° 20'24''	-93° 25'48''
14	<i>P. dulce</i>	ADC	8.13	agosto 2008 – mayo 2009	16° 20'81''	-93° 30'62''
15*	<i>P. dulce</i>	JCC	7.8	mayo 2008 – noviembre 2009	16° 20'26''	-93° 25'45''
16*	<i>P. dulce</i>	ACC	16.8	mayo 2008 – mayo 2009	16° 19'33''	-93° 25'35''
17*	<i>P. dulce</i>	ADC	12	mayo 2008 – mayo 2009	16° 20'81''	-93° 30'59''
18*	<i>P. dulce</i>	ADC	10.56	mayo 2008 – mayo 2009	16° 20'30''	-93° 30'30''

\* Indica los árboles que fueron muestreados para obtener datos de las plántulas que se reclutan a diferentes distancias del árbol núcleo.



Alrededor de cada árbol se colocó un cerco eléctrico o de alambre de púas a una distancia desde el tallo de 1.5 radios de la copa más 1.5 m para evitar la entrada del ganado y simular el abandono del pastizal. Dentro de los cercos, no se realizó ningún manejo durante el transcurso del estudio. Como parcelas testigo, a una distancia de 2.5 radios de la copa se encerraron tres triángulos equiláteros de 3 m de lado (Fig. 3). Se utilizó el radio de la copa para estandarizar la metodología de muestreo ya que el tamaño de un árbol núcleo podría determinar su área de influencia como núcleo para la lluvia de semillas y como moderador de microclima (Durr y Rangel, 2002).

### ***Lluvia de semillas***

Para evaluar el efecto núcleo de las dos especies arbóreas sobre la densidad de semillas que llegan al pastizal, se estimó la lluvia de semillas a tres distancias a partir del tallo del árbol elegido: copa interior (0.5 radios de la copa), copa exterior (1.5 radios) y pastizal abierto o testigo (2.5 radios). En cada una de estas distancias se colocaron tres trampas de malla en forma cónica con una superficie de captación de 0.25 m<sup>2</sup> y una apertura de malla de 0.1 cm, separadas 80 cm del suelo con el fin de evitar el contacto con el pasto (Fig. 2). La primera trampa se colocó bajo la copa del árbol eligiendo aleatoriamente un punto cardinal o en su defecto buscando que las trampas testigo (2.5 radios) quedaran lo más lejanas posibles de los árboles circundantes. Las siguientes trampas se colocaron a 120° una de la otra, como se ilustra en la figura 3. *G. ulmifolia* tuvo un área total de captura de semillas de 18 m<sup>2</sup> y *P. dulce* varió de 18 a 11.25 m<sup>2</sup> debido a los árboles que se perdieron después de noviembre (tabla 1).

Las semillas contenidas en cada trampa se colectaron cada 15 días durante un año (mayo 2008 a mayo 2009). Se clasificaron las semillas por morfoespecies (conjuntos de semillas distinguidas de otras por su forma y tamaño) y se identificaron con ayuda de manuales taxonómicos, colectas que se realizaron en los alrededores del área de estudio y cotejo con la colección de frutos y semillas del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, así como con la ayuda de investigadores expertos. Se clasificó el tipo de dispersión de cada especie mediante consultas de literatura y la morfología de los frutos. Semillas encontradas dentro del excremento de

aves fueron catalogadas como endozoócoras. Las especies mas frecuentes fueron clasificadas por etapa sucesional.



Figura. 2. Dos *P. dulce* con trampas para coleccionar la lluvia de semillas desplegadas a 0.5, 1.5 y 2.5 radios de la copa desde sus tallos.

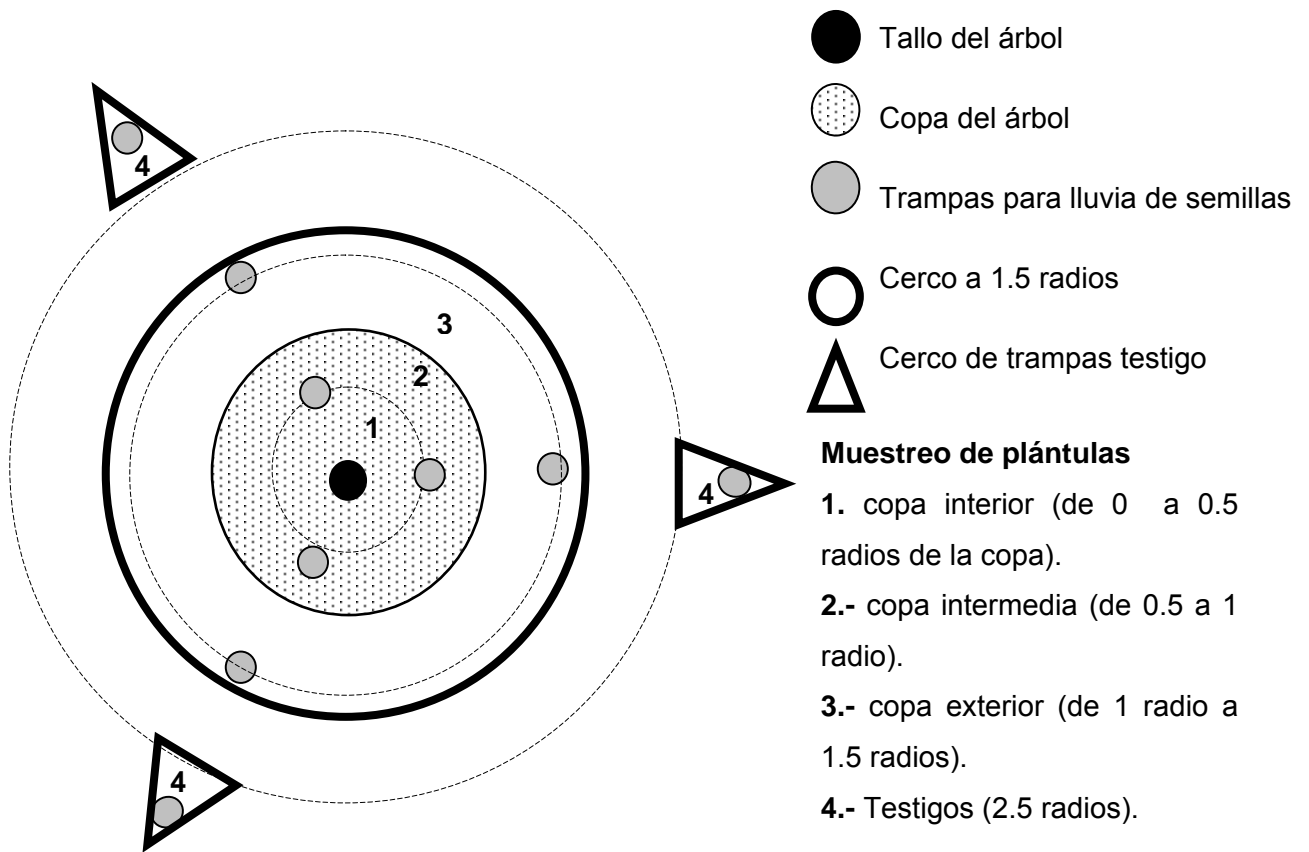


Figura 3. Arreglo espacial de las trampas para evaluar la lluvia de semillas y el banco de plántulas. Los círculos de líneas punteadas son los radios de distancia de muestreo en función del dosel (0.5, 1.5 y 2.5 radios, respectivamente).

### ***Plántulas reclutadas***

El efecto de los árboles sobre la densidad de plántulas que tenían una altura  $\geq 15$  cm, se evaluó en los meses de junio y diciembre. Para esto se cuantificó el banco de plántulas en intervalos de distancias a partir de los tallos: 1) bajo la copa interior, de 0 a 0.5 radios de la copa; 2) bajo la copa intermedia, de 0.5 a 1 radio; 3) fuera de la copa, al exterior de 1 a 1.5 radios; y 4) en pastizal abierto (a 2.5 radios) dentro de los cercos testigos (Fig. 3), evitando el área bajo la trampa y los primeros 0.5 m colindantes con el cerco (Fig. 4). El área de muestreo de plántulas abarcó un total de 2848 m<sup>2</sup>, de las cuales 306 m<sup>2</sup> corresponden al radio de muestreo interior, 917 m<sup>2</sup> al radio intermedio, 1529 m<sup>2</sup> al radio exterior y 96 m<sup>2</sup> a los testigos. Valores de acuerdo a las copas de los árboles (Tabla 1).

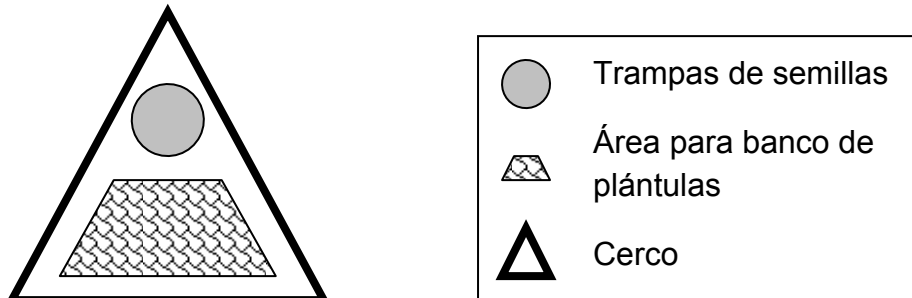


Figura 4. Área de los testigos en la que se evaluó el banco de plántulas.

Una vez contadas las plántulas se identificaron con la ayuda de botánicos expertos y mediante el cotejo con muestras registradas en el herbario de ECOSUR. Para cada especie se identificó el tipo de dispersión con la ayuda de la literatura y por la forma de los frutos.

### ***Condiciones de micrositio***

Para saber si los árboles modifican el microambiente, se evaluó de manera puntual la temperatura, la intensidad de luz, así como humedad y compactación del suelo en los meses de junio, septiembre y diciembre del 2008. Estas variables se midieron en las mismas distancias desde los tallos de los árboles núcleos utilizadas para el muestro de semillas (Fig. 3).

La intensidad de la luz y la temperatura se registraron mediante tres sensores de adquisición de datos (HOBO<sup>®</sup> modelo H8). Se colocó un sensor en cada distancia de muestreo y a un metro de la trampa de semillas para evitar el efecto de sombra (Fig. 5). Los tres dispositivos por árbol estuvieron desplegados en una misma dirección. Cada hora los sensores fueron rotados simultáneamente a otra dirección dentro de la misma distancia. La colecta de datos se realizó de las 12:00 a las 15:00 horas, con lo que se evitó la interferencia de la sombra del dosel sobre la temperatura. La compactación del suelo se midió con un penetrómetro de bolsillo a la misma distancia de la trampa (1 m), promediando 4 lecturas tomadas en cada una en las esquinas de un cuadrado de 0.25 m<sup>2</sup> (Fig. 5). En esta misma área se colectó una muestra de suelo de 200 g hasta una profundidad de 5 cm. Las muestras fueron secadas en un horno a 105 °C hasta obtener

peso constante y luego se determinó el porcentaje de humedad por el método gravimétrico (Israelsen, 1985).

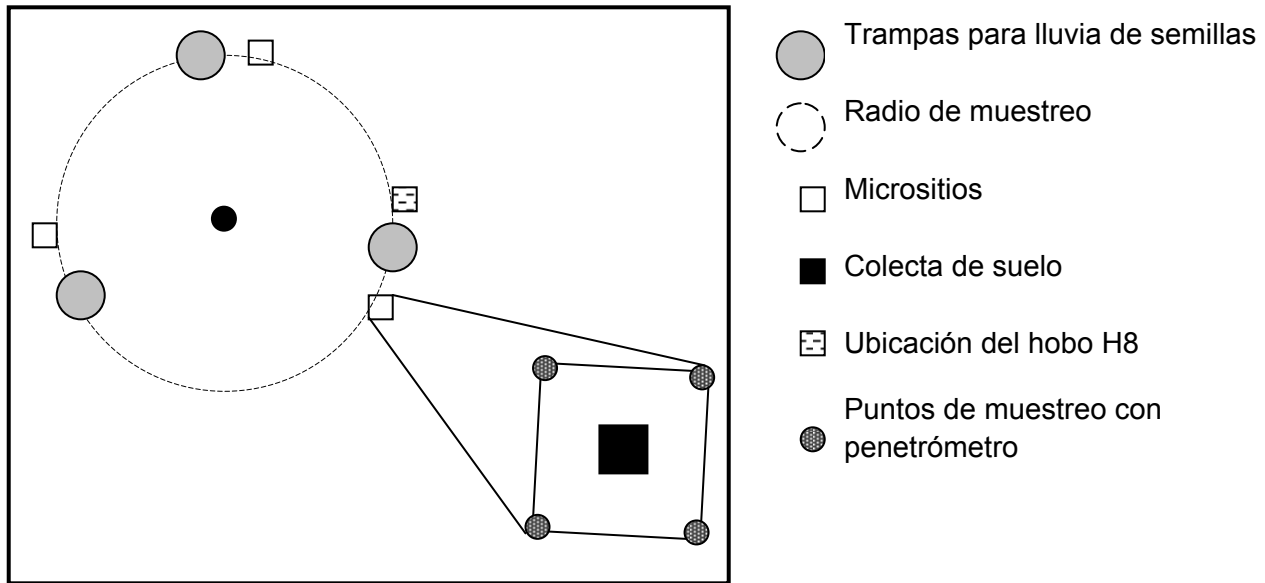


Figura. 5. Esquema de la toma de datos de micrositio.

Para los datos de microclima se midieron 2 árboles por día con un total de 6 a 8 árboles por periodo de muestreo. Cabe señalar que las mediciones microambientales para *P. dulce* de diciembre se tomaron en un día parcialmente nublado.

### **Análisis estadístico**

Previo al análisis estadístico, la base de datos de semillas colectadas por trampa se estandarizó a semillas  $m^{-2} día^{-1}$  ya que la totalidad de días de colecta por árbol varió (promedio de días de colecta de  $327 \pm 28$ ), debido a las pérdidas y anexionas de árboles y a que en ocasiones se cayeron trampas. Ya que las distancias de muestreo para el banco de plántulas tuvieron áreas diferentes por los distintos tamaños de copa, estos datos se estandarizaron en unidades de individuos  $m^{-2}$ . Una vez estandarizados los datos, se realizó un análisis exploratorio para evaluar la normalidad de la distribución de los datos e identificar valores atípicos y extremos (Fry 1993).

Para comparar lluvia de semillas, plántulas reclutadas y variables microambientales entre especies de árbol núcleo, las diferentes distancias desde los tallos (radios de

muestreo) y las épocas de muestreo, se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) ( $p < 0.05$ ) para cada caso. Previo al ANDEVA se evaluó la homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Levene (Fry 1993). Para los casos en que no se cumplieron los supuestos del ANDEVA, a los datos se les aplicó una transformación de raíz cuadrada, además de eliminar los datos atípicos y los extremos. Aún después de este procedimiento no se alcanzaron los supuestos, y se realizaron pruebas no paramétricas.

Para muestras relacionadas (*p .ej.* entre radios y entre épocas de colecta) se aplicaron pruebas de Friedman seguidas por las de Wilcoxon. La prueba de Wilcoxon es más robusta y es más sensible para detectar diferencias significativas que la prueba de Friedman (Zimmerman y Zumbo 1993), cosa que sucedió en diversas ocasiones, por lo que se decidió utilizar la prueba de Wilcoxon para reportar los resultados.

Para las comparaciones entre muestras independientes (*p .ej.*, especies de árbol nodriza), se utilizaron las pruebas Mann-Whitney. Para evaluar la riqueza de especies en la lluvia de semillas por distancia se utilizó pruebas de ANDEVA; mientras que la riqueza de especies de las plántulas reclutadas se estimó mediante curvas de acumulación de especie o curvas de rarefacción. Todos los análisis se realizaron en SPSS versión 12.0, excepto la riqueza de las plántulas reclutadas la cual se realizó en el programa R.

## RESULTADOS

### ***Descripción de los pastizales***

Según las observaciones y entrevistas con los productores participantes, los pastizales bajo estudio están dominados por pasto estrella (*Cynodon plectostachyus*) en asociación con pasto jaragua (*Hyparrhenia rufa*), grama (*Cynodon dactylon*), Insurgente (*Brachiaria brizantha*), señal (*Brachiaria decumbens*) y tanzania (*Panicum maximum*). Tienen entre 15 y 30 años de uso. La mayoría de ellos tienen un manejo rotacional que consiste en 0.5 a 6 días de uso y de 20 a 30 días de descanso en época de lluvias.

Algunos ranchos no tienen divisiones por lo que el ganado permanece todo el tiempo dentro del mismo pastizal, práctica que se vuelve más común durante la época de secas, cuando la pastura es escasa.

En los pastizales se han establecido de forma natural árboles como: *P. dulce*, *G. ulmifolia*, *Gliricida sepium*, *Ficus benjamina*, *F. glabrata*, *E. cyclocarpum* y *A. pennatula*. En adición, los productores han sembrado árboles incluyendo: *Tabebuia rosea*, *Acrocomia vinifera*, *P. dulce*, *G. sepium* y *F. benjamina*. Los árboles son empleados como sombra para los animales, como madera o son consumidos por el ganado (frutos u hojas).

Para combatir las malezas, algunos productores fumigan con herbicidas incluyendo Gramoxone (Paraquat), Tordon (Triclopyr y Picloram) y Faena (Glifosato) antes de las lluvias para controlar malezas como *Acacia cornigera*, *P. dulce* y *Malvaviscus* sp., mientras que otros productores controlan las malezas con el ramoneo del ganado, con la competencia con el pasto o arrancándolas manualmente y cortándolas con machete.

Algunos productores abonan el pastizal con fertilizantes, pero la mayoría abona con estiércol de ganado (a veces mezclado con cadáveres de ganado) y/o composta. Abonan a finales de secas para que el pastizal aproveche los nutrientes durante las lluvias.

### **Lluvia de semillas**

En 12 meses de muestreo, se colectó un total de 55 823 semillas de 175 morfoespecies. La lluvia de semillas llegó a su máximo durante el mes de septiembre en el área alrededor de árboles de *G. ulmifolia* y en octubre alrededor de *P. dulce* (fig. 6). De las 175 morfoespecies colectadas, 55% fueron identificadas a nivel de especie o género, 14 % a nivel de familia y 30 % no fueron identificadas (Apéndice 1). Las especies mas abundantes fueron de las familias Moraceae y Poaceae que corresponden a hierbas pioneras y árboles de sucesión secundaria (tabla 2). En las trampas alrededor de *G. ulmifolia* se colectaron 131 morfoespecies, mientras que para

*P. dulce* se colectaron 110. Las dos especies núcleos, compartieron 69 morfoespecies, lo cual corresponde a 53 % del total de semillas encontradas en *G. ulmifolia* y un 63 % de las encontradas en *P. dulce*.

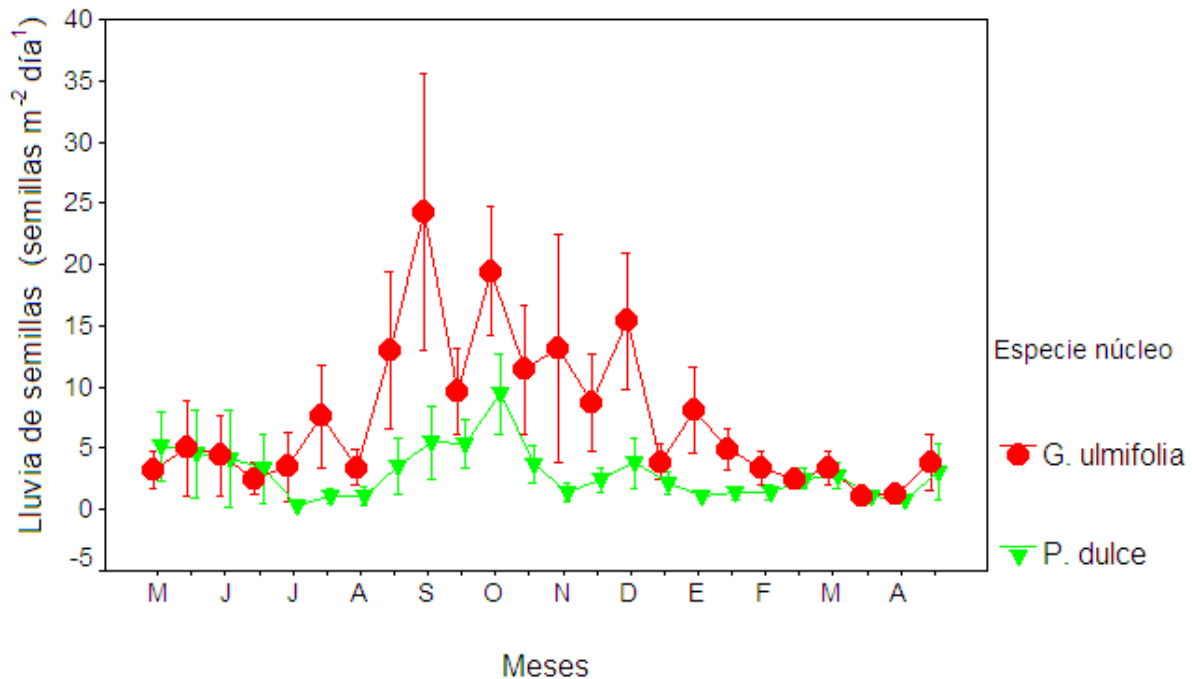


Figura. 6. Densidad de semillas (semillas m<sup>-2</sup>día<sup>-1</sup>) por especie núcleo y fecha de muestreo. Los intervalos muestran  $\pm 1$  error estándar de la media.

Tabla 2. Especies que contribuyeron mas de 1 % a la lluvia de semillas colectada a lo largo del año.

Especie	Familia	% de lluvia de semillas	Forma de crecimiento	Forma de dispersión	Etapas sucesionales
<i>Setaria sp</i>	Poaceae	24.29	hierba	anemocoria	Pionero
<i>Ficus perforata</i>	Moraceae	21.68	árbol	endozoocoria	Secundaria tardía
<i>Paspalum sp 5</i>	Poaceae	10.51	hierba	desconocido	Pionero
<i>Ficus sp 7</i>	Moraceae	6.43	árbol	endozoocoria	Secundaria tardía
<i>Andropogon sp</i>	Poaceae	5.47	hierba	Ectozoocoria, anemocoria	Pionero
<i>desconocida 51</i>	Poaceae	4.75	hierba	anemocoria	desconocido
<i>Eragrostis sp</i>	Poaceae	3.98	hierba	Ectozoocoria, anemocoria	Pionero
<i>Hyptis sp</i>	Lamiaceae	2.58	hierba	Ectozoocoria, anemocoria	Pionero
<i>Sporobolus sp</i>	Poaceae	2.18	hierba	anemocoria	Secundaria inicial
<i>Ficus insipida</i>	Moraceae	1.48	árbol	endozoocoria	Secundaria tardía
<i>Ficus sp 3</i>	Moraceae	1.3	árbol	endozoocoria	Secundaria tardía
<i>Paspalum sp.1</i>	Poaceae	1.25	hierba	desconocido	Pionero
<i>Muntingia calabura</i>	Muntingiaceae	1.21	árbol	endozoocoria	Pionero



### Densidad de semillas

La lluvia de semillas promediada para todo el año de muestreo para *G. ulmifolia* ( $6.86 \pm 9.92$  semillas  $m^{-2}$  día $^{-1}$ ) fue más que el doble que la de *P. dulce* ( $2.71 \pm 3.64$  semillas  $m^{-2}$  día $^{-1}$ ) una diferencia marginalmente significativa (prueba de Wilcoxon,  $Z=1.9$ ,  $p=0.051$ ). Al comparar entre las dos especies núcleos por radio de colecta, no se encontraron diferencias significativas. La tendencia hacia mayor lluvia de semillas para *G. ulmifolia* persiste aún en las parcelas testigo, lo cual sugiere que esta tendencia se debe más a diferencias entre pastizales que entre especies (fig. 7).

Al analizar las dos especies núcleos por separado, las pruebas de Wilcoxon identificaron diferencias significativas en la densidad de semillas entre trampas puestas a las distintas distancias desde los tallos (Fig. 7). Para *G. ulmifolia* cayeron más semillas en el radio 0.5 ( $13.86 \pm 13.83$  semillas  $m^{-2}$  día $^{-1}$ ) que en el testigo ( $1.99 \pm 1.74$  semillas  $m^{-2}$  día $^{-1}$ ;  $Z=.96$ ,  $p=0.049$ ). Para *P. dulce*, se encontraron diferencias significativas entre los radios 0.5 ( $5.03 \pm 4.89$  semillas  $m^{-2}$  día $^{-1}$ ) y 1.5 ( $4.72 \pm 6.41$  semillas  $m^{-2}$  día $^{-1}$ ;  $Z=2.70$ ,  $p=0.007$ ) y entre el radio 0.5 y el testigo ( $0.86 \pm 1.03$  semillas  $m^{-2}$  día $^{-1}$ ;  $Z=2.80$ ,  $p=0.005$ ).

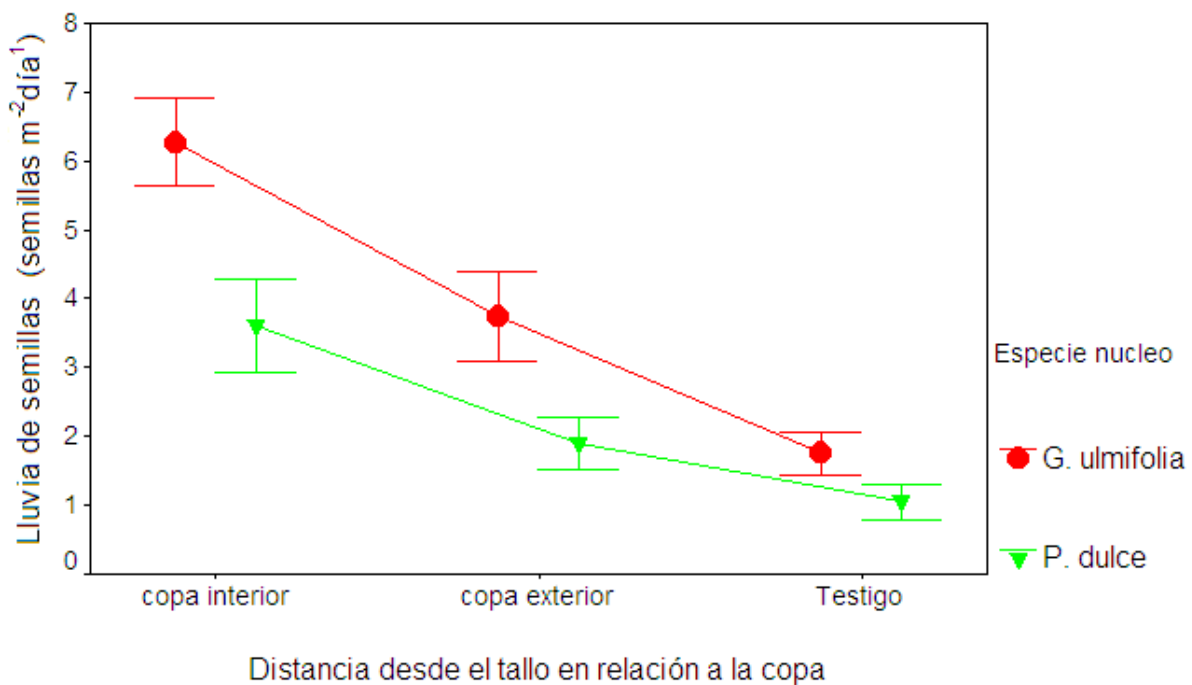


Figura 7. Promedio de lluvia de semillas durante un año de muestreo por especie núcleo y posición relativa a la copa. Los intervalos muestran  $\pm 1$  error estándar de la media.

### **Formas de dispersión de las semillas**

Las semillas endozoócoras y anemócoras dominaron la lluvia de semillas (tabla 3). Para la mayoría de formas de dispersión, no hubo diferencia significativa en la densidad de semillas entre especies de árbol núcleo en ninguno de los radios de muestreo (pruebas Mann-Whitney). Únicamente en las parcelas testigo, para semillas clasificadas como ectozoócoras (dispersadas en los pelos de los mamíferos o en la ropa) o anemócoras- y ectozoócoras, se colectaron más semillas para *G. ulmifolia* que *P. dulce* ( $Z=2.1$ ,  $p=0.04$  y  $Z=2.5$ ,  $p=0.012$  respectivamente). Nuevamente, por manifestarse únicamente en testigos, la diferencia aparenta ser entre pastizales y no entre especies núcleo (tabla 3).

Para *G. ulmifolia* cayeron más semillas endozoócoras bajo las copa interior que en las exterior (prueba Wilcoxon,  $Z=2.52$ ,  $p=0.012$ ). También fue mayor la lluvia de semillas bajo las copas que en los testigos ( $Z=2.52$ ,  $p=0.012$ ). Se repite el patrón para *P. dulce* ( $Z=2.7$ ,  $p=0.008$  y  $Z=2.8$ ,  $p=0.005$  respectivamente). Para *P. dulce*, dispersión por gravedad fue mayor en el radio interior que el exterior ( $Z=2.66$ ,  $p=0.008$ ) y también mayor que en los testigos ( $Z=2.31$ ,  $p=0.021$ ). Para *G. ulmifolia*, cayeron más semillas anemócoras en el radio exterior que en los testigos ( $Z=2.1$ ,  $p=0.04$ ). No se encontraron diferencias significativas para semillas ectozoócoras, anemócoras-ectozoócoras, semillas dispersadas por gravedad alrededor de *G. ulmifolia*, ni semillas dispersadas por anemocoria alrededor de *P. dulce* (tabla 3).

Tabla 3. Densidad de semillas (semillas m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) por especie núcleo y forma de dispersión. Para cada forma de dispersión, diferencias entre radios de muestreo para la misma especie núcleo se indican con diferentes letras en superíndice (pruebas de Wilcoxon).

Especie núcleo	Distancia desde el tallo en relación a la copa	Densidad de semillas por forma de dispersión (semillas m <sup>-2</sup> día <sup>-1</sup> ;) promedio y desviación estándar				
		ectozoocoria	ectozoocoria-anemocoria	anemocoria	endozoocoria	gravedad
<i>G. ulmifolia</i>	Copa interior (0.5)	0+0 <sup>a</sup>	1.06+2.46 <sup>a</sup>	4.89+9.12 <sup>ba</sup>	7.4+8.44 <sup>b</sup>	0.24+0.34 <sup>a</sup>
	Copa exterior (1.5)	0.01+0.02 <sup>a</sup>	1.87+3.03 <sup>a</sup>	2.5+3.58 <sup>b</sup>	0.19+0.2 <sup>a</sup>	0.03+0.03 <sup>a</sup>
	Testigo (2.5)	0.02+0.03 <sup>a</sup>	0.77+0.92 <sup>a</sup>	0.51+0.97 <sup>a</sup>	0.08+0.18 <sup>a</sup>	0.03+0.04 <sup>a</sup>
<i>P. dulce</i>	Copa interior (0.5)	0.02+0.03 <sup>a</sup>	0.1+0.2 <sup>a</sup>	0.93+1.38 <sup>a</sup>	3.15+3.85 <sup>b</sup>	0.42+0.71 <sup>b</sup>
	Copa exterior (1.5)	0+0.01 <sup>a</sup>	0.23+0.5 <sup>a</sup>	0.89+2.01 <sup>a</sup>	0.07+0.07 <sup>a</sup>	0.03+0.06 <sup>a</sup>
	Testigo (2.5)	0+0 <sup>a</sup>	0.05+0.1 <sup>a</sup>	0.41+0.65 <sup>a</sup>	0.1+0.16 <sup>a</sup>	0.02+0.05 <sup>a</sup>

### **Formas de crecimiento de las semillas**

Los árboles y las hierbas dominaron la lluvia de semillas bajo ambas especies núcleo (tabla 4). Para ninguna forma de crecimiento hubo diferencia significativa entre las dos especies núcleo en ninguno de los radios (pruebas Mann-Whitney). Para ambas especies núcleos, cayeron más semillas de árboles en el radio interior que en el exterior (pruebas Wilcoxon, *G. ulmifolia*, Z=2.5, p=0.012; *P. dulce* Z=2.7, p=0.007) y los testigos (*G. ulmifolia*, Z=2.5, p=0.012; *P. dulce*, Z=2.8, p=0.005). La lluvia de semillas de árboles en *G. ulmifolia* fue mayor en el radio exterior que en los testigos (Z=2.5, p=0.012) pero no hubo diferencia entre estos dos radios para *P. dulce*. *G. ulmifolia* tuvo mayor lluvia de semillas de epifitas en el radio interior que en el testigo (Z=2.0, p=0.043).

La lluvia de semillas de bejucos fue mayor en el radio interior que en el radio exterior en ambas especies (*G. ulmifolia*, Z=2.5, p=0.012; *P. dulce*, Z=2.4, p=0.018). Para el resto de las combinaciones de formas de crecimiento y especies núcleos, no se encontraron diferencias significativas en lluvia de semillas entre las trampas puestas a distintas distancias desde los tallos (ANDEVA y pruebas de Wilcoxon; tabla 4).

Tabla 4. Densidad de semillas (semillas m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) por especie núcleo y forma de crecimiento. Para cada forma de crecimiento, diferencias entre radios de muestreo para la misma especie núcleo se indican con diferentes letras en superíndice (ANDEVA y pruebas de Wilcoxon).

Especie núcleo	Distancia desde el tallo en relación a la copa	Densidad de semillas por forma de crecimiento (semillas m <sup>-2</sup> día <sup>-1</sup> )				
		promedio y desviación estándar				
		árbol	arbusto	hierba	bejuco	epífita
<i>G. ulmifolia</i>	Copa interior (0.5)	7.19 ± 8.48 <sup>c</sup>	0.17 ± 0.36 <sup>a</sup>	6.25 ± 9.16 <sup>a</sup>	0.12 ± 0.17 <sup>b</sup>	0.03 ± 0.05 <sup>c</sup>
	Copa exterior (1.5)	0.18 ± 0.12 <sup>b</sup>	0.07 ± 0.08 <sup>a</sup>	3.65 ± 4.66 <sup>a</sup>	0.07 ± 0.13 <sup>a</sup>	0.01 ± 0.01 <sup>ac</sup>
	Testigo (2.5)	0.03 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.07 ± 0.1 <sup>a</sup>	1.78 ± 1.58 <sup>a</sup>	0.03 ± 0.06 <sup>ab</sup>	0 ± 0 <sup>ab</sup>
<i>P. dulce</i>	Copa interior (0.5)	2.99 ± 3.73 <sup>c</sup>	0.28 ± 0.71 <sup>a</sup>	1.47 ± 2.07 <sup>a</sup>	0.44 ± 0.96 <sup>b</sup>	0.04 ± 0.09 <sup>a</sup>
	Copa exterior (1.5)	0.07 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.06 ± 0.12 <sup>a</sup>	1.43 ± 2.25 <sup>a</sup>	0.07 ± 0.15 <sup>a</sup>	0.02 ± 0.03 <sup>a</sup>
	Testigo (2.5)	0.09 ± 0.1 <sup>ba</sup>	0.05 ± 0.11 <sup>a</sup>	0.75 ± 1.04 <sup>a</sup>	0.03 ± 0.06 <sup>ab</sup>	0.01 ± 0.02 <sup>a</sup>

### **Riqueza de especies en la lluvia semillas (número de especies)**

La riqueza de especies en la lluvia de semillas presentó diferencias significativas entre las dos especies núcleos (ANDEVA, F=14.59, p=0.00), siendo mayor en *G. ulmifolia* (31.17 ± 16.56) que en *P. dulce* (19.20 ± 14.82). En las dos especies núcleos la riqueza de especies fue mayor en la copa interior que en la exterior y testigo; sin embargo, la copa exterior y testigo no presentan diferencias (ANDEVA, F=24.84, p=0.00 en *G. ulmifolia* y F=6.03, p=0.007 en *P. dulce*; fig. 8).

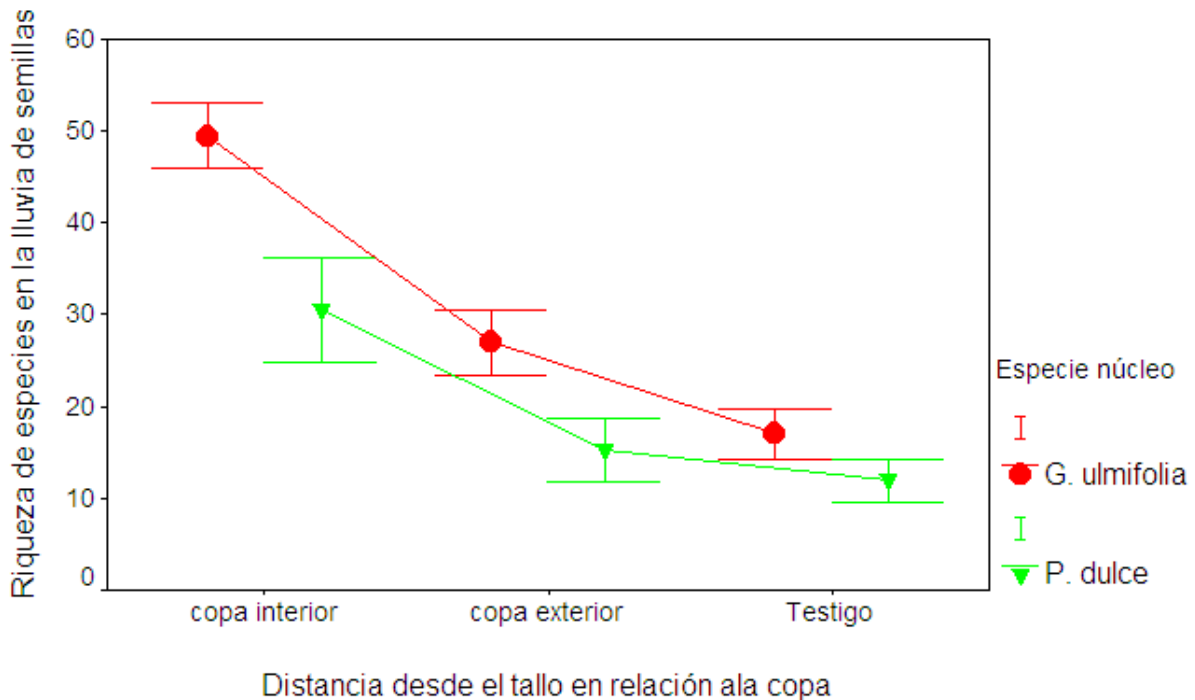


Figura 8. Riqueza de especies (número de especies) en la lluvia de semillas por especie núcleo y posición relativa a la copa. Los intervalos muestran  $\pm 1$  error estándar de la media.

### **Plántulas reclutadas**

Alrededor de árboles de *G. ulmifolia* se encontraron 159 morfoespecies, 72% de las cuales fueron identificadas a nivel de género o especie y 15 % a nivel de familia, dejando un 13% no identificadas (Apéndice 2). En las parcelas de *P. dulce* se encontraron 60 morfoespecies, de las cuales 83% fueron identificadas a nivel de género o especie, 8% a nivel de familia y 8% no fue identificado. Las plántulas no identificadas parecían ser hierbas y bejucos. 41 morfoespecies fueron compartidas entre las dos especies núcleos, lo cual corresponde a un 26% del total de morfoespecies encontradas en parcelas de *G. ulmifolia* y un 68% de las encontradas en parcelas de *P. dulce*. Nueve de 37 especies de árboles y 12 de 39 especies endozoócoras representadas en la lluvia de semillas también estuvieron presentes como plántulas (Apéndice 1).

Aunque se tomaron datos de reclutamiento de plántulas en los testigos, estos presentaron una variabilidad exagerada, probablemente como resultado del tamaño

reducido de las parcelas de muestreo. Por lo tanto, no se incluyen estos datos en el análisis.

### **Densidad de la plántulas reclutadas**

Al comparar entre especies núcleo, no existieron diferencias significativas en la densidad de plántulas para ninguno de los radios de muestreo (pruebas de Mann-Whitney). Para ambas especies, el banco de plántulas fue significativamente más denso en las parcelas de muestreo interior, seguido de la intermedia, y finalmente las del exterior (pruebas de Wilcoxon; fig. 9).

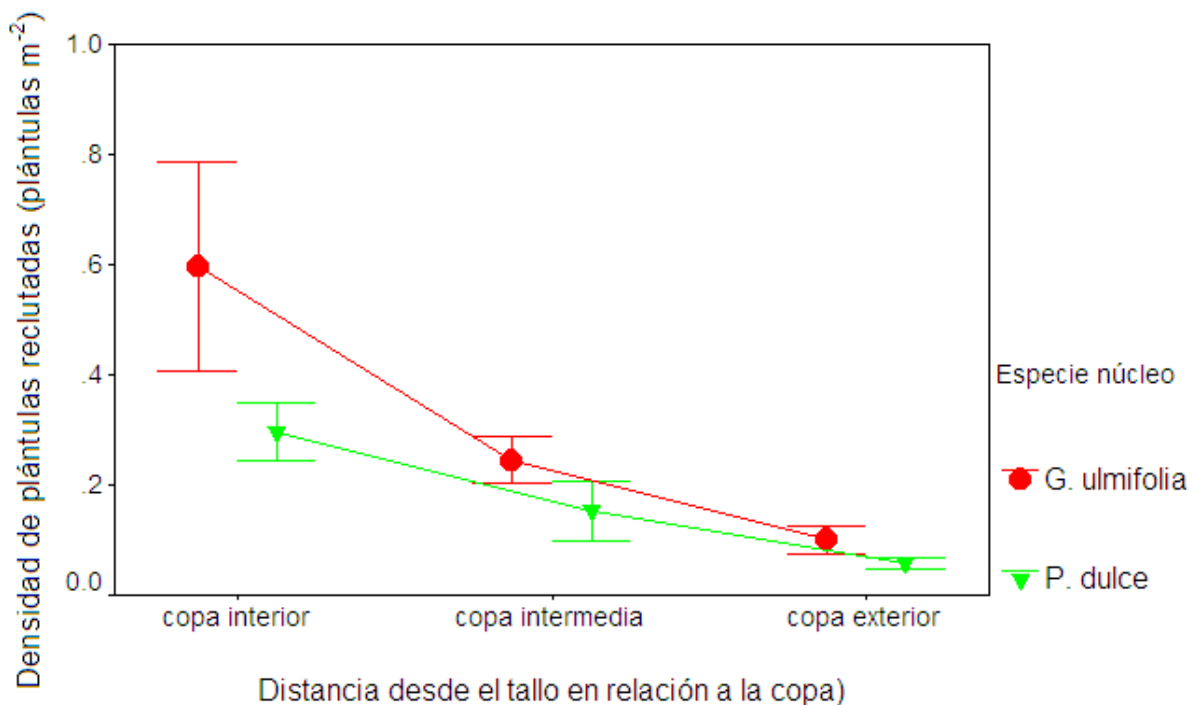


Figura 9. Densidad de plántulas reclutadas (plántulas  $m^{-2}$ ) por especie núcleo y posición relativa a la copa. Los intervalos muestran  $\pm 1$  error estándar de la media.

Entre el muestreo inicial en junio y el muestreo final al inicio de la época seca, las densidades de plántulas registradas para *G. ulmifolia* en el radio intermedio y exterior bajaron significativamente y en el radio interior se mantuvieron iguales. Para *P. dulce* la densidad de plántulas se mantuvo en los tres radios (pruebas de Wilcoxon; tabla 5).

Tabla 5. Plántulas reclutadas (plántulas/m<sup>2</sup>) por especie núcleo y periodo de muestreo. Dentro de una fila, diferentes letras en superíndice en cada especie indican diferencias significativas entre periodos de muestreo (pruebas de Wilcoxon).

Distancia desde el tallo en relación a la copa	<i>G. ulmifolia</i> (plántulas m <sup>-2</sup> ) promedio y desviación estándar Periodo de muestreo		<i>P. dulce</i> (plántulas m <sup>-2</sup> ) promedio y desviación estándar Periodo de muestreo	
	junio	diciembre-enero	junio	diciembre-enero
Copa interior (0 – 0.5)	0.78 ± 3.06 <sup>a</sup>	0.15 ± 0.21 <sup>a</sup>	0.31 ± 0.49 <sup>a</sup>	0.28 ± 0.28 <sup>a</sup>
copa intermedio (>0.5 – 1)	0.29 ± 0.70 <sup>b</sup>	0.07 ± 0.12 <sup>a</sup>	0.19 ± 0.48 <sup>a</sup>	0.09 ± 0.10 <sup>a</sup>
Copa exterior (>1 – 1.5)	0.14 ± 0.48 <sup>b</sup>	0.05 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.07 ± 0.09 <sup>a</sup>	0.04 ± 0.06 <sup>a</sup>

### ***Densidad de plántulas por cada forma de dispersión de sus semillas***

En contraste con la lluvia de semillas, fueron mas abundantes las plántulas ectozoócoras y anemócoras. En todas las formas de dispersión al comparar entre las dos especies núcleos, la densidad de plántulas fue igual en todos los radios de muestreo (Tabla 6; Mann-Whitney). Para *G. ulmifolia*, se detectó mayor densidad de plántulas de especies endozoócoras y dispersadas por gravedad en las parcelas de muestreo interiores que en las parcelas intermedias y del exterior. En el caso de plántulas ectozoócoras, se observó igual densidad en el radio interior e intermedio, pero mayor densidad en las parcelas interiores e intermedias que en las parcelas de la copa exterior (tabla 6; pruebas de Wilcoxon).

Para *P. dulce* la densidad de plántulas por forma de dispersión solo varió en las endozoócoras, donde fue mayor en las parcelas interiores que en las parcelas de intermedias y las de fuera de la copa; éstas últimas fueron iguales. Para las otras formas de dispersión no se observaron diferencias entre las parcelas de muestreo (tabla 6; pruebas de Wilcoxon).

Tabla 6. Densidad de plántulas (plántulas m<sup>-2</sup>) por especie núcleo y forma de dispersión. Para cada forma de dispersión, diferencias entre radios de muestreo para la misma especie núcleo se indican con diferentes letras en superíndice (pruebas de Wilcoxon).

Especie núcleo	Distancia desde el tallo en relación a la copa	Densidad de plántulas por forma de dispersión (plántulas m <sup>-2</sup> ; promedio y desviación estándar)				
		ectozoocoria	ectozoocoria-anemocoria	anemocoria	endozoocoria	gravedad
<i>G. ulmifolia</i>	copa interior (0 – 0.5)	0.57 ± 1.20 <sup>b</sup>	0.05 ± 0.00 <sup>a</sup>	1.02 ± 2.49 <sup>a</sup>	0.24 ± 0.27 <sup>c</sup>	0.25 ± 0.37 <sup>c</sup>
	copa intermedia (>0.5 – 1)	0.49 ± 1.20 <sup>b</sup>	0.00 ± 0.00 <sup>a</sup>	0.32 ± 0.66 <sup>a</sup>	0.10 ± 0.17 <sup>b</sup>	0.09 ± 0.16 <sup>b</sup>
	copa exterior (>1 – 1.5)	0.15 ± 0.51 <sup>a</sup>	0.00 ± 0.00 <sup>a</sup>	0.15 ± 0.34 <sup>a</sup>	0.04 ± 0.10 <sup>a</sup>	0.05 ± 0.06 <sup>a</sup>
<i>P. dulce</i>	copa interior (0 – 0.5)	0.34 ± 0.14 <sup>a</sup>	0.10 ± 0.00 <sup>a</sup>	0.57 ± 0.75 <sup>a</sup>	0.36 ± 0.55 <sup>b</sup>	0.15 ± 0.14 <sup>a</sup>
	Copa intermedia (>0.5 – 1)	0.03 ± 0.00 <sup>a</sup>	0.09 ± 0.00 <sup>a</sup>	0.51 ± 0.99 <sup>a</sup>	0.11 ± 0.14 <sup>a</sup>	0.05 ± 0.03 <sup>a</sup>
	copa exterior (>1 – 1.5)	0.07 ± 0.07 <sup>a</sup>	0.00 ± 0.00 <sup>a</sup>	0.04 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.07 ± 0.10 <sup>a</sup>	0.04 ± 0.03 <sup>a</sup>

### **Banco de plántulas por forma de crecimiento**

Las plántulas de especies herbáceas y arbustivas fueron las más comunes en el banco de plántulas (tabla 7). No hubo diferencia alguna entre las dos especies núcleo para ninguna de las formas de crecimiento de las plántulas encontradas (pruebas de Mann-Whitney). Alrededor de árboles de *G. ulmifolia*, se observó mayor densidad de plántulas de árboles en el radio de muestreo interior que en el exterior (pruebas de Wilcoxon), mientras que para *P. dulce* se observó mayor densidad en el anillo de muestreo interior que en el intermedio. En el caso de arbustos, hubo mayor densidad de plántulas en el radio interior que en el exterior para *G. ulmifolia*, mientras que para *P. dulce* no se presentaron diferencias entre anillos de muestreo a distintas distancias desde los tallos (pruebas de Wilcoxon; tabla 7).

Para hierbas, en *G. ulmifolia* hubo significativamente mayor densidad de plántulas en el anillo de muestreo interior que en el intermedio y que en el exterior; mientras que para *P. dulce* no se identificaron diferencias (pruebas de Wilcoxon). Las plántulas de bejucos



en ambas especies núcleo fue mayor en los anillos de muestreo interior que en los intermedios y que en los exteriores (pruebas de Wilcoxon; tabla 7).

Tabla 7. Banco de plántulas (plántulas/m<sup>2</sup>) por especie núcleo y forma de crecimiento. Para cada forma de crecimiento, diferencias entre radios de muestreo para la misma especie núcleo se indican con distintas letras en superíndice (pruebas de Wilcoxon).

Especie núcleo	Distancia desde el tallo en relación a la copa	Forma de crecimiento (plántulas m <sup>-2</sup> ; promedio y desviación estándar)			
		Árbol	Arbusto	Hierba	Bejuco
<i>G. ulmifolia</i>	copa interior (0 – 0.5)	0.15 ± 0.12 <sup>b</sup>	0.22 ± 0.28 <sup>b</sup>	1.06 ± 3.88 <sup>c</sup>	0.25 ± 0.36 <sup>c</sup>
	copa intermedia (>0.5 – 1)	0.05 ± 0.06 <sup>ba</sup>	0.16 ± 0.25 <sup>ab</sup>	0.39 ± 0.89 <sup>b</sup>	0.10 ± 0.15 <sup>b</sup>
	copa exterior (>1 – 1.5)	0.04 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.13 ± 0.35 <sup>a</sup>	0.17 ± 0.56 <sup>a</sup>	0.03 ± 0.03 <sup>a</sup>
<i>P. dulce</i>	copa interior (0 – 0.5)	0.27 ± 0.49 <sup>b</sup>	0.35 ± 0.16 <sup>a</sup>	0.61 ± 0.72 <sup>a</sup>	0.30 ± 0.37 <sup>c</sup>
	copa intermedio (>0.5 – 1)	0.09 ± 0.13 <sup>a</sup>	0.77 ± 1.43 <sup>a</sup>	0.17 ± 0.22 <sup>a</sup>	0.10 ± 0.11 <sup>b</sup>
	copa exterior (>1 – 1.5)	0.08 ± 0.10 <sup>ab</sup>	0.06 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.04 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.05 ± 0.08 <sup>a</sup>

### **Riqueza de especies de las plántulas reclutadas (número de especies)**

La riqueza de especies de plántulas reclutadas en cada radio muestreo fue mayor en *G. ulmifolia* que en *P. dulce*. *G. ulmifolia* presentó mayor riqueza de especies en la copa exterior, seguido de la copa intermedia y menor en la copa interior; mientras que en *P. dulce* la riqueza de especies fue mayor en la copa interior seguido de la copa exterior y menor en la copa intermedia (curvas de rarefacción; fig. 10).

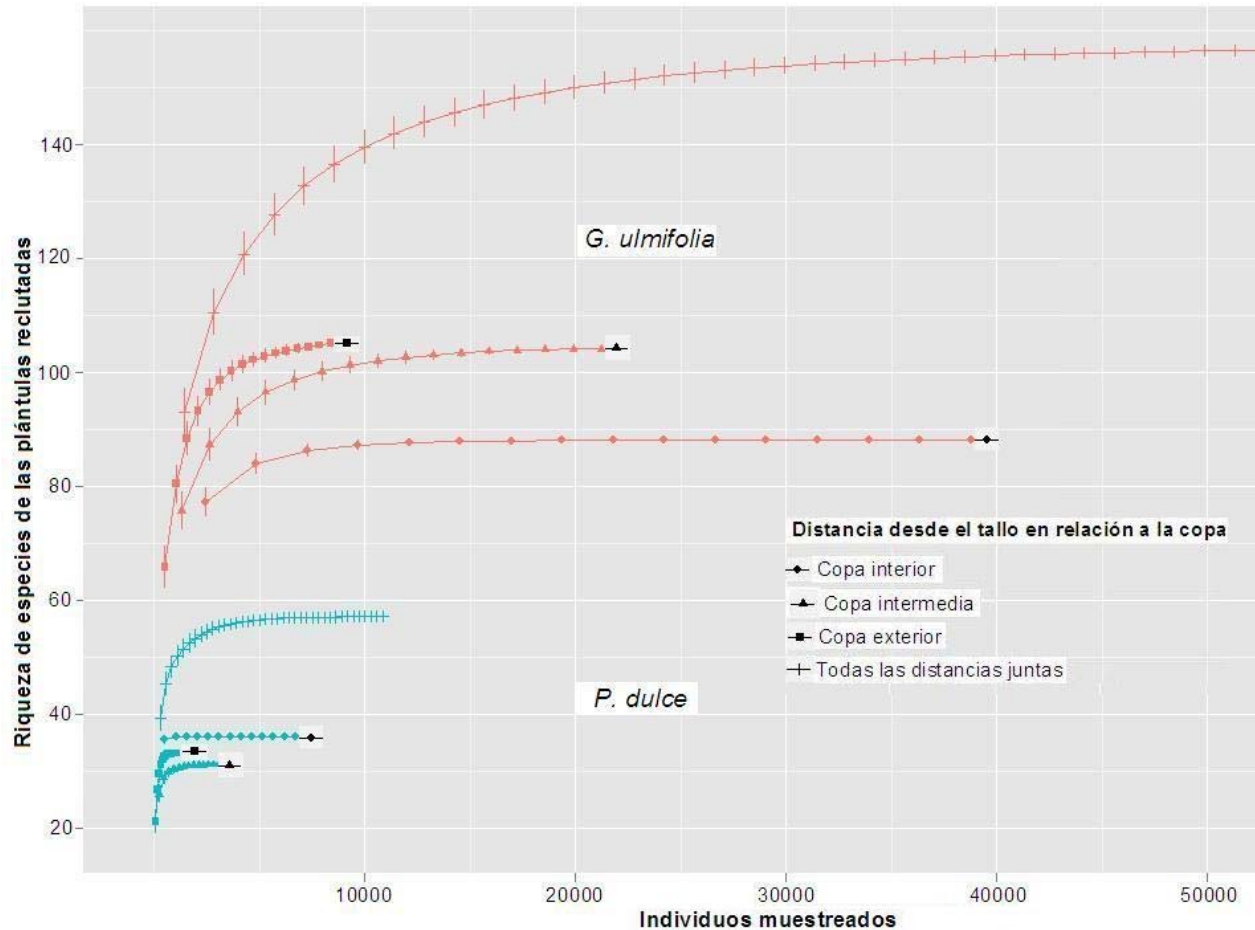


Figura 10. Curvas de acumulación de especies (riqueza de especies) de las plántulas reclutadas en cada radio de distancia en ambas especies núcleos.

### **Efectos de árboles núcleos sobre condiciones de micrositio**

No se encontraron diferencias significativas entre las dos especies núcleos en cuanto a la compactación del suelo en el área circundante (prueba Mann-Whitney). Tampoco se manifestaron diferencias entre los radios de muestreo, ni para *G. ulmifolia* (ANDEVA) ni para *P. dulce* (pruebas de Wilcoxon). Para *G. ulmifolia* fue más compactada la tierra en diciembre que en septiembre (fig. 11; ANOVA,  $F= 5.61$ , g.l.=35,  $p=0.009$ ; Tukey,  $p=0.007$ ). Para *P. dulce* no se detectaron diferencias entre los periodos de muestreo (Wilcoxon; fig. 11).

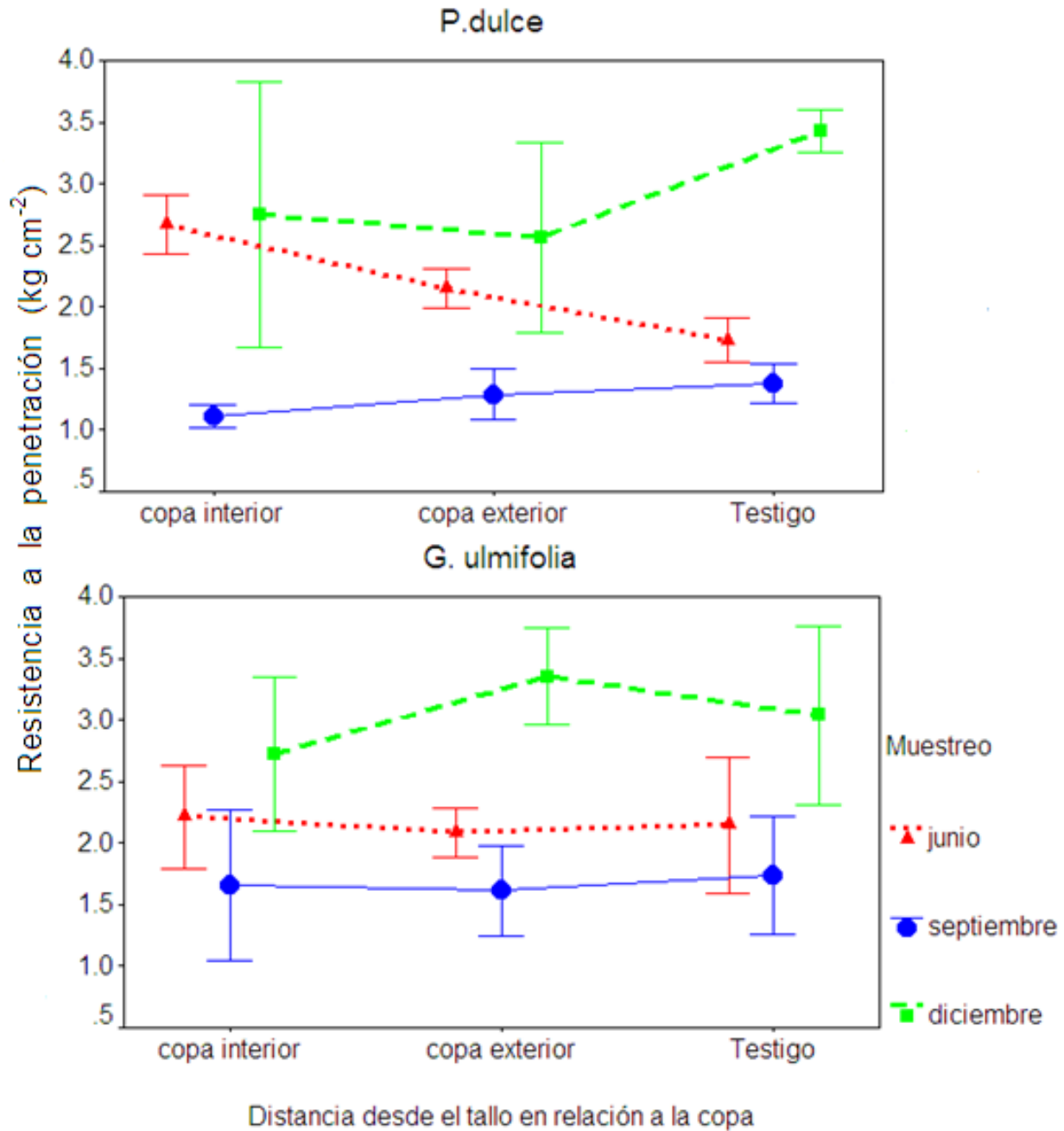


Figura. 11. Compactación del suelo (resistencia a la penetración) por periodo de muestreo y radio de muestreo en ambas especies núcleo . Los intervalos muestran  $\pm 1$  error típico de la media.

Para humedad del suelo, no se encontraron diferencias significativas entre las especies núcleos en ninguno de los radios de muestreo (pruebas Mann-Whitney). Tampoco existen diferencias en humedad del suelo entre los radios de muestreo ni para *G. ulmifolia* (ANOVA) ni para *P. dulce* (pruebas de Wilcoxon). Al comparar entre

periodos de muestreo, *G. ulmifolia* presenta menor humedad del suelo en diciembre que en junio o septiembre, pero esta diferencia fue significativa únicamente en el radio de muestreo interior (ANOVA,  $F=10.02$ ,  $p=0.001$ ). Para *P. dulce* no existieron diferencias entre periodos de muestreo (pruebas de Wilcoxon; fig. 12).

En la temperatura ambiental no existieron diferencias significativas entre las dos especies núcleos para ninguno de los tres radios de muestreo (pruebas de Mann-Whitney). Para ambas especies, la temperatura fue menor en el radio de muestreo interior que en los dos radios de muestreo exterior de ambos árboles núcleos (*P. dulce*, ANOVA,  $F=8.62$ ,  $p=0.002$ ; *G. ulmifolia*, pruebas de Wilcoxon; fig.13). Para *G. ulmifolia*, no hubo diferencia significativa entre periodos de muestreo para ninguno de los tres radios de muestreo (pruebas de Wilcoxon). Sin embargo, para *P. dulce*, la temperatura fue mayor en junio y septiembre que en diciembre (ANOVA,  $F=89.89$ ,  $p<0.0005$ ; fig. 14).

Se encontró mayor intensidad lumínica en los radios de muestreo alrededor de *G. ulmifolia* que *P. dulce* (fig 15;  $F=32.19$ ,  $p<0.0005$ ). Sin embargo, esta diferencia se manifiesta en los testigos al igual que en los radios de muestreo interiores, por lo que probablemente se debe a condiciones variantes entre días de muestreo. La luz fue mayor en los radios de muestreo externos a la copa de los árboles núcleos que debajo de ellos ( $F=16.05$ ,  $p<0.0005$ ). Por la interacción significativa entre muestreo y especie, se separaron datos por especie para comparar entre periodos de muestreo. *G. ulmifolia* no presentó diferencias entre los periodos de muestreo, mientras para *P. dulce* hubo menos luz en diciembre que en los muestreos previos (fig. 16;  $F=8.72$ ,  $p=0.002$ ). Nuevamente, la diferencia probablemente es atribuible a condiciones climáticas en los días de muestreo.

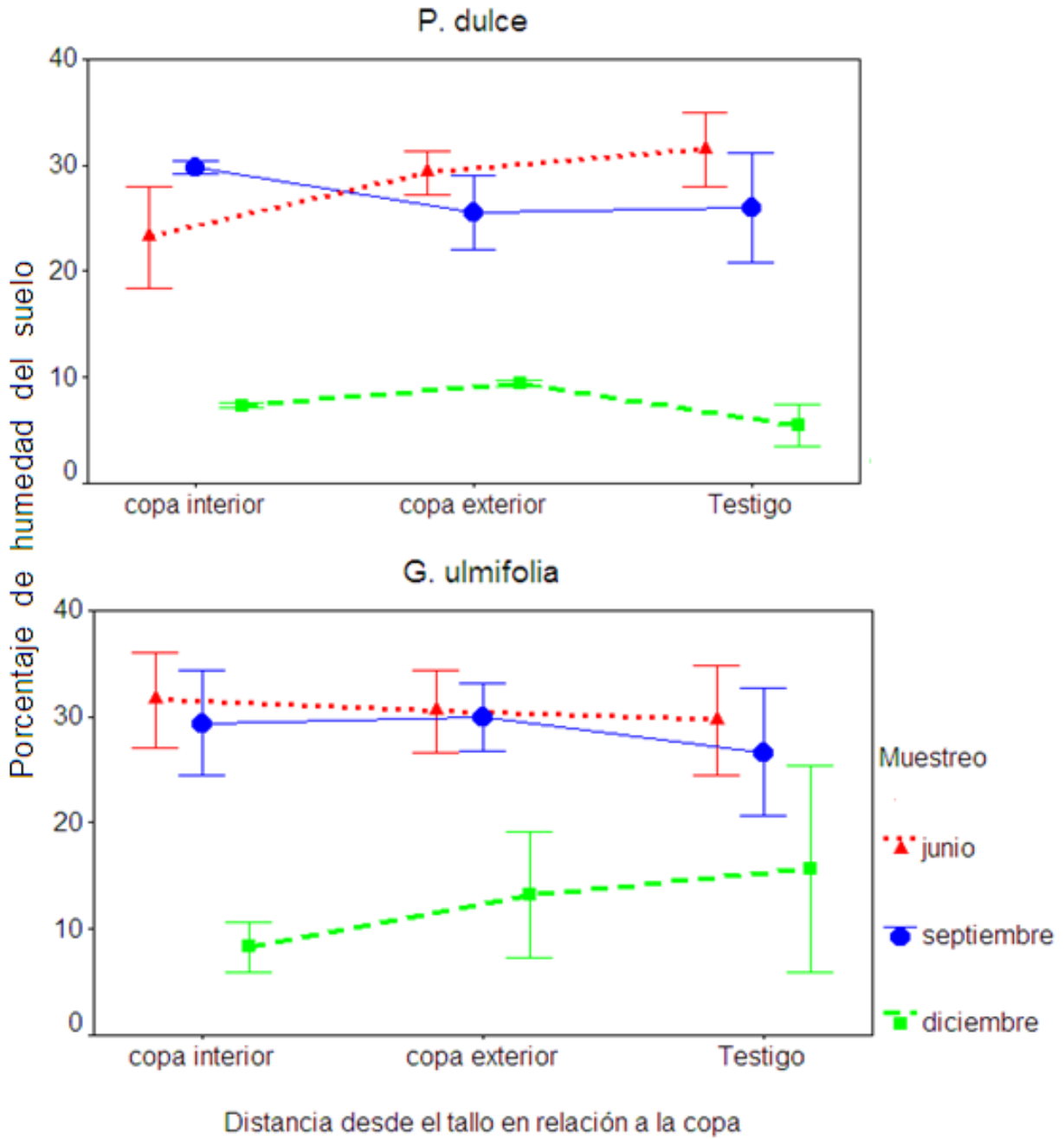


Figura 12. Porcentaje de humedad del suelo por especie núcleo, posición relativa a la copa, y muestreo. Los intervalos muestran  $\pm 1$  errores típicos de la media

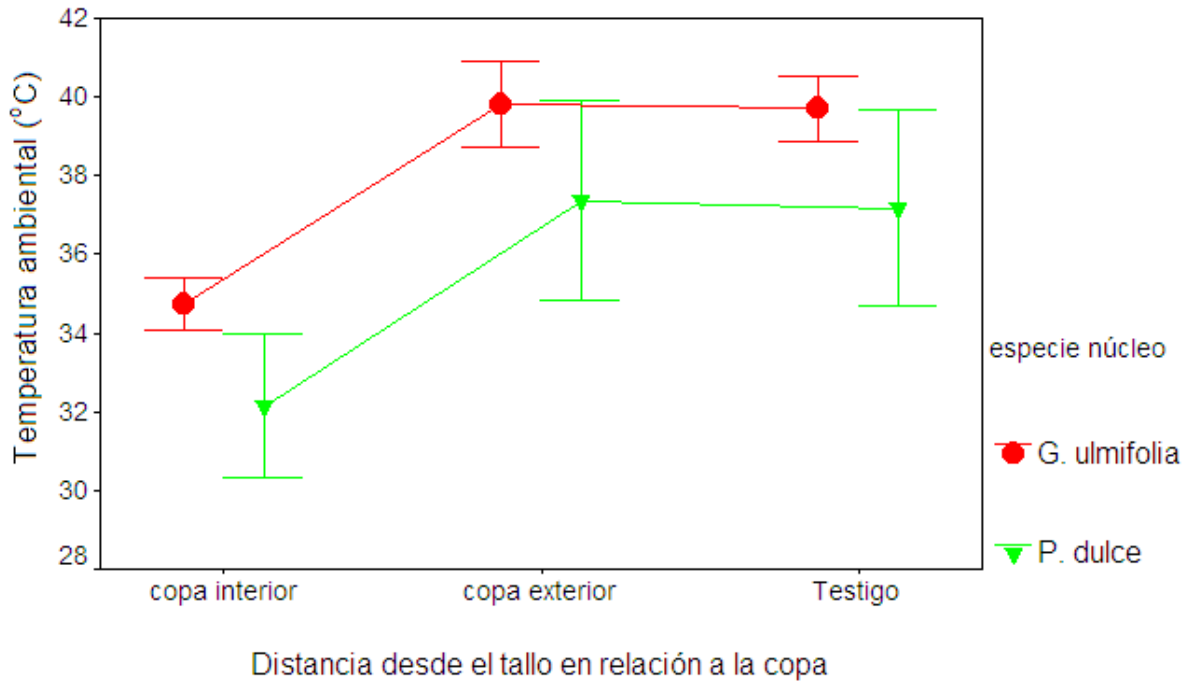


Figura 13. Temperatura ambiental (°C) por especie núcleo y posición relativa a la copa. Los intervalos muestran  $\pm 1$  errores típicos de la media.

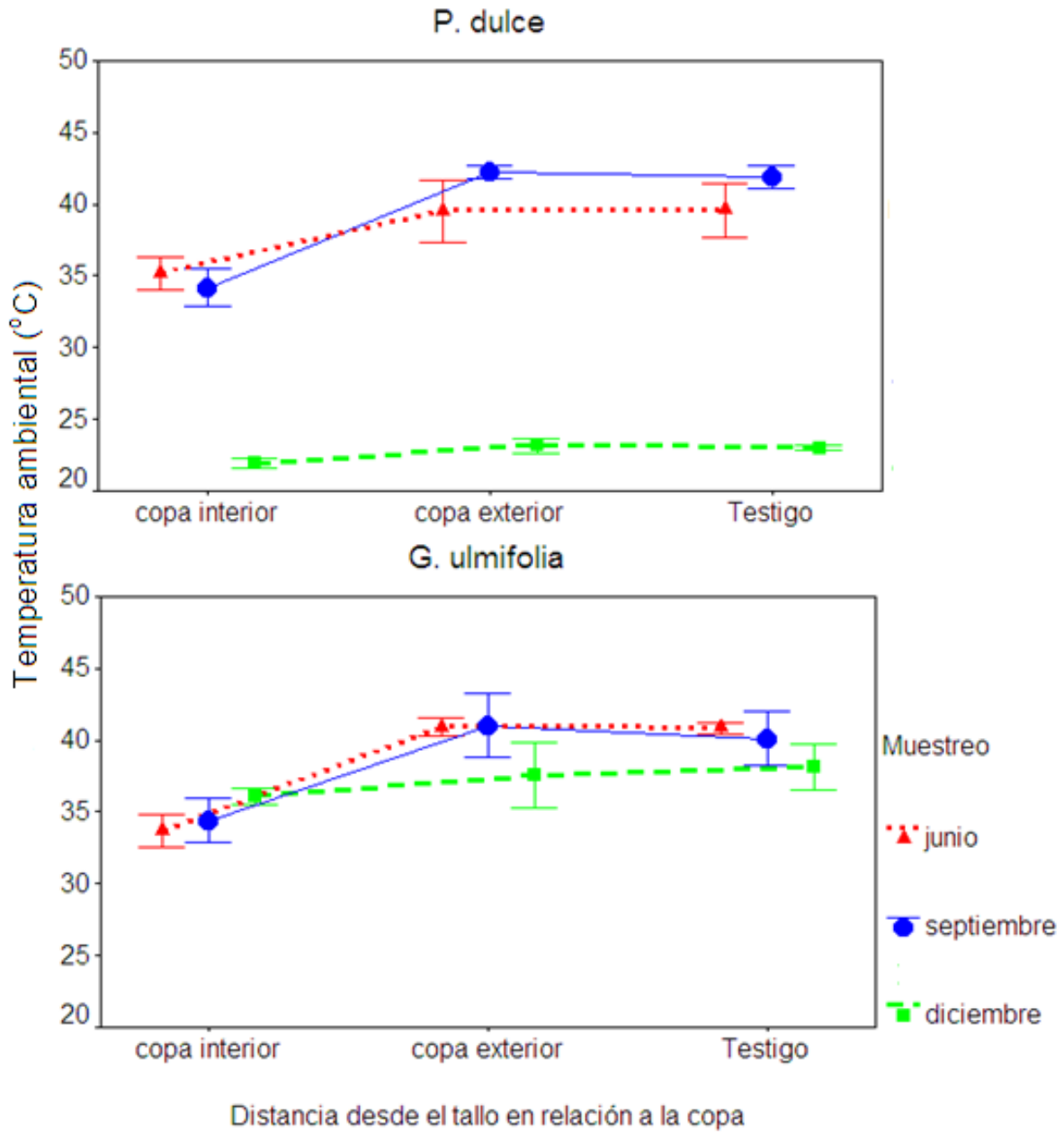


Figura 14. Temperatura ambiental (°C) por especie núcleo y posición relativa a la copa en cada muestreo. Los intervalos muestran  $\pm 1$  errores típicos de la media.

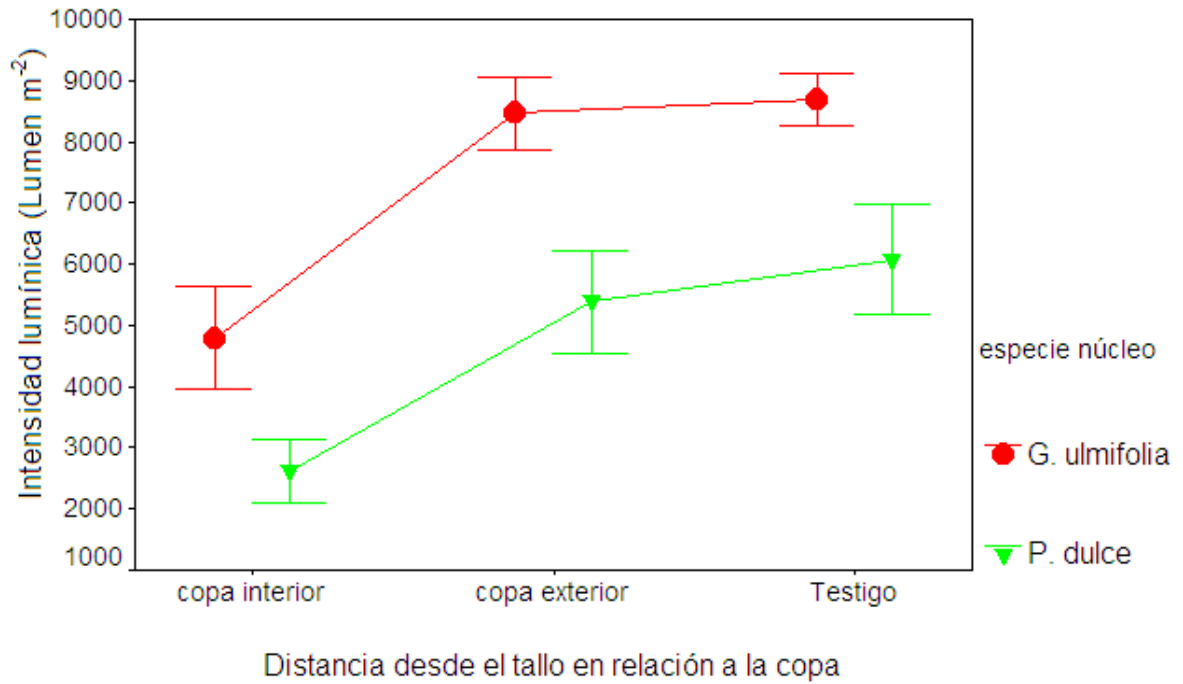


Figura 15. Intensidad lumínica (lumen m<sup>-2</sup>) por especie núcleo y posición relativa a la copa. Los intervalos muestran  $\pm 1$  errores típicos de la media.



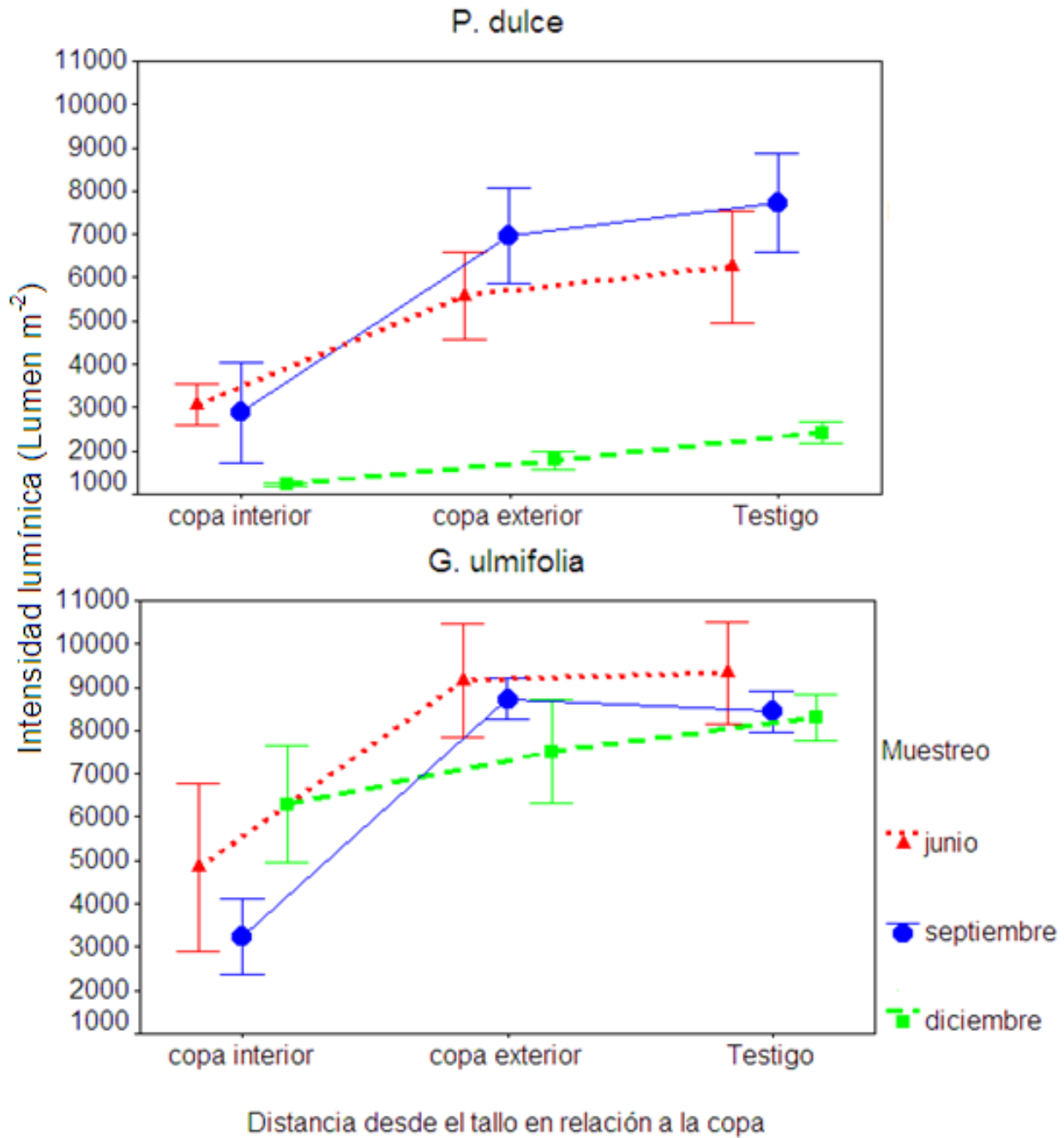


Figura 16. Intensidad lumínica (lumen m<sup>-2</sup>) por especie núcleo y posición relativa a la copa en cada muestreo. Los intervalos muestran  $\pm 1$  errores típicos de la media.

## DISCUSIÓN

El aumento de la lluvia de semillas y la formación de núcleos de regeneración forestal alrededor de árboles y arbustos han sido bien documentados en los pastizales neotropicales (p. ej. Galindo-González *et al.*, 2000, Guevara *et al.*, 1986, Laborde *et al.*, 2008, Otero-Arnaiz *et al.*, 1999, Vieira *et al.*, 1994, Zahawi y Augspurger, 2006). Este estudio profundiza nuestro conocimiento del fenómeno en relación con dos especies arbóreas que son comunes en los pastizales de la región del estudio. En su conjunto, los resultados aquí presentados sostienen la hipótesis de que los árboles *P. dulce* y *G. ulmifolia*, ambas especies dispersadas por ganado (Miceli-Méndez *et al.*, 2008, Miceli Méndez, 2008, Pascacio Damián, 2006), pueden actuar como núcleos para la regeneración forestal en pastizales. Este efecto núcleo se manifiesta en la lluvia de semillas, plántulas reclutadas y en algunas de las condiciones de micrositio alrededor de los árboles. La relación entre el ganado, los árboles núcleo y las especies que colonizan alrededor de ellos tiene implicaciones para los patrones sucesionales en los pastizales y potencial de manejo con fines de restauración ecológica.

### ***Lluvia de semillas***

La lluvia de semillas mostró picos en septiembre y octubre con un pico secundario en diciembre. Sin embargo, la mayoría de especies del bosque tropical seco fructifican al inicio de la estación lluviosa (Singh y Sing, 1992). Es probable que los picos observados se relacionen en parte con la fenología de los árboles núcleos. Ambas especies son de floración y fructificación prolongadas (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999). No se tomaron datos formales de fenología. Sin embargo uno de los productores que colaboró en el estudio reporta un pico de floración para *G. ulmifolia* de noviembre a diciembre y de fructificación empezando en enero, y para *P. dulce* un pico de floración de octubre a noviembre, con frutos maduros en enero. Estos picos de floración corresponden al máximo de lluvia de semillas de *P. dulce* (octubre) y un pico secundario de lluvia de semillas de *G. ulmifolia* (diciembre). Es posible que la actividad de aves generalistas, atraídos por insectos que visitan las flores, aumente la lluvia de semillas en dicho mes. También es posible que la presencia de aves migratorias, en algunas circunstancias

abundantes en los pastizales con árboles (Greenberg *et al.*, 1997), interactúe con la disponibilidad de frutas en el paisaje para contribuir a los picos en la lluvia de semillas. Se observaron tendencias no significativas hacia mayor lluvia de semillas bajo *G. ulmifolia* que bajo *P. dulce*. Esta tendencia podría deberse al tamaño mayor de los individuos muestreados de la primera especie, ya que las aves dispersoras prefieren percharse y anidar en árboles más grandes (Duncan y Chapman, 1999, Zamora y Montagnini, 2007).

La lluvia de semillas fue mayor debajo de la copa interior que en los testigos para ambas especies, y en el caso de *P. dulce*, también fue mayor bajo la copa interior que bajo copa exterior. Lo mismo sucede también con la riqueza de especies, la cual es mayor bajo la copa interior que bajo copa exterior y que los testigos. Esto concuerda con los datos de Vieira *et al.*, (1994), quienes encontraron menor lluvia de semillas en pastizal sin árboles comparado con parches del arbusto *Cordia multispicata*.

La lluvia de semillas fue dominada por especies endozoócoras en un 41% y en un 25% por semillas anemócoras, cifras semejantes a las arrojadas por la revisión de literatura realizada por Quesada *et al.*, (2009), en bosques tropicales secos y a los resultados de Martínez-Garza *et al.*, (2009) en bosque tropical lluvioso; ambos encontraron que la mayoría de las semillas fueron dispersadas por animales y por viento.

El efecto núcleo se observó claramente para especies endozoócoras y en menor grado para especies anemócoras y las de dispersión por gravedad. La dominancia de la lluvia de semillas por especies endozoócoras bajo árboles aislados se ha observado en otros estudios (p .ej.. Argaw *et al.* 1999; Galindo-González *et al.*, 2000 y Laborde *et al.*, 2008), mientras que la influencia de árboles núcleos sobre la anemocoria se debe a que pueden atrapar semillas llevadas por el viento (Callaway, 1985). En cuanto a formas de crecimiento, los árboles y hierbas dominaron la lluvia de semillas, lo cual sucede en el estudio de Laborde *et al.*, (2008) donde el 56% de las semillas capturadas y el 66% de las especies fueron árboles. Por otro lado, las hierbas en nuestro trabajo fueron abundantes porque son semillas de las especies pioneras de vida corta que llegan

primero a un sitio en recuperación (López Zamora, 1992), y también de los pastos sembrados.

Entre ambas especie núcleo (*G. ulmifolia* y *P. dulce*) existió un traslape de especies de más del 50% en la lluvia de semillas. Esto nos indica que ambas especies tienen potencial como núcleos para la regeneración y concuerda con un estudio realizado en la región costa de Chiapas que encontró que la identidad taxonómica del árbol núcleo normalmente no influye fuertemente en la composición de la vegetación colonizando debajo su dosel (Galindo-González *et al.*, 2000).

### ***Plántulas reclutadas***

La función de los árboles como núcleos para la dispersión de semillas y moderadores de microclima podría influir en la colonización del pastizal por diversas especies vegetales. Existen conjuntos de 9 especies de árboles y 12 especies endozoócoras que se encontraron en lluvia de semillas y también en banco de plántulas.

En ambas especies, el banco de plántulas fue significativamente más denso en las parcelas de muestreo interiores, luego las intermedias y finalmente las del exterior, lo cual sugiere que los árboles favorecen el establecimiento de las plántulas. Se observó el mismo fenómeno en el noreste de Pará, Brasil, donde la densidad y diversidad de plántulas arbóreas en pastizales con arbustos de *Cordia multispicata* fueron mayores que en pastizales con solo pasto *Panicum maximum* (Vieira *et al.*, 1994). Esto mismo sucede con las plántulas con semillas dispersadas por endozoocoria, gravedad, ectozoócoras y con todas las formas de crecimiento (árboles, arbustos, hierbas y bejucos). Estos resultados señalan que cuando las semillas caen bajo la copa de un árbol (independientemente del vector con el cual sean dispersadas) obtienen mayores posibilidades de germinación y sobrevivencia que en pastizal abierto (Loik y Holl, 1999).

La densidad de plántulas en *G. ulmifolia* disminuyó del primer muestreo al final en el radio intermedio y exterior. posiblemente como resultado del estrés hídrico o la

competencia con la vegetación herbácea por los recursos del suelo (Holl *et al.*, 2000, Toh *et al.*, 1999).

Las plántulas más abundantes fueron provenientes de semillas ectozoócoras y anemócoras. La abundancia de plántulas anemócoras coincide con su abundancia en la lluvia de semillas. En contraste, aunque las semillas ectozoócoras no fueron tan abundantes en la lluvia de semillas, aparentemente fueron de especies bien adaptadas para germinar y establecerse en el pastizal. La germinación de semillas ectozoócoras coincide con el estudio de Holl, *et al.* (2000), donde la mayoría de las semillas dispersadas por animales que cayeron bajo la copa de árboles remanentes en los pastizales, se establecieron bajo estos. Las plántulas de especies herbáceas y arbustivas fueron las más comunes en el banco de plántulas, lo cual es característica de las primeras etapas sucesionales (López Zamora, 1992).

Por último, la riqueza de especies de las plántulas reclutadas fue mayor en *G. ulmifolia* que en *P. dulce*, lo cual podría depender del tamaño de los árboles; aunque en nuestro experimento no pudimos comprobar esto, existen estudios que muestran que árboles más grandes tendrán mayor diversidad de especies que árboles más chicos (Toh *et al.*, 1999) y otros han encontrado que algunas especies nodrizas reclutan más diversidad de plántulas que otras dependiendo de la sombra que producen; es decir, con poca sombra existe mayor diversidad de especies que con mayor sombra (Slocum, 2001).

### **Microambiente**

Los árboles dan protección contra las altas temperaturas, las lluvias y el viento y esto puede influir en la colonización de otras especies en sus alrededores (Botero y Russo, 1998, Callaway, 1995, Montagnini, 1992, Vieira *et al.*, 1994). Como era de esperar, la luz y temperatura fueron menores debajo de los árboles que en los testigos o en las parcelas de muestreo intermedias. Sin embargo, no se observó ningún efecto de los árboles sobre la compactación ni la humedad del suelo. Es probable que tanto el follaje de los árboles como el pasto y hojarasca sirvieran para retener humedad. No parecen

haber diferencias importantes entre las dos especies en cuanto a su efecto sobre condiciones microambientales.

### ***Implicaciones para la sucesión y restauración ecológica en pastizales***

El efecto de *P. dulce* y *G. ulmifolia* sobre lluvia de semillas fue marcado aunque por lo general no extendía mas allá que la copa del árbol. Favoreció en particular a especies arbóreas y endozoócoras. La mayoría de las especies presentes en la lluvia de semillas no se manifestaron en el banco de plántulas, sugiriendo que existen filtros que podrían incluir: la competencia por luz y agua entre pastos, malezas y las plántulas colonizadoras, la depredación de semillas y plantas, la falta de nutrientes y la compactación del suelo (Uhl *et al.*, 1990, Holl, 1999, Holl *et al.*, 2000, Guariguata y Ostertag, 2002), que previenen su colonización.

No obstante, el establecimiento de plántulas de algunas especies presentes en la lluvia de semillas demuestra que existe potencial de un efecto núcleo duradero que llevará a la formación de parches de regeneración alrededor de los árboles pioneros. Estas incluyen 10 especies de árboles y arbustos endozoócoros que al madurarse podrían diversificar la disponibilidad de frutos, y así aumentar aún más la actividad de animales dispersores de semillas. La influencia de los árboles sobre microclima también podría contribuir a un efecto núcleo, ya que la sobrevivencia de plántulas de algunas especies es mayor bajo condiciones de menor luz y temperatura (Ray y Brown, 1995). Estos núcleos de regeneración pueden expandirse por el crecimiento del árbol núcleo y los colonizadores subsiguientes (Zahawi y Augspurger, 2006), hasta que los núcleos se junten y se forma un dosel cerrado.

Estos resultados ilustran la importancia de los árboles cuyas semillas son dispersadas por ganado como núcleos de regeneración forestal. La dispersión de semillas por ganado se da alrededor del mundo, en particular en áreas de sabana y bosque tropical seco (Miceli-Méndez *et al.*, 2008). Ganaderos entrevistados en Chiapas han identificado 17 especies dispersadas por ganado bovino en sus pastizales (Miceli-Méndez *et al.*, 2008). La dispersión de semillas por ganado y la posterior formación de núcleos de

regeneración alrededor de los árboles propagados por dicho mecanismo merece mayor atención como estrategia tanto para establecimiento de sistemas silvopastoriles como paso preliminar en la restauración ecológica de bosque tropical en pastizales (*Idem*). Este fenómeno podría ser de especial importancia en pastizales de uso prolongado donde los rebrotes, banco de plántulas y banco de semillas han sido eliminados y la falta de dispersión de semillas figura entre los principales limitantes para la regeneración forestal (Holl, 1999).

## CONCLUSIONES

En el trópico seco de los Valles Centrales de Chiapas los árboles de *Pithecellobium dulce* y *Guazuma ulmifolia*, (ambas especies dispersadas por el ganado) tienen efecto sobre la lluvia de semillas, las plántulas reclutadas y las condiciones microambientales que prevalecen bajo sus copas.

*P. dulce* y *G. ulmifolia* son focos de dispersión de semillas que en su mayoría son endozoócoras y anemócoras. Las hierbas pioneras son abundantes en la lluvia de semillas y también los árboles como *Ficus* spp. (especies de sucesión secundaria) y *Muntingia calabura* (especie pionera). Estos árboles núcleos también proveen cobijo para el establecimiento de plántulas que provienen de semillas dispersadas por ectozoocoria y anemocoria, estableciéndose en su mayoría hierbas y arbustos. Aunque ambas especies núcleo favorecen la lluvia de semillas y el reclutamiento de plántulas, *G. ulmifolia* brinda mayor riqueza de especies en la lluvia de semillas y en las plántulas que se reclutan bajo su copa.

En ambas especies núcleo, entre menor distancia existe desde la copa de los árboles, mayor es la abundancia de la lluvia de semillas y de las plántulas reclutadas. Además la riqueza de especies de la lluvia de semillas también es mayor a menor distancia. En las inmediaciones de ambas especies núcleo, la intensidad de luz y la temperatura ambiental son más moderadas que lejos de ellos.

Con el paso del tiempo, el aumento en lluvia de semillas y reclutamiento de plántulas alrededor de *P. dulce* y *G. ulmifolia*, podrá dar paso a la formación de núcleos de regeneración forestal, y acelerar los procesos sucesionales.



## BIBLIOGRAFIA

- Alemán Santillán, T., B. G. Ferguson, y F. J. Medina Jonapá, editores. 2007. Ganadería, Desarrollo y Ambiente: Una Visión para Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur, Tapachula, Chiapas, México.
- Argaw, M., D. Teketay, y M. Olsson. 1999. Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in an Acacia woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 43:411-435.
- Botero, R., y R. O. Russo. 1998. Utilización de árboles y arbustos fijadoras de nitrógeno en sistemas sostenibles de producción animal en suelos ácidos tropicales. Páginas 171-192 en M. Rosales M. and M. D. Sánchez, editores. Agroforestería para la producción animal en Latinoamérica (electronic conference). FAO, Rome.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Bot rev* 61:306-349.
- Duncan, R. S., y C. A. Chapman. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* 9:998-1008.
- Duncan, R. S., y C. A. Chapman. 2003. Tree–shrub interactions during early secondary forest succession in Uganda. *Restoration Ecology* 11:198–207.
- Durr, P. A. and J. Rangel. 2002. Enhanced forage production under *Samanea saman* in a subhumid tropical grassland. *Agroforestry Systems* 54:99-102.
- Ferguson, B. G. 2001. Seed dispersal by livestock accelerates succession in a degraded neotropical field. (Guatemala). *Ecological Restoration* 19:115-116.
- Ferguson, B. G., J. Vandermeer, H. Morales, y D. M. Griffith. 2003. Post-agricultural succession in El Petén, Guatemala. *Conservation Biology* 17:818-828.
- Francis, John K. 1991. *Guazuma ulmifolia* Lam. Guácima. SO-ITF-SM-47. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.
- Fry, J. C. 1993. *Biological Data Analysis*, 1 edition. Oxford University Press, New York, United States.
- Galindo-González, J., S. Guevara, y V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693-1703.

- Giraldo V., L. A. 2003. Potencial de la arborea guácimo (*Guazuma ulmifolia*), como componente forrajero en sistemas silvopastoriles. Páginas 201-215 en Agroforestería para la producción animal en Latinoamérica. Proceedings of an electronic conference. FAO. Rome.
- Greenberg, R., P. Bichier, y J. Sterling. 1997. Acacia, cattle and migratory birds in Southeastern México. *Biological Conservation* 80:235-247.
- Gobierno del Estado de Chiapas. 2005. Enciclopedia de los Municipios de México. Estado de Chiapas. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, Tuxtla Gutiérrez, México.
- Guariguata, M. R., y R. Ostertag. 2002. Sucesión secundaria. Páginas 591-623 en M. R. Guariguata and G. H. Kattan, editores. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica.
- Guevara, S., S. E. Purata, y E. Van der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77-84.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, y J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3:655-664.
- H. Ayuntamiento de Villacorzo. 2005. Plan de Desarrollo Municipal 2005 - 2007. Dirección de Programación y Presupuestación del Municipio de Villaflores, Villacorzo, Chiapas, México.
- H. Ayuntamiento de Villaflores. 2005. Plan Municipal de Desarrollo 2005 - 2007. Dirección de Programación y Presupuestación., Villaflores, Chiapas, México.
- Harvey, C. A., y W. A. Haber. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44:37-68.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31:229-242.
- Holl, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *The Journal of Ecology* 90:179.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin, y I. A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8:339-349.

- INEGI. 1995. Anuario estadístico de Chiapas. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e informática, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- INEGI. 2006. Anuario estadístico de Chiapas. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e informática, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Israelsen, O. W., y V. E. Hansen. 1985. Principios y Aplicaciones del Riego, 2a edición. Editorial Reverté, Sevilla, España.
- Jiménez-Ferrer, G., M. López-Carmona, J. Nahed-Toral, S. Ochoa-Gaona, y B. de Jong. 2008. Árboles y arbustos forrajeros de la región norte-tzotzil de Chiapas, México. *Veterinaria México* 39:2.
- Laborde, J., S. Guevara, y G. Sánchez-Ríos. 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. *Écoscience* 15:6-16.
- Loik, M. E., y K. D. Holl. 1999. Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica. *Restoration Ecology* 7:382-391.
- López Zamora, I. 1992. El proceso sucesional secundario de las selvas cálido-húmedas: un ejemplo en el sur de Veracruz. *La Ciencia y el Hombre*. 12:135-141.
- Martínez-Garza, C., A. Flores-Palacios, M. De La Peña-Domene y H. F. Howe. 2009. Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology*. 25:541–550.
- Miceli-Méndez, C. L., B. G. Ferguson, y N. Ramírez-Marcial. 2008. Seed dispersal by cattle: natural history and applications to neotropical forest restoration and agroforestry. Páginas 165-191 en R. Myster, editor. *Post-Agricultural Succession in the Neotropics*. Springer, New York.
- Miceli Méndez, C. L. 2008. Efecto del Ganado Bovino y Ungulados Silvestres en la Dispersión de Semillas de Especies Leñosas en Agropaisajes. Tesis doctoral. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.
- Montagnini, F. 1992. *Sistemas Agroforestales: Principios y Aplicaciones en los Trópicos*. Capítulo 1. Organización para Estudios Tropicales, San José, Costa Rica.

- Otero-Arnaiz, A., S. Castillo, J. Meave, y G. Ibarra-Manríquez. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas coastal plain, México. *Biotropica* 31:243-254.
- Pascacio Damián, M. G. 2006. Influencia del paso por el tracto digestivo y defecación por ganado bovino sobre el destino de semillas de tres fabáceas de bosque tropical subcaducifolia, en el Ejido La Florida, Municipio de Cintalapa, Chiapas. Licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Pinto Ruiz, R., F. J. Medina Jonapá, G. Jiménez Ferrer, A. Hernández López, D. Hernández Sánchez, B. G. Ferguson, y T. Alemán. 2007. Alternativas tecnológicas para la ganadería chiapaneca. Páginas 40-57 en T. Alemán Santillán, B. G. Ferguson, and F. J. Medina Jonapá, editores. *Ganadería, Desarrollo y Ambiente: Una Visión para Chiapas*. El Colegio de la Frontera Sur, Tapachula, Chiapas, México.
- Posada, J. M., T. M. Aide, y J. Cavellier. 2000. Cattle and weedy shrubs as restoration tools of tropical montane rainforest. *Restoration Ecology* 8:370-379.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeifa, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Ávila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L. P. Cerdeira Morellato, J. S. Powers, F. de S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago, y G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Ray, G. J., y B. J. Brown. 1995. Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3:86-94.
- Salazar Mendiguchia, P., R. Grajales González, R. Pimentel Medina, y G. G. H. G. 2005. Enciclopedia de los Municipios de México. Estado de Chiapas. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, México.
- Singh, J. S., y V. K. Sing. 1992. Phenology of seasonally dry tropical forest. *Current Science* 63:684-689.

- Slocum, M. G. 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82:2547-2559.
- Toh, I., M. Gillespie, y D. Lamb. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* 7:288-297.
- Uhl, C., D. Nepstad, R. Buschbacher, K. Clark, B. Kauffman, y S. Subler. 1990. Studies of ecosystem response to natural and anthropogenic disturbances provide guidelines for designing sustainable land-use systems in Amazonia. Páginas 24-42 en A. Anderson, editor. *Alternatives to Deforestation: Steps to Sustainable Use of the Amazon Rainforest*. Columbia University Press, New York.
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Batis Muñoz, M. I. Alcocer Silva, M. Gual Díaz, y C. Sánchez Dirzo. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. J084, CONABIO -Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Vieira, I. C. G., C. Uhl, y D. Nepstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in an abandoned pasture, Paragominas, Amazônia. *Vegetatio* 115:91-99.
- Yarranton, G. A., y R. G. Morrison. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journal of Ecology* 62:417-428.
- Zahawi, R. A., y C. K. Augspurger. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31:540-552.
- Zahawi, R. A., y C. K. Augspurger. 2006. Tropical forest restoration: tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecological Applications* 16:464-478.
- Zamora, C. O., y F. Montagnini. 2007. Seed rain and seed dispersal agents in pure and mixed plantations of native trees and abandoned pastures at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Restoration Ecology* 15:453-461.
- Zamora, S., J. García, G. Bonilla, H. Aguilar, C. A. Harvey, y M. Ibrahim. 2001. ¿Cómo utilizar los frutos de guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*), guácimo (*Guazuma ulmifolia*), genízaro (*Pithecellobium saman*) y jícaro (*Crescentia alata*) en alimentación animal? *Agroforestería en las Américas* 8:45-49.

Zimmerman, D. W., y B. D. Zumbo. 1993. Relative power of the Wilcoxon test, the Friedman test and repeated-measures anova on ranks. *Journal of Experimental Education* 62:75-86.

**Apéndice 1.** Semillas encontradas en las trampas de *G. ulmifolia* y *P. dulce* por distancia desde el tallo medidas en función del radio de la copa. “X” indica presencia de la especie en el área de muestreo indicado. Se reportan especies, formas de crecimiento y forma de dispersión como desconocidas, debido a que no se pudieron identificar, pero se indica las áreas en las cuales estuvieron presentes.

Forma de crecimiento	Familia	Especie	G. ulmifolia			P. dulce			Forma de dispersión	Presente como plántula
			Radios de la copa			Radios de la copa				
			0.5	1.5	T	0.5	1.5	T		
árbol	Apocynaceae	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	X						EN	
		<i>Stemmadenia</i> sp	X						EN	X**
	Asteraceae	<i>Eupatorium galeottii</i> Robinson	X	X	X	X	X	X	A	
	Bignoniaceae	1 sp. desconocida	X	X				X	A	
		<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	X	X	X	X	X	X	A	
	Boraginaceae	<i>Cordia stellifera</i> l. M. Johnst.	X						G	
	Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	X			X			EN	
		<i>Bursera</i> sp	X						EN	
		<i>Bursera</i> sp 2				X			EN	
		<i>Bursera</i> sp 3				X			EN	
	Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i> L.	X			X	X	X	EN	
	Erythroxylaceae	<i>Erythroxylon</i> sp.				X			G	
	Fabaceae	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	X			X		X	EN	X
		<i>Albizzia adenocephala</i> (J.D. Smith) B. & R.				X	X		G	
		<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steudel				X			G	X
	Fabaceae	<i>Pithecellobium dulce</i> Willd.	X			X	X	X	EN	X
	Muntingiaceae	<i>Muntingia calabura</i> L.	X			X			EN	
	Melastomataceae	<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don	X						EN	
	Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	X	X	X	X	X	X	A	X
		<i>Swietenia macrophylla</i> King					X		A	
		<i>Trichilia hirta</i> L.	X	X		X			EN	X
	Moraceae	<i>Cecropia peltata</i> L.	X	X		X		X	EN	
		<i>Ficus benjamina</i> L.	X			X	X		EN	
		<i>Ficus insipida</i>	X	X		X		X	EN	
		<i>Ficus perforata</i>	X	X		X	X		EN	
		<i>Ficus</i> sp				X			EN	
	Moraceae	<i>Ficus</i> sp 2	X				X		EN	
		<i>Ficus</i> sp 3	X					X	EN	
<i>Ficus</i> sp 7		X	X	X	X	X	X	EN		

Forma de crecimiento	Familia	Especie	G. ulmifolia			P.dulce			Forma de dispersión	Presente como plántula
			Radios de la copa			Radios de la copa				
			0.5	1.5	T	0.5	1.5	T		
árbol	Polygonaceae	<i>Coccoloba cozumelensis</i> Hemsley				X			EN	X
		<i>Coccoloba</i> sp	X	X	X	X	X		EN	X**
	Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp	X						EN	
	Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	X	X					EN	X
	Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis americana</i> (Miller) Johnston	X			X			G	X
	Tiliaceae	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.		X	X		X	X	EC, A	
	Ulmaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacquin) Sargent	X						EN	
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume		X			X			EN		
arbusto	Asteraceae	<i>Chromolaena collina</i> (DC.)	X	X	X	X	X	X	A	X
		<i>Tithonia tubaeformis</i> (Jacq.) Cass	X		X				A	
		<i>Vernonia canescens</i> H.B.K.	X	X	X	X	X	X	A	X
	Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i> sp		X	X				EC, A	
		<i>Croton</i> sp		X	X				G	
		1 sp. desconocida	X			X			D	
		<i>Jatropha curcas</i> L.	X						EN	X
	Malvaceae	1 sp. desconocida		X	X	X			EN	
	Piperaceae	<i>Piper</i> sp				X			EN	
	Solanaceae	<i>Solanum</i> sp	X		X	X	X	X	EN	X**
<i>Solanum</i> sp 2					X			EN	X**	
bejuco	Asclepiadaceae	<i>Gonolobus prasinanthus</i> J.D. Smith		X					A	
	Convolvulaceae	1 sp. desconocida	X					X	G	
		<i>Ipomoea</i> sp 1	X	X		X	X		G	X**
		<i>Ipomoea</i> sp 2				X	X	X	G	X**
	Cucurbitaceae	<i>Cayaponia attenuata</i> (H. & A.) Cogn.	X	X		X	X		EN	X
	Fabaceae	1 sp. desconocida	X	X	X				G	
		<i>Desmodium intortum</i> (Miller) Urban	X	X	X				EC	X
	Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis</i> sp				X	X		A	X**
	Ranunculaceae	<i>Clematis grossa</i> Benth.	X	X		X	X	X	EC, A	X
Sapindaceae	<i>Serjania atrolineata</i> Sauv. & Wright	X			X	X		A		



Forma de crecimiento	Familia	Especie	G. ulmifolia			P.dulce			Forma de dispersión	Presente como plántula	
			Radios de la copa			Radios de la copa					
			0.5	1.5	T	0.5	1.5	T			
hierba	Asteraceae	1 sp. desconocida		X				X	D		
		<i>Melanthera nivea</i> (L.) Small	X	X					A	X	
		<i>Pseudelephantopus spicatus</i> (Juss.) Rohr	X				X			A	X
		<i>Tagetes foetidissima</i> DC.		X	X					A	X
	Cactaceae	1 sp. desconocida				X			EN		
		<i>Opuntia puverula</i> Pf	X						EN		
	Commelinaceae	1 sp. desconocida	X	X	X	X		X	EN		
	Cyperaceae	1 sp. desconocida	X			X		X	EN		
	Fabaceae	<i>Crotalaria</i> sp	X			X				G	X**
		<i>Dalea</i> sp	X							G	
		<i>Galactea</i> sp	X	X			X			G	
		<i>Indigofera jamaicensis</i> Spreng.		X						A	X
		<i>Mimosa pudica</i> L.		X	X	X				EC	X
		<i>Vigna</i> sp 1	X	X		X	X			G	
		<i>Vigna</i> sp 2	X	X	X	X	X			G	
	Lamiaceae	<i>Hyptis</i> sp	X	X	X				EC	X**	
	Poaceae	1 sp. desconocida		X						EC, A	
		<i>Andropogon</i> sp	X	X	X		X	X		EC, A	
		<i>Cryptochloa</i> sp			X					G	
		<i>Cynodon plectostachyus</i> (K. Schum.) Pilger	X	X	X	X	X	X		A	X
		4 spp. desconocida	X	X	X	X	X			A	
		2 spp. desconocida	X	X		X	X			D	
		<i>Eragrostis</i> sp	X	X	X	X	X			EC, A	
		<i>Paspalum</i> sp 3	X	X	X	X		X		A	
		<i>Paspalum</i> sp 5	X	X	X	X	X	X		D	
		<i>Paspalum</i> sp.1	X	X	X	X	X	X		D	
		<i>Paspalum</i> sp.2	X		X	X	X	X		D	
		<i>Setaria</i> sp	X	X	X	X	X	X		A	
		<i>Sporobolus</i> sp	X	X						A	
		<i>Paspalum</i> sp 4				X				G	
		Tiliaceae	<i>Triumfetta</i> sp						X	D	X**
	Verbenaceae	1 sp. desconocida					X		EC, A		
<i>Stachytarpheta angustifolia</i> (Miller) Vahl					X	X		EC	X		

Forma de crecimiento	Familia	Especie	G. ulmifolia			P.dulce			Forma de dispersión	Presente como plántula
			Radios de la copa			Radios de la copa				
			0.5	1.5	T	0.5	1.5	T		
hierba	Acanthaceae	<i>Blechnum brownei</i> Juss.	X	X	X	X	X	X	EC, A	X
	Amaranthaceae	<i>Chamissoa</i> sp	X			X	X		EN	
	Asteraceae	<i>Bidens</i> sp	X	X	X	X	X	X	A	X**
		<i>Bidens</i> sp 3	X		X				A	X**
desconocido	Asteraceae	<i>Brickellia</i> sp	X						EC, A	
	Acanthaceae	<i>Justicia</i> sp	X						G	X**
	Araliaceae	1 sp. desconocida				X		X	D	
	Asclepiadaceae	<i>Gonolobus</i> sp				X			A	X**
	Asteraceae	1 sp. desconocida				X			A	
		<i>Tagetes</i> sp		X		X			A	X**
	Celastraceae	1 sp. desconocida	X			X	X	X	D	
	Convolvulaceae	1 sp. desconocida	X			X			D	
	Cyperaceae	1 sp. desconocida	X		X	X			D	
	desconocida	36 ssp. desconocidas	X	X	X	X	X	X	D	
		2 ssp. desconocidas	X			X			EN	
		6 ssp. desconocidas	X	X	X		X	X	A	
		2 ssp. desconocidas				X	X		EC, A	
	desconocida	6 ssp. desconocidas	X	X		X			G	
	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> sp 1	X	X	X				D	X**
		<i>Euphorbia</i> sp 2	X		X				D	X**
	Fabaceae	1 sp. desconocida		X					G	
	Malpighiaceae	1 sp. desconocida				X		X	A	
		<i>Ficus</i> sp 6	X			X	X		EN	
	Moraceae	<i>Ficus</i> sp 3	X						EN	
<i>Ficus</i> sp 5					X			EN		
Olacaceae	<i>Ximenia</i> sp	X			X			D		
Rubiaceae	1 sp. desconocida				X	X	X	A		
epifita	Bromeliaceae	<i>Tillandsia bulbosa</i> Hook	X	X		X	X	X	A	
		<i>Catopsis nutans</i> (Sw.) Griseb.	X	X	X	X	X	X	A	
		<i>Catopsis paniculata</i> E. Morr.	X	X		X	X		A	

D=desconocido; EC=ectozoocoria; EN=endozoocoria; G=Gravedad; A=anemocoria.

\*\*Indica coincidencia a nivel de género con alguna especie presente el banco de plántulas. 0.5 es copa interior, 1.5 es copa exterior y T es testigo.

**Apéndice 2.** Plántulas (>15 cm de altura y ≤ de 50 cm) encontradas alrededor de árboles de *G. ulmifolia* y *P. dulce* por distancia desde el tallo medida en función del radio de la copa. “X” indica presencia de la especie en el área de muestreo indicado. Se reportan especies, formas de crecimiento y forma de dispersión como desconocidas, debido a que no se pudieron identificar, pero se indica las áreas en las cuales estuvieron presentes.

Forma de crecimiento	Familia	Especie	G. ulmifolia				P. dulce				Forma de dispersión	
			Radios de la copa				Radios de la copa					
			0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo	0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo		
árbol	Apocynaceae	<i>Stemmadenia</i> sp	X		X						EN	
	Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (R.Y.P.) Cham.					X		X		A	
	Desconocido	1 sp. desconocida	X	X	X	X	X	X	X		D	
			<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	X	X							EN
			<i>Acacia pennatula</i> (S. & C.) Benth	X	X		X		X	X		EN
			<i>Bauhinia unguolata</i> L.			X						EN
			<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	X	X	X	X	X	X	X	X	EN
			<i>Erythrina goldmanii</i> Standley	X	X	X						G
			<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.					X	X	X	X	EN
			<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) DeWit							X		EN
			<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.		X		X					G
			<i>Machaerium cirrhiferum</i> Pittier	X		X	X					A
			<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	X	X	X	X	X	X	X		EN
	Fabaceae											
	Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth			X						EN	
	Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	X	X			X				A	
		<i>Trichilia hirta</i> L.	X	X							EN	
	Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.			X						EN	
	Polygonaceae	<i>Coccoloba cozumelensis</i> Hemsley						X	X		EN	
	Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	X	X	X	X	X	X	X		EN	
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis americana</i> (Miller) Jhonston		X			X				G		

Forma de crecimiento	Familia	Especie	G. ulmifolia				P. dulce				Forma de dispersion		
			Radios de la copa				Radios de la copa						
			0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo	0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo			
arbusto	Acanthaceae	<i>Ruellia</i> sp	X									G	
		<i>Calea ternifolia</i> Kunth	X	X	X	X	X	X					A
		<i>Chromolaena collina</i> (DC.)		X	X								A
		3 ssp. desconocidas	X		X								D
		<i>Perymenium ghiesbreghtii</i> Rob. & Greenm.		X	X								A
		<i>Verbesina</i> sp		X									A
		<i>Vernonia canescens</i> H.B.K.		X	X								A
		<i>Vernonia leiocarpa</i> DC.		X	X	X				X			A
	Asteraceae	<i>Viguiera</i> sp		X	X								A
	desconocido	5 ssp. desconocidas	X	X	X								D
	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia pulquerima</i>			X								G
		<i>Jatropha curcas</i> L.		X	X				X		X		EN
		<i>Ricinus communis</i> L.	X										G
		<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	X	X	X								EN
		<i>Cassia alata</i> L.			X								EN
		<i>Mimosa albida</i> H. & B. ex Willd.		X	X	X	X	X	X	X			EC
		<i>Rhynchosia</i> sp								X			EN
	Fabaceae	<i>Senna skinneri</i> (Benth.) I. & B.			X								G
	Flacourtiaceae	<i>Laetia</i> sp.						X					G
	Malvaceae	<i>Robinsonella</i> sp	X	X	X	X		X					G
	Phytolaccaceae	<i>Petiveria alliacea</i> L.	X	X	X			X			X		EC
	Ranunculaceae	<i>Clematis dioica</i> L.						X					EC
	Rubiaceae	2 ssp. desconocidas						X					D
	Sapotaceae	<i>Sideroxylon</i> sp		X									G
	Solanaceae	<i>Solanum candidum</i> Lindl.	X	X	X								EN
		<i>Solanum</i> sp									X		EN
	Tiliaceae	<i>Triumfetta semitriloba</i> Jacq	X										EC
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.	X	X	X	X							EN	

Forma de crecimiento	Familia	Especie	G. ulmifolia				P. dulce				Forma de dispersion		
			Radios de la copa				Radios de la copa						
			0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo	0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo			
arbusto	Acanthaceae	<i>Ruellia</i> sp	X									G	
		<i>Calea ternifolia</i> Kunth	X	X	X	X	X	X					A
		<i>Chromolaena collina</i> (DC.)		X	X								A
		3 ssp. desconocidas	X		X								D
		<i>Perymenium ghiesbreghtii</i> Rob. & Greenm.		X	X								A
		<i>Verbesina</i> sp		X									A
		<i>Vernonia canescens</i> H.B.K.		X	X								A
		<i>Vernonia leiocarpa</i> DC.		X	X	X				X			A
	Asteraceae	<i>Viguiera</i> sp		X	X								A
	desconocido	5 ssp. desconocidas	X	X	X								D
	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia pulquerrima</i>			X								G
		<i>Jatropha curcas</i> L.		X	X			X			X		EN
		<i>Ricinus communis</i> L.	X										G
		<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	X	X	X								EN
		<i>Cassia alata</i> L.			X								EN
		<i>Mimosa albida</i> H. & B. ex Willd.		X	X	X	X	X	X				EC
		<i>Rhynchosia</i> sp								X			EN
		Fabaceae	<i>Senna skinneri</i> (Benth.) I. & B.			X							G
	Flacourtiaceae	<i>Laetia</i> sp.					X					G	
	Malvaceae	<i>Robinsonella</i> sp	X	X	X	X		X					G
	Phytolaccaceae	<i>Petiveria alliacea</i> L.	X	X	X		X				X		EC
	Ranunculaceae	<i>Clematis dioica</i> L.					X						EC
	Rubiaceae	2 ssp. desconocidas					X						D
Sapotaceae	<i>Sideroxylon</i> sp		X									G	
Solanaceae	<i>Solanum candidum</i> Lindl.	X	X	X								EN	
	<i>Solanum</i> sp										X	EN	
Tiliaceae	<i>Triumfetta semitriloba</i> Jacq	X										EC	
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.	X	X	X	X							EN	
bejuco	Apocynaceae	2 ssp. desconocidas	X	X	X	X						D	
	Asclepiadaceae	<i>Gonolobus steyermarkii</i> Woodson			X								A
		<i>Gonolobus stramineus</i> L. O. Williams			X		X	X	X	X			A
	Caesalpiaceae	<i>Cassia anisopetala</i> Donn. Smith	X	X	X								EN
	Convolvulaceae	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Poiret	X	X	X	X		X					G
		<i>Ipomoea lindenii</i> Martens & Galeotti	X	X	X	X	X						G

Forma de crecimiento	Familia	Especie	G. ulmifolia				P. dulce				Forma de dispersion
			Radios de la copa				Radios de la copa				
			0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo	0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo	
bejuco	Convolvulaceae	<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth	X	X	X	X	X	X	X		G
		<i>Ipomoea</i> sp	X	X	X	X	X	X		X	G
		<i>Ipomoea squamosa</i> Choisy	X	X	X	X			X		G
		<i>Ipomoea trifida</i> (H.B.K.) G. Don			X						G
		<i>Ipomoea wrightii</i> A. Gray		X				X	X		G
	Cucurbitaceae	<i>Cayaponia attenuata</i> (H.&.A.)		X	X	X	X	X	X		EN
		<i>Cayaponia racemosa</i> (Miller) Cogn.	X	X	X	X	X	X	X	X	EN
		1 sp. desconocida	X	X	X						D
	desconocido	5 ssp. desconocidas		X	X	X	X	X	X	X	D
	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i> sp	X	X	X						A
	Fabaceae	3 ssp. desconocidas	X	X	X	X	X	X	X		D
		<i>Desmodium amplifolium</i> Hemsley	X	X	X	X					EC
		<i>Desmodium helleri</i> Peyr.	X	X	X	X					EC
		<i>Desmodium intortum</i> (Miller) Urban		X		X	X				EC
		<i>Mucuna</i> sp	X	X	X	X			X	X	G
	Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis muricata</i> (Cav.) Cuatrecasas						X			A
		1 sp. desconocida		X			X				D
	Nyctaginaceae	<i>Neea</i> sp. 1					X				EN
	Passifloraceae	<i>Passiflora foetida</i> L.	X	X	X	X					G
	Ranunculaceae	<i>Clematis grossa</i> Benth.	X				X	X			EC, A
	Sapindaceae	<i>Cardiospermum grandiflorum</i> Swartz.	X			X	X	X	X		EN
		<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.	X	X	X		X				EN
		<i>Paullinia clavigera</i> Schlecht	X								G
Smilacaceae	1 sp. desconocida		X							D	
Vitaceae	<i>Vitis tiliifolia</i> (H. y B.) ex Roem y Schultz.	X								G	
Desconocido	desconocido	2 ssp. desconocidas	X	X	X		X	X	X	D	
hierba	Acanthaceae	<i>Blechum brownei</i> Juss.	X		X						EC, A
		2 ssp. desconocidas	X	X							D
		<i>Justicia</i> sp	X		X				X		G
	<i>Pseuderanthemum</i> sp.				X					G	
	Amaranthaceae	<i>Amaranthus spinosus</i> L.	X	X	X						EC
	Apocynaceae	<i>Mandevilla subsagittata</i> (R. & P.) Woodson	X	X			X	X			G

Forma de crecimiento	Familia	Especie	G. ulmifolia				P. dulce				Forma de dispersion		
			Radios de la copa				Radios de la copa						
			0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo	0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo			
hierba	Apocynaceae	<i>Vinca sp</i>			X							G	
	Asclepiadaceae	<i>Asclepias curassavica</i> L.		X	X							A	
		<i>Bidens chiapensis</i> Brandg.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	A	
		<i>Bidens triplinervia</i> H.B.K.		X								A	
		<i>Calea sp.</i>	X									A	
		7 ssp. desconocidas	X	X	X	X						D	
		<i>Elephantopus mollis</i> H.B.K.		X	X					X		A	
		<i>Eupatorium aschenbornianum</i> Schauer		X	X	X						A	
		<i>Liabum discolor</i> (Hook. & Arn.) Benth. & Hook.ex Hemsl.	X									A	
		<i>Melanthera nivea</i> (L.) Small		X	X	X						A	
		<i>Pseudelephantopus spicatus</i> (Juss.) Rohr	X	X	X	X	X	X	X	X	X	A	
		<i>Simsia sp</i>				X						A	
		<i>Smallanthus maculatus</i> (Cav.) H. Robinson	X	X	X							A	
		Asteraceae	<i>Tagetes foetidissima</i> DC.	X	X	X	X						EC
		Bignoniaceae	1 sp. desconocida					X					D
			<i>Heliotropium indicum</i> L.	X	X	X							G
		Boraginaceae	<i>Heliotropium procumbens</i> Mill.	X	X	X							G
			<i>Commelina diffusa</i> Burm. F.			X							G
		Commelinaceae	<i>Commelina elegans</i> Martius	X	X	X							G
		Convolvulaceae	<i>Evolvulus nummularius</i> L.								X		G
		cucurbitaceae	<i>Cucurbita moschata</i> Poirlet							X			EN
		desconocido	9 ssp. desconocidas	X	X	X	X					X	D
			1 sp. desconocida	X									D
			<i>Euphorbia hirta</i> L.			X							EC
			<i>Euphorbia hypericifolia</i> L.	X									EC
		Euphorbiaceae	<i>Tragia nepetifolia</i> Cav.		X	X	X				X		EC
			<i>Ageratina sp</i>			X							A
			<i>Crotalaria quercetorum</i> Brandegee			X	X						G
			2 ssp. desconocidas	X	X	X	X						D
			<i>Desmodium aparines</i> (Link) DC.	X	X	X	X				X		EC
		<i>Indigofera jamaicensis</i> Spreng.	X	X	X	X						A	
		<i>Mimosa púdica</i> L.	X	X	X	X						EC	
	Fabaceae	<i>Mimosa sp</i>			X							EC	

Forma de crecimiento	Familia	Especie	G. ulmifolia				P. dulce				Forma de dispersion
			Radios de la copa				Radios de la copa				
			0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo	0-0.5	0.5-1	1-1.5	Testigo	
hierba	Lamiaceae	<i>Hyptis brevipes</i> Poit.		X	X	X					A
		<i>Hyptis capitata</i> Jacquin.			X						A
		<i>Hyptis mutabilis</i> (L. Rich.) Briq.		X	X			X			A
		<i>Hyptis sp. 1</i>								X	A
		<i>Salvia misella</i> H.B.K.		X	X						G
		<i>Salvia occidentalis</i> Sw.	X	X	X						G
		<i>Salvia rubiginosa</i> Benth.			X						G
		<i>Salvia sp</i>	X	X	X						G
	Lythraceae	<i>Cuphea sp</i>	X	X	X	X					G
	Malvaceae	<i>Malvaviscus sp</i>		X							G
		<i>Sida acuta</i> Burm	X	X	X	X		X	X		G
		<i>Sida rhombifolia</i> L.	X	X	X	X			X	X	G
	Martyniaceae	<i>Martynia annua</i> L.		X							EC
	Musaceae	<i>Heliconia sp</i>	X	X	X						G
	Nyctaginaceae	<i>Neea sp. 2</i>	X	X							EN
	Onagraceae	<i>Ludwigia affinis</i> (DC.) H. Hara				X					G
	Oxalidaceae	<i>Oxalis frutescens</i> L. ssp. <i>angustifolia</i>		X	X						G
	Scrophulariaceae	<i>Russelia multiflora</i> Sims.	X								G
	Sterculiaceae	1 sp. desconocida	X	X	X	X					D
		<i>Melochia pyramidata</i> L.	X		X						EC
		<i>Melochia sp. 3</i>	X	X	X	X					EC
		<i>Melochia villosa</i> (Mill.) Fawc. & Rendle	X	X	X	X					EC
	Tiliaceae	<i>Triumfetta lappula</i> L.		X							EC
		<i>Triumfetta sp</i>			X						D
	Verbenaceae	<i>Stachytarpheta angustifolia</i> (Miller) Vahl	X					X		X	EC
	Violaceae	<i>Hybanthus thiemei</i> (J.D. Smith) Morton	X		X						EC

\*D=desconocido; EC=ectozoocoria; EN=endozoocoria; G=Gravedad; A=anemocoria.

0 – 0.5 es copa interior, >0.5 – 1 es copa intermedia, >1 -1.5 es copa exterior y T es testigo.