



El Colegio de la Frontera Sur

Plantaciones experimentales de restauración ecológica en
la Selva Lacandona (Chiapas, México)

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Doctor en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable

por

Francisco José Román Dañobeytia

2011



El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de las Casas, Chiapas, 02 de diciembre de 2011

Los abajo firmantes, miembros del jurado examinador del alumno:

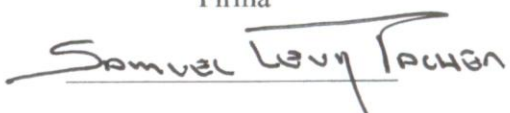
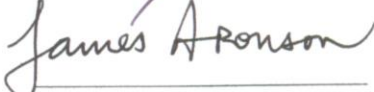


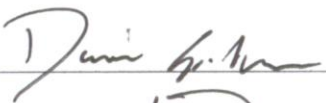

Francisco José Román Dañobeytia

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada:

**Plantaciones experimentales de restauración ecológica en la Selva Lacandona
(Chiapas, México)**

para obtener el grado de

Doctor en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable

	Nombre	Firma
Tutor	Samuel I. Levy Tacher	
Asesor	Neptalí Ramírez Marcial	
Asesor	James Aronson	
Asesor	Ricardo Ribeiro Rodrigues	
Sinodal adicional	Pedro Macario Mendoza	
Sinodal adicional	Duncan Golicher	
Sinodal suplente	Alberto Anzures Dadda	

Índice

Agradecimientos	6
Resumen general	7
CAPÍTULO I	
Introducción General	11
Introducción	12
Objetivos	22
Hipótesis	23
Orden y contenido de los capítulos	24
Literatura citada	26
CAPÍTULO II	
Testing the Performance of Fourteen Native Tropical Tree Species in Two Abandoned Pastures of the Lacandon Rainforest Region of Chiapas, Mexico.	31
Abstract	32
Key words	32
Introduction	32
Methods	33
Results	35
Discussion	37
Implications for practice	39
Acknowledgements	39
Literature cited	39

CAPÍTULO III

Responses of 16 native tree species to invasive alien grass removals: implications for ecological restoration of abandoned tropical pastures.	41
Abstract	43
Key words	44
Introduction	44
Materials and methods	47
Results	52
Discussion	54
Conclusions	59
Acknowledgements	60
References	60
Tables	65
Figures	67

CAPÍTULO IV

Discusión y conclusiones generales	74
Discusión General	75
Conclusiones Generales	87
Recomendaciones	89
Literatura citada	91

A mis hijos, Simja y Micael

A mi esposa Tina

A mis padres y hermanos

A toda mi familia y amigos

Agradecimientos

Quiero agradecer muy especialmente a mi tutor, el Dr. Samuel I. Levy Tacher, por su invaluable apoyo, por la oportunidad de hacer investigación en la Selva Lacandona y por compartir conmigo su experiencia, conocimientos y amistad durante los últimos siete años.

Al Dr. James Aronson, Dr. Neptalí Ramírez Marcial, Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues y Dr. Jorge Castellanos Albores, a quienes agradezco enormemente por la asesoría brindada para la realización de esta investigación. Sus oportunos y siempre constructivos comentarios enriquecieron el trabajo.

A los técnicos que laboran en la selva, Manuel Castellanos Chan'kin, Adolfo Chan'kin, Francisco Gómez, Daniel Sánchez y Antonio Gómez por su apoyo brindado durante el trabajo de campo. A Antonio Sánchez González, Genoveva Pignataro e Ivar Vleut por su apoyo en las mediciones de los experimentos. Al M.C. José Zúñiga, Ing. Roney Ballinas Cano e Ing. Juan José Roblero López, por su apoyo logístico en la selva.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología – CONACYT México, por la beca otorgada para la realización de mis estudios de doctorado.

A toda mi familia, amigos y maestros que ayudaron en mi formación humana y profesional.

Resumen General

A pesar de la dificultad que implica la recuperación natural (sin asistencia humana directa) de la vegetación arbórea en pastizales abandonados, las plantaciones de restauración ecológica con árboles u otras plantas leñosas son reconocidas como una opción que puede incrementar de manera considerable la provisión de bienes y servicios ecosistémicos en dichas áreas. Sin embargo, el éxito de las plantaciones depende en gran medida de contar con información básica que permita hacer una selección de especies y de prácticas silviculturales apropiadas que garanticen una buena supervivencia y crecimiento de las plántulas al menor costo posible.

A diferencia de la reforestación 'clásica', la restauración ecológica promueve la recuperación del ecosistema pre-existente, para lo cual es necesario planificar y establecer plantaciones dentro de un marco conceptual holístico que involucre aspectos ecológicos, socioeconómicos y culturales. Sin embargo, no existe una 'receta' única para alcanzar dichas metas, sobre todo en selvas y bosques tropicales en donde se ha hecho hasta hoy relativamente poca experimentación. La clasificación de especies arbóreas en grupos sucesionales o funcionales, es una de las metodologías que se experimentan actualmente en varias regiones tropicales del mundo, para intentar de acelerar y optimizar el proceso de restauración ecológica. Las plantaciones mixtas con especies de grupos funcionales diferentes tienen el potencial de vincular a las poblaciones locales con la restauración ecológica a través de la rehabilitación de áreas degradadas improductivas y el cultivo de especies de interés económico. De

esta manera la diversidad de grupos funcionales en las plantaciones también representa la posibilidad de aprovechamiento económico de madera (y de otros bienes y servicios) a lo largo del tiempo, por lo que la inversión en la restauración de un bosque puede verse como una estrategia rentable y no simplemente como un costo.

La presente tesis aborda el papel que pueden jugar el manejo previo (historial de uso) y la variación ambiental (medida en términos de condiciones contrastantes de suelo), así como la aplicación de deshierbes y los costos de producción, en el establecimiento de plantaciones experimentales con especies de árboles nativos en la Selva Lacandona (Chiapas, México). Se realizaron dos experimentos de campo en los que se transplantó y evaluó el desempeño inicial de plántulas de un total de 25 especies arbóreas de diferentes fases sucesionales. Las áreas experimentales se establecieron en pastizales abandonados ubicados al noreste de la Reserva de la Biosfera Montes Azules en las comunidades de Nueva Palestina y Frontera Corozal, en donde la principal actividad productiva es la ganadería extensiva.

El primer experimento se estableció con 14 especies de árboles nativos de tres grupos sucesionales (tres “pioneras”, ocho “intermedias” y tres “tardías”). Se transplantaron simultáneamente un total de 1,120 plántulas en dos pastizales abandonados (560 plántulas por sitio) con características edáficas y de historial de uso contrastantes, aunque dominados por la misma especie de pasto: *Cynodon plectostachyus*. Los resultados muestran que la variación ambiental puede ser determinante para la supervivencia y crecimiento de las plántulas.

En particular, las especies sucesionales iniciales o pioneras presentaron una mayor plasticidad en su comportamiento en comparación con las especies intermedias y tardías, cuya respuesta no varió ante la contrastante disponibilidad de nutrientes del suelo entre los dos sitios. Así, las especies pioneras incrementaron su desempeño hasta en más de 100% en el suelo menos ácido, de menor compactación, de mayor contenido de materia orgánica y mejor disponibilidad de nitrógeno.

El segundo experimento se estableció con 16 especies de árboles nativos (cuatro pioneras, siete intermedias y cinco tardías). En un pastizal también dominado por *C. plectostachyus* se transplantaron un total de 960 plántulas bajo cuatro tratamientos de deshierbe, definidos en términos de la frecuencia y costo de su aplicación. Los resultados revelan que a mayor cantidad de deshierbes, el desempeño de las plántulas tiende a incrementarse significativamente. De manera complementaria, se elaboró un índice para estimar el riesgo que representa plantar una u otra especie en un pastizal abandonado. Este análisis mostró que el riesgo depende en gran medida del desempeño y del estatus sucesional de la especie en cuestión. Así, la plantación de especies pioneras e intermedias supone un riesgo mínimo (excepto algunas especies intermedias de pobre desempeño), mientras que el riesgo de plantar especies tardías en pastizales abandonados puede llegar a ser muy alto y comprometer los objetivos de la intervención.

Nuestros resultados indican que la influencia, tanto de la variación ambiental como del deshierbe, puede ser determinante en el establecimiento inicial de

plántulas de especies de árboles nativos. Las diferencias de desempeño registradas por efecto de ambos factores pueden influir también en la velocidad de recuperación de un pastizal abandonado. Asimismo, los resultados de ambos experimentos son consistentes en demostrar que especies de características ecológicas similares responden en el campo también de manera similar, lo cual puede ser de utilidad al momento de seleccionar las especies y definir las estrategias de restauración en función de las condiciones específicas de cada lugar.

Los resultados de la presente investigación se enmarcan en un contexto de interés creciente a nivel mundial por incrementar la provisión de servicios ecosistémicos y asegurar el mantenimiento del capital natural a través de la restauración ecológica de bosques tropicales. El desarrollo de estrategias para recuperar áreas degradadas ha tomado gran relevancia, particularmente en lo relacionado al manejo de grupos sucesionales de especies arbóreas tropicales para plantaciones. Nuestros resultados demuestran que es factible rehabilitar, en el corto plazo, ciertos atributos estructurales y funcionales, dando como resultado un “ecosistema simplificado” que podría continuar con una trayectoria conducente hacia la restauración del ecosistema original en el largo plazo.

Palabras clave:

Bosque húmedo tropical, deshierbe, desempeño de plántulas, especies nativas, grupos funcionales, pastizales ganaderos abandonados, transplante, variación ambiental.

CAPÍTULO I
Introducción General

Introducción

Esta investigación se enmarca dentro del creciente interés a nivel mundial por desarrollar estrategias de restauración ecológica que generen beneficios a la biodiversidad y a las poblaciones humanas de las regiones tropicales. En este sentido, la experimentación con especies arbóreas nativas tropicales de diferentes grupos funcionales es uno de los temas que más ha captado la atención en la restauración ecológica. Esto debido a su utilidad para diseñar estrategias de rehabilitación y restauración técnicamente efectivas y social y económicamente atractivas. Asimismo, dichas estrategias pueden contribuir a atenuar los efectos del cambio climático, a través del secuestro de carbono, la reducción de la erosión, el mantenimiento del ciclo hidrológico, la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento del capital natural.

La restauración ecológica es el proceso de ayudar el restablecimiento de un ecosistema que se ha degradado, dañado o destruido (SER 2004). Las intervenciones que se emplean en la restauración varían mucho de un proyecto a otro, dependiendo de la extensión y la duración de las perturbaciones pasadas, de las prácticas culturales que han transformado el paisaje y de las oportunidades y limitaciones socioeconómicas actuales (SER 2004). En la más simple de las circunstancias, la restauración implica eliminar o modificar una alteración específica, para permitir que los procesos ecológicos se recuperen por sí solos. En circunstancias más complejas, la restauración también podría requerir de la reintroducción intencional de especies autóctonas que se habían

perdido, así como de la eliminación o el control, hasta donde sea posible, de las especies exóticas invasoras (Lamb et al. 2005).

La restauración ecológica es una de varias actividades que se esfuerzan por alterar la biota y las condiciones físicas de un sitio. Estas incluyen la reforestación, la remediación y la rehabilitación, actividades que con frecuencia se confunden con la restauración. Todas estas actividades pueden coincidir en parte con la restauración ecológica y quizás se puedan considerar como tal si se satisfacen ciertos criterios (SER 2004). En particular, la rehabilitación comparte con la restauración un enfoque fundamental en los ecosistemas históricos o preexistentes como modelos o referencias, pero las dos actividades difieren en sus metas y estrategias (Aronson et al. 1993a, Brown y Lugo 1994, SER 2004). La rehabilitación se enfoca en la reparación de los procesos biológicos y ecológicos vinculados con la productividad (agrícola, pecuaria o forestal) y la recuperación de los servicios de un ecosistema (Lamb y Tomlinson 1994). Por otro lado, las metas de la restauración son más amplias y a más largo plazo, ya que incluyen además, el restablecimiento de la integridad biótica preexistente en términos de composición de especies, estructura y funcionamiento de la comunidad (Chazdon 2008). No obstante, la restauración, en su concepción amplia, probablemente abarca una gran parte de los trabajos que se han identificado previamente como de rehabilitación (SER 2004).

La rehabilitación y la restauración ecológica han ganado importancia a nivel mundial en las dos últimas décadas gracias a los esfuerzos internacionales en materia de combate a la deforestación y cambio climático, tales como el

Convenio sobre la Diversidad Biológica, la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio y la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (Guariguata y Balvanera 2009, Bullock et al. en prensa). Por ejemplo, de éste último se desprende el mecanismo de Reducción de Emisiones de la Deforestación y Degradación de Bosques (REDD+), el cual tiene el potencial de proveer a las naciones en desarrollo fondos para realizar acciones que contribuyan a la mitigación del cambio climático, al manejo sustentable de los recursos naturales y al aumento de las existencias de carbono. Aunque la rehabilitación y la restauración ecológica no están mencionadas de manera explícita en REDD+, este mecanismo constituye una oportunidad para el desarrollo de acciones de restauración de bosques que reduzcan emisiones, secuestren carbono atmosférico y provean importantes beneficios a las comunidades y a la biodiversidad (Alexander et al. en prensa).

Es posible que como consecuencia de estas políticas globales, la superficie deforestada entre los años 2000 y 2010 disminuyó a 13 millones de hectáreas, frente a los 16 millones de hectáreas que se perdieron entre 1990 y 2000. Asimismo, en el periodo 2005-2010 el área de plantaciones forestales en el mundo se incrementó en aproximadamente 5 millones de hectáreas por año, de las cuales 75% fueron plantadas con especies nativas y 25% con especies introducidas o exóticas (FAO 2010). Si bien tradicionalmente las plantaciones forestales han tenido la finalidad principal de generar retorno económico a través de la producción de madera, su contribución al mantenimiento de la biodiversidad y a la funcionalidad de los ecosistemas ha sido muy pobre (Cardinale et al. 2007, Piotta 2008). En este contexto, nuevas formas de

reforestación vienen emergiendo con un claro potencial para simultáneamente reducir los niveles de degradación, incrementar la biodiversidad y contrarrestar la situación de pobreza rural que viven muchos campesinos de la región tropical (Lamb 1998, Kelty 2006).

Dado que resultaría impráctico y muy costoso intentar plantar todas las especies que pudieron estar presentes en un sitio, se ha propuesto – a través de plantaciones – semejar la estructura, composición y funcionamiento ecológico del ecosistema de referencia seleccionado para guiar un programa de restauración (SER 2004). Uno de los métodos más utilizados en regiones tropicales está basado en la idea de reintroducir especies de árboles de diferentes grupos funcionales, los cuales a su vez, representan las principales fases o etapas de la sucesión forestal de un bosque tropical (Whitmore 1989, Gitay et al. 1999, Gourlet-Fleury et al. 2005). Así, las especies de árboles de rápido crecimiento asociadas a las fases iniciales de la sucesión son plantadas simultáneamente con especies de crecimiento lento de las etapas sucesionales intermedias y tardías, cubriendo en su totalidad el área que se desea intervenir (Elliot et al. 2003, Rodrigues et al. 2009). Con ello, se podría prescindir de acciones posteriores de enriquecimiento, al plantar de una vez varios grupos funcionales y permitir el restablecimiento de un dosel con varios estratos. Esta estrategia tiene un gran potencial para limitar el desarrollo de especies invasivas que compiten con las plántulas, favorecer la repoblación espontánea de otras especies no plantadas, estimular el ciclaje de nutrientes, agua y energía y mejorar el funcionamiento ecológico de las áreas intervenidas a largo plazo (Jose et al. 2006, Heneghan et al. 2008, Sansevero et al. 2011).

Muchos ejemplos a lo largo de toda la región tropical muestran la necesidad de realizar acciones de rehabilitación o restauración para reiniciar o acelerar el proceso sucesional, particularmente cuando la tasa de recuperación de áreas agropecuarias abandonadas parece ser muy lenta o se encuentra incluso detenida (Aronson et al. 1993b, Zahawi y Augspurger 1999, Silver et al. 2000, Holl et al. 2011a). A este tipo de situaciones se enfrentan con frecuencia muchos campesinos de la Selva Lacandona, región que abarca una superficie aproximada de 1.5 millones de hectáreas al oriente del estado de Chiapas y que contiene una de las porciones de bosque húmedo tropical más significativas de América del Norte (Medellín y Equihua 1998, Pennington y Sarukhán 2005). Cerca del 60% de esta región se encuentra aún cubierta por bosques maduros, incluyendo a las siete áreas naturales protegidas que cubren una superficie aproximada de 400 mil hectáreas. El 40% restante ha sido alterado por la extracción de madera, la agricultura de subsistencia y sobre todo, por el desarrollo de la ganadería extensiva (Mendoza y Dirzo 1999, Castillo-Santiago et al. 2007). Así, entre 1970 y 1990 el área total de bosques maduros se redujo en un 31%, mientras que las áreas para la producción agrícola y ganadera se incrementaron en 21% y 92%, respectivamente (De Jong et al. 2000).

Los pastizales inducidos para la ganadería extensiva que se practica en la Selva Lacandona, están por lo general, sembrados con “pasto estrella” *Cynodon plectostachyus* (K.Schum.) Pilg., un pasto nativo de África que crece rápidamente y que puede alcanzar densas poblaciones de hasta un metro y medio de altura (Georgiadis y McNaughton 1988, Ortega-Pieck et al. 2011). Sin

embargo, la falta de asistencia técnica para el adecuado manejo ganadero en la región ha derivado en el sobrepastoreo, el uso excesivo del fuego y el deterioro progresivo de los pastizales, hasta el punto en que la actividad ganadera se torna económicamente inviable y los terrenos son abandonados (Aide et al. 1995, Cramer et al. 2008). Esto trae como consecuencia una mayor presión sobre los relictos de vegetación madura para su conversión en nuevas pasturas ganaderas (Esquivel et al. 2008). Asimismo, la recuperación de la vegetación arbórea en las áreas abandonadas se torna muy complicada debido a una serie de barreras que limitan, o incluso, llegan a impedir la regeneración natural de especies de árboles nativos (Parrota et al. 1997, Holl et al. 2000).

De acuerdo con diversos estudios sobre dinámica de claros (Grubb 1977, Denslow 1987, Whitmore 1989) existen cuatro posibles fuentes para la regeneración natural de los bosques: a) el banco de semillas, principalmente de especies pioneras cuyas semillas ortodoxas suelen permanecer viables en el suelo del sotobosque hasta que la apertura de un claro favorece su reproducción; b) el banco de plántulas, en su mayoría de especies intermedias o tardías que pueden crecer lentamente bajo el dosel esperando una mejor disponibilidad de luz; c) los rebrotes, generados a partir de tallos y raíces; y d) la dispersión de semillas, a través del viento, los animales o el agua. Sin embargo, en los pastizales ganaderos abandonados se pierden prácticamente todas estas rutas (Holl et al. 2000, Zimmerman et al. 2000, Hooper et al. 2005). En estos casos, la rehabilitación a corto plazo de las áreas agropecuarias abandonadas puede estimularse mediante la plantación de árboles de especies nativas de interés económico que contribuyan a recuperar la fertilidad del suelo

y la productividad de dichas áreas a través de la provisión de madera y otros bienes y servicios del bosque (Lamb 1998, Silver et al. 2000, Hall et al. 2011). Las áreas rehabilitadas podrían llegar a restaurarse posteriormente, si es que cuentan con una estructura que permita continuar una trayectoria apropiada de desarrollo ecosistémico en relación al bosque de referencia, así como con capacidad de recuperación ante un disturbio e interacciones bióticas y abióticas con otras comunidades boscosas contiguas (SER 2004).

Diferentes estrategias se han propuesto en regiones tropicales para favorecer el restablecimiento de la vegetación arbórea en pastizales ganaderos abandonados: a) la siembra directa de semillas en el campo (de Souza y Válio 2001, Engel y Parrota 2001, Cole et al. 2011); b) el establecimiento de estacas vegetativas (Zahawi 2008, Zahawi y Holl 2009); c) el uso del ganado bovino como dispersor de semillas viables a través de las excretas (Janzen y Martin 1982, Miceli Méndez 2008); y d) el transplante de plántulas previamente producidas en un vivero (Lamb 1998, Holl et al. 2000). De todas estas técnicas, el transplante ha demostrado ser una de las más efectivas en favorecer la supervivencia y crecimiento inicial de plántulas en pastizales ganaderos abandonados (Zahawi y Holl 2009, Holl et al. 2011b). No obstante, el establecimiento exitoso de plántulas no sólo depende de la técnica a utilizar, sino también de seleccionar a las especies con el mayor potencial para sobrevivir y crecer bajo las condiciones bióticas y abióticas específicas del lugar en donde se realizará la plantación (Butterfield 1995, Shankar Raman et al. 2009).

La productividad de una plantación y la velocidad con que se puede recuperar un área abandonada pueden verse afectadas no sólo por las especies plantadas, sino también por las características del suelo, la especie de pasto dominante y el tipo de manejo previo dado a la tierra (Ortega-Pieck et al. 2011, Holl et al. 2011a). De esta manera, elegir las especies apropiadamente de acuerdo a las características de los sitios de plantación, ha sido históricamente uno de los mayores retos para la silvicultura y también lo es actualmente para la rehabilitación y la restauración ecológica (Park et al. 2010). A pesar de su importancia para el establecimiento de plantaciones, la influencia de la variación ambiental en el desempeño de especies de diferente estatus sucesional ha sido poco probada experimentalmente.

Por otro lado, la preparación del sitio antes de plantar puede ser de gran ayuda para provocar un buen desarrollo inicial; sin embargo, el crecimiento del pasto debe ser controlado hasta que las plántulas tengan una altura suficiente que les asegure su futuro desarrollo (Gerhardt 1993). El deshierbe a las plántulas durante los dos primeros años después de transplantadas puede contribuir significativamente a garantizar el éxito de una plantación de restauración (Holl et al. 2000). Las evidencias sugieren que mientras más intenso es el control del pasto, mejor es el desempeño de los árboles transplantados, aunque los costos por mantenimiento de la plantación pueden aumentar considerablemente (Hooper et al. 2002, Craven et al. 2009). En este sentido, los deshierbes tienen un costo asociado que es necesario cuantificar en términos de la opción más efectiva al menor costo posible.

El presente estudio tiene como finalidad explorar el potencial que pudieran tener una serie de especies de árboles nativos de diferentes grupos funcionales para establecerse exitosamente en pastizales ganaderos abandonados, y con ello, acelerar el proceso de recuperación de la vegetación arbórea y contribuir a la provisión de los bienes y servicios que puede ofrecer el bosque a sus habitantes. Esta investigación busca generar estrategias de rehabilitación efectivas y de bajo costo que pudieran ser aplicadas por programas de reforestación y restauración ecológica, como el que se viene llevando a cabo en la Selva Lacandona y que entre 2009 y 2011 ha reforestado más de 300 ha con el apoyo de la comunidad campesina de Nueva Palestina, El Colegio de la Frontera Sur y otras instituciones gubernamentales. Para llevar a cabo este tipo de proyectos de manera exitosa, es necesario contar con información básica sobre la ecología y el manejo de especies arbóreas nativas apreciadas localmente por su potencial utilitario o económico y que a su vez, pudieran representar los diferentes grupos funcionales de especies que dan soporte a los procesos ecológicos esenciales del ecosistema forestal tropical. Tomando en cuenta los antecedentes arriba mencionados, se establecieron dos experimentos de campo en pastizales abandonados de características similares a los que se encuentran mayoritariamente en la región del estudio, de manera que los resultados obtenidos puedan guiar futuras acciones de restauración en otras partes de la Selva Lacandona e incluso, en otras regiones tropicales.

El primer experimento se centró en evaluar 14 especies de árboles nativos de diferente estatus sucesional en relación a la variación ambiental existente entre

dos pastizales abandonados con historiales de uso y características de suelo contrastantes. En el segundo experimento se evaluó la influencia del deshierbe en el desempeño de otras 16 especies arbóreas nativas de diferente estatus sucesional en un pastizal abandonado. En este experimento se estimaron también los costos de producción de plántula en vivero, de plantación y de mantenimiento. Ambos experimentos se establecieron con plántulas producidas en un vivero local con una altura promedio de entre 20 y 40 cm al momento del trasplante (de tres a cinco meses de edad). Los experimentos contaron con un diseño experimental de bloques completamente al azar en donde las plántulas se transplantaron de manera aleatoria a un distanciamiento constante de 2 x 2 m. Los experimentos tuvieron una duración de 18 meses desde el trasplante hasta la última evaluación.

Objetivo General

Establecer plantaciones experimentales con especies de árboles nativos con la finalidad de analizar la viabilidad de acciones de rehabilitación y la restauración ecológica en pastizales ganaderos abandonados de la Selva Lacandona.

Objetivos Particulares

- Evaluar el efecto de la variación ambiental existente entre dos pastizales ganaderos abandonados en la supervivencia y crecimiento inicial de 14 especies de árboles nativos de diferente estatus sucesional.
- Evaluar el efecto de diferentes frecuencias de deshierbe en el desempeño inicial de 16 especies de árboles nativos de diferente estatus sucesional.
- Estimar los costos asociados al establecimiento de plantaciones de restauración ecológica en la Selva Lacandona.

Hipótesis general:

Las plantaciones con especies de árboles nativos de interés económico y de diferente estatus sucesional pueden ser una estrategia viable para iniciar procesos de rehabilitación y de restauración ecológica en pastizales ganaderos abandonados.

Hipótesis particulares:

- El historial de uso o manejo previo y las condiciones edáficas contrastantes existentes entre dos pastizales pueden afectar diferencialmente la supervivencia y crecimiento de plántulas de especies arbóreas nativas dependiendo de su estatus sucesional.
- El deshierbe es una práctica que mejora la supervivencia y crecimiento de plántulas transplantadas a pastizales ganaderos abandonados.
- El esfuerzo y el costo del deshierbe debería ser menor para especies de crecimiento rápido de fases sucesionales iniciales que para especies de crecimiento lento de fases tardías de la sucesión.

Orden y contenido de los capítulos

La presente tesis está dividida en cuatro capítulos. El primer capítulo corresponde a la introducción general, en donde se expone el contexto general, se analiza el estado del conocimiento en torno a los temas que aborda el estudio y se plantean los objetivos e hipótesis de la investigación en relación al establecimiento de dos experimentos de campo.

El segundo capítulo lo integra el artículo titulado: “Testing the performance of fourteen native tropical tree species in two abandoned pastures of the lacandon rainforest region of Chiapas, Mexico”, el cual corresponde al primer experimento. En este documento se puede apreciar cómo las plántulas de especies de determinados grupos funcionales responden de manera similar en cuanto a su supervivencia y crecimiento en altura y diámetro. Se exponen las diferencias en el desempeño que llegan a tener las plántulas de ciertas especies por efecto de una mayor o menor disponibilidad de algunos recursos en el suelo y se discute sobre las implicaciones de los resultados obtenidos para el manejo sustentable y la práctica de la restauración ecológica.

El tercer capítulo lo integra el artículo titulado “Responses of 16 native tree species to different frequencies of invasive alien grass control: implications for ecological restoration of abandoned tropical pastures”, el cual corresponde al segundo experimento. Los resultados de este artículo muestran la trascendencia que puede tener una práctica sencilla como el deshierbe, pero que puede llegar a mejorar el desempeño de las plántulas de manera muy

significativa. En el artículo también se estima el costo económico de establecer plantaciones de restauración y se propone el uso de una nueva variable para estimar el nivel de riesgo que implicaría plantar una especie determinada. Dicha información puede ser de utilidad para seleccionar las especies de forma más apropiada, que permita garantizar una buena supervivencia y crecimiento de las plátulas y se alcancen los objetivos de la plantación. Al igual que en el capítulo anterior, se discute sobre las implicaciones ecológicas y económicas de transplantar especies de diferentes grupos funcionales en pastizales abandonados.

En el cuarto capítulo, se elabora una síntesis de los capítulos anteriores para reconocer las principales contribuciones del estudio y discutir sus alcances. Asimismo, se identifican las perspectivas de investigación en cuanto al establecimiento de plantaciones con fines de rehabilitación y/o restauración en pastizales abandonados en la región tropical y posteriormente se exponen las conclusiones finales de la tesis.

Literatura citada

- Aide TM, Zimmerman JK, Herrera L, Rosario M, Serrano M. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77: 77–86.
- Alexander S, Nelson C, Aronson J, Lamb D, Martinez D, Harris J, Higgs E, Lewis III RR, Finlayson M, Erwin K, Hobbs R, Covington W, Murcia C, Kumar R, Cliquet A, de Groot R. Opportunities and Challenges for Ecological Restoration within REDD+. *Restoration Ecology* (en prensa, doi: 10.1111/j.1526-100X.2011.00822.x).
- Aronson J, Floret C, Le Floc'h E, Ovalle C, Pontanier R. 1993a. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems. I. A view from the South. *Restoration Ecology* 1: 8-17.
- Aronson J, Floret C, Le Floc'h E, Ovalle C, Pontanier R. 1993b. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems. II. Case studies in Chile, Tunisia and Cameroon. *Restoration Ecology* 1: 168-187.
- Brown S, Lugo AE. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2: 97–111.
- Bullock J, Aronson J, Rey Benayas JM, Pywell R, Newton A. Restoration of ecosystem services and biodiversity. *Trends in Ecology and the Environment* (en prensa, doi:10.1016/j.tree.2011.06.011).
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, Srivastava DS, Loreau M, Weis JJ. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 18123–18128.
- Castillo-Santiago MA, Hellier A, Tipper R, de Jong BHJ. 2007. Carbon emissions from land-use change: an analysis of causal factors in Chiapas, Mexico. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 12: 1213–1235.
- Chazdon RL. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458–1460.
- Cole RJ, Holl KD, Keene CL, Zahawi RA. 2011. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 261: 1590–1597.

- Cramer VA, Hobbs RJ, Standish RJ. 2008. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 104–112.
- Craven D, Hall JS, Verjans JM. 2009. Impacts of herbicide application and mechanical cleanings on growth and mortality of two timber species in *Saccharum spontaneum* grasslands of the Panama Canal Watershed. *Restoration Ecology* 17: 751–761.
- De Jong BH, Ochoa-Gaona S, Castillo-Santiago MA, Ramírez-Marcial N, Cairns MA. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29: 504–511.
- Denslow JS. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review in Ecology and Systematics* 18: 431–451.
- De Souza RP, Válio I. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tree species differing in successional status. *Biotropica* 33: 447–457.
- Elliott S, Navakitbumrung P, Kuarak C, Zangkum S, Anusarnsunthorn V, Blakesley D. 2003. Selecting framework tree species for restoring seasonally dry tropical forests in northern Thailand based on field performance. *Forest Ecology and Management* 184: 177–191.
- Engel VL, Parrota JA. 2001. An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central São Paulo state, Brazil. *Forest Ecology and Management* 152: 169–181.
- Esquivel M, Harvey C, Finegan B, Casanoves F, Skarpe C. 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *Journal of Applied Ecology* 45: 371–380.
- FAO. 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación (FAO). Roma, Italia.
- Georgiadis NJ, McNaughton SJ. 1988. Interactions between grazers and a cyanogenic grass, *Cynodon plectostachyus*. *Oikos* 51: 343–350.
- Gerhardt K. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* 4: 95–102.

- Gitay H, Noble IR, Connell JH. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* 10: 641–650.
- Gourlet-Fleury S, Blanc L, Picard N, Sist P, Dick J, Nasi R, Swaine MD, Forni E. 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science* 62: 785–796.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107–145.
- Guariguata M, Balvanera P. 2009. Tropical forest service flows: Improving our understanding of the biophysical dimension of ecosystem services. *Forest Ecology and Management* 258: 1825–1829.
- Hall JS, Ashton MS, Garen EJ, Jose S. 2011. The ecology and ecosystem services of native trees: Implications for reforestation and land restoration in Mesoamerica. *Forest Ecology and Management* 261: 1553–1557.
- Heneghan L, Miller SP, Baer S, Callaham MA, Montgomery J, Pavao-Zuckerman M, Rhoades CC, Richardson S. 2008. Integrating soil ecological knowledge into restoration management. *Restoration Ecology* 16: 608–617.
- Holl KD, Loik ME, Lin EH, Samuels IA. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8: 339–349.
- Holl KD, Aide TM. 2011a. When and where to actively restore ecosystems?. *Forest Ecology and Management* 261: 1558–1563.
- Holl KD, Zahawi RA, Cole RJ, Ostertag R, Cordell S. 2011b. Planting seedlings in tree islands versus plantations as a large-scale tropical forest restoration strategy. *Restoration Ecology* 19: 470–479.
- Hooper E, Condit R, Legendre P. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12: 1626–1641.
- Hooper E, Legendre P, Condit R. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology* 42: 1165–1174.
- Hubbell SP. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166–172.

- Janzen DH, Martin PS. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* 215: 19–27.
- Jose S, Williams R, Zamora D. 2006. Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *Forest Ecology and Management* 233: 231–239.
- Kelty MJ. 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management* 233: 195–204.
- Lamb D, Tomlinson M. 1994. Forest rehabilitation in the Asia-Pacific region: past lessons and present uncertainties. *Journal of Tropical Forest Science* 7: 157–170.
- Lamb D. 1998. Large-scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: the potential role of timber plantations. *Restoration Ecology* 6: 271–279.
- Lamb D, Erskine PD, Parrotta JA. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628–1632.
- Medellín RA, Equihua M. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology* 35: 13–23.
- Mendoza E, Dirzo R. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8: 1621–1641.
- Miceli Méndez CL. 2008. Efecto del ganado bovino y ungulados silvestres en la dispersión de semillas de especies leñosas en agropaisajes. Tesis de Doctorado, ECOSUR, San Cristóbal de las Casas. 118 p.
- Ortega-Pieck A, López-Barrera F, Ramírez-Marcial N, García-Franco, JG. 2011. Early seedling establishment of two tropical montane cloud forest tree species: the role of native and exotic grasses. *Forest Ecology and Management* 261: 1336–1343.
- Park A, Van Breuguel M, Ashton MS, Wishnie M, Mariscal E, Deago J, Ibarra D, Cedeño N, Hall JS. 2010. Local and regional environmental variation influences the growth of tropical trees in selection trials in the Republic of Panama. *Forest Ecology and Management* 260: 12–21.
- Parrotta JA, Turnbull JW, Jones N. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 1–7.

- Pennington TD, Sarukhán J. 2005. Árboles tropicales de México. Tercera edición. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Piotto D. 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management* 255: 781–786.
- Rodrigues RR, Lima RAF, Gandolfi S, Nave AG. 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142: 1242–1251.
- Sansevero JBB, Prieto PV, de Moraes LFD, Rodrigues PJFP. 2011. Natural regeneration in plantations of native trees in Lowland Brazilian Atlantic Forest: community structure, diversity, and dispersal syndromes. *Restoration Ecology* 19: 379–389.
- SER 2004. Principios de SER Internacional sobre la restauración ecológica. Grupo de trabajo sobre ciencia y política. Society for Ecological Restoration International (SER). www.ser.org y Tucson, Arizona.
- Shankar Raman TR, Mudappa D, Kapoor V. Restoring rainforest fragments: survival of mixed-native species seedlings under contrasting site conditions in the Western Ghats, India. *Restoration Ecology* 17: 137–147.
- Silver WL, Ostertag R, Lugo AE. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology* 8: 394–407.
- Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536–538.
- Zahawi RA, Augspurger CK. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31: 540–552.
- Zahawi RA. 2008. Instant trees: using giant vegetative stakes in tropical forest restoration. *Forest Ecology and Management* 255: 3013–3016.
- Zahawi RA, Holl KD. 2009. Comparing the performance of tree stakes and seedlings to restore abandoned tropical pastures. *Restoration Ecology* 17: 854–864.
- Zimmerman JK, Pascarella JB, Aide TM. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8: 350–360.

CAPÍTULO II

Testing the Performance of Fourteen Native Tropical Tree Species in Two Abandoned Pastures of the Lacandon Rainforest Region of Chiapas, Mexico.

RESEARCH ARTICLE

Testing the Performance of Fourteen Native Tropical Tree Species in Two Abandoned Pastures of the Lacandon Rainforest Region of Chiapas, Mexico

Francisco J. Román-Dañobeytia,^{1,2} Samuel I. Levy-Tacher,¹ James Aronson,^{3,4} Ricardo Ribeiro Rodrigues,⁵ and Jorge Castellanos-Albores¹

Abstract

The rainforest of Mexico has been degraded and severely fragmented, and urgently require restoration. However, the practice of restoration has been limited by the lack of species-specific data on survival and growth responses to local environmental variation. This study explores the differential performance of 14 wet tropical early-, mid- or late-successional tree species that were grown in two abandoned pastures with contrasting land-use histories. After 18 months, seedling survival and growth of at least 7 of the 14 tree species studied were significantly higher in the site with a much longer history of land use (site 2). Saplings of the three early-successional species showed exceptional growth rates. However, differences in performance were noted in relation to the differential soil properties between the experimental sites. Mid-successional species generally showed slow growth rates but high seedling survival, whereas late-successional species exhibited poor seedling

survival at both the study sites. Stepwise linear regressions revealed that the species integrated response index combining survivorship and growth measurements, was influenced mostly by differences in soil pH between the two abandoned pastures. Our results suggest that local environmental variation among abandoned pastures of contrasting land-use histories influences sapling survival and growth. Furthermore, the similarity of responses among species with the same successional status allowed us to make some preliminary site and species-specific silvicultural recommendations. Future field experiments should extend the number of species and the range of environmental conditions to identify site “generalists” or more narrowly adapted species, that we would call “sensitive.”

Key words: *Cynodon plectostachyus*, ecological restoration, land-use history, seedling performance, soil properties, tree plantations.

Introduction

The Lacandon region of Chiapas (1.25 million ha in size), southern Mexico, contains the major remnant of tropical rainforest in the Mexican territory. It also stretches into Guatemala and Belize, thus constituting the most extensive tract of this biome in Mesoamerica, and one of the largest in the Neotropics (Pennington & Sarukhán 2005). About 60% of this region is still covered with evergreen and semievergreen forests, including the seven protected areas present in the

region, which covers approximately 400,000 ha (Mendoza & Dirzo 1999). The remaining 40% has been altered, primarily to logging, cattle ranching, and agriculture during the past 40 years. Between 1970 and 1990, the total area of mature forest decreased nearly one-third (–31%), whereas agricultural land and pasture increased (+21 and +92%, respectively) (De Jong et al. 2000). Pastures for cattle ranching in the Lacandon region are principally dominated by the invasive stargrass *Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilg., a C4 grass native to Africa, which reaches an average height of 1.0–1.5 m and quickly forms dense, impenetrable stands (Esquivel et al. 2008). Overgrazing, excessive herbicide application, and/or deliberate and excessive use of fire to control weeds often lead to cattle raising becoming economically unviable. This in turn results in degraded, and often abandoned, pastures that promote fire, and in which native trees have difficulty in recolonizing (Martínez-Ramos & García-Orth 2007).

Many examples in the tropics show the need for active restorative interventions to initiate or accelerate succession toward a forested condition, particularly when the rate of recovery of abandoned areas appears to be slow or in a

¹ El Colegio de la Frontera Sur, ECOSUR, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n Barrio María Auxiliadora, C.P. 29290, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México

² Address correspondence to F. Román-Dañobeytia, email froman@ecosur.mx

³ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS-U.M.R. 5175), 1919, Route de Mende, 34293 Montpellier, France

⁴ Missouri Botanical Garden, 4344 Shaw Blvd., PO Box 299, St. Louis, MO 63166-0299, U.S.A.

⁵ Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, LCB/ESALQ, Universidade de São Paulo, Avenida Pádua Dias 11, PO Box 9, CEP 13.418-900 Piracicaba, São Paulo, Brazil

state of arrested succession (Zahawi & Augspurger 1999; Douterlungne et al. 2010; Holl & Aide in press). Ecological restoration also offers an opportunity to recover forest services and benefits, especially in rural communities where socioeconomic goals are the main determinants of management choices (Diemont & Martin 2009; Aronson et al. 2010). The reintroduction of native tree species of different successional status that could potentially be used for handicraft activities and the extraction of forest products, would contribute to the local economy, as well as to biodiversity enhancement by attracting seed dispersers and facilitating natural tree regeneration (Erskine et al. 2006; Rey Benayas et al. 2009).

The current small-scale reforestation projects supported by government agencies and nongovernmental organizations (NGOs) near the Montes Azules Biosphere Reserve in Chiapas are becoming increasingly common in recent years. However, as in many other tropical regions, incipient financial markets and a lack of basic silvicultural data of useful/commercial native rainforest trees impede the widespread adoption of tree plantations for ecological restoration, carbon sequestration, and timber production (Piotto 2008; Milder et al. 2010). Matching species with planting sites appropriately is of vital importance to guarantee successful seedling performance in tree plantations (Butterfield 1995; Shankar Raman et al. 2009). However, productivity among tree plantations and secondary forests, could be affected by local and regional differences in microclimate, soil characteristics, and land-use history (Park et al. 2010; Holl & Aide in press). Nonetheless, the influence of such environmental variation on sapling development of early-, mid- and late-successional native rainforest trees remains poorly studied (Gourlet-Fleury et al. 2005; Russo et al. 2005).

For this study, we examined whether seedling survival and growth of 14 wet tropical native tree species, of three different successional groups, are affected by site conditions of two *Cyn. plectostachyus*-dominated abandoned pastures with contrasting land-use histories. Elsewhere in the tropics, low remnant plant species richness and degraded soil properties after agricultural land use have been related to recent abandonment and intense land-use histories (Cleveland et al. 2003). Furthermore, studies of the responses of tropical tree species to soil nutrient gradients, have revealed that early successional species generally display high growth rates and also a high phenotypic plasticity when exposed to contrasting conditions (Huante et al. 1995; Russo et al. 2005). Therefore, we hypothesized that the conditions for seedling growth would be worse in the site with more intense, recent land-use history, and also that differences in soil properties between sites would influence species responses differentially depending on their successional status.

Methods

Study Sites

The research was conducted within the Lacandon Community, Lacandon region of Chiapas, southern Mexico, north

east buffer zone of the Montes Azules Biosphere Reserve (lat 16°50'N, long 91°15'W). The two study sites are located at 35 km from one another and were cleared in the mid 1960s for cattle ranching. After the initial 5–7 years of maize cultivation, pasture stargrass (*Cynodon plectostachyus*) was sown to support extensive cattle ranching. Over the next several decades, fire was used periodically, in both the sites, to eliminate encroaching shrubs and trees and prevent secondary succession, just as is done in cattle pastures throughout the Neotropics (Esquivel et al. 2008). Site 1 was abandoned in 1992, which means that grazing animals were removed 14 years before our experiment was established; site 2 was used as a cattle ranch until 2002, when a large herd of goats was allowed to come in and graze at will, until the site was completely overgrazed and abandoned in 2005, due to nearly null productivity.

The study sites are adjacent to an evergreen tropical rainforest highly fragmented by agricultural fields and abandoned pastures (De Jong et al. 2000). Climate is warm-humid with average annual precipitation greater than 2,000 mm and an average annual temperature of 24.7°C. The dry season (<500 mm) lasts from March to June, and the rainy season (1,500–1,800 mm) from July to October (Pennington & Sarukhán 2005). Predominant soil types are humic acrisols associated with rendzina. These soils are located above calcareous material; they are clay-like and poorly developed (Anonymous 1981).

Species Studied

Fourteen native tree species with traditional or commercial uses in the Lacandon region were included in this study; seed availability, local knowledge of species management, and wide geographical distribution were important criteria used in selecting species for the experiment. Furthermore, we chose species that would potentially constitute three different functional groups in terms of their most frequent appearance in a secondary succession sequence documented previously in the study area (Levy-Tacher & Aguirre-Rivera 2005; Pennington & Sarukhán 2005). The species *Acaciella angustissima* (Mill.) Britton & Rose, *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb., and *Muntingia calabura* L. are, in general, found as pioneer colonizers in open forest, and were considered as “early successional” species (Table 1). The second group, considered as “mid-successional,” included the species *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, *Cedrela odorata* L., *Spondias mombin* L., *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., *Swietenia macrophylla* King, *Parmentiera aculeata* (Kunth) Seem., *Sapindus saponaria* L., and *Castilla elastica* Sessé ex Cerv. which are also capable of colonizing open areas but are generally long-lived and grow taller than early successional species (Table 1). Finally, the third group was considered as “late-successional,” which include the species *Brosimum alicastrum* Sw., *Dialium guianense* (Aubl.) Sandl., and *Ampelocera hottlei* (Standl.) Standl. This third group contains species typically present in old growth forests, dispersed almost exclusively by vertebrates, and also all produce market value timber (Table 1) which makes them of interest to local people.

Table 1. Ecological and utilitarian characteristics of the 14 Lacandon rainforest tree species studied.

Species	Family	Adult height (m) ^a	Seed dispersal vector ^b	Successional status ^c	Regional use ^a
<i>Acaciella angustissima</i>	Fabaceae	10–12	Wind	ES	Fuelwood
<i>Muntingia calabura</i>	Tiliaceae	10–12	Vertebrates	ES	Fruit, fuelwood
<i>Ochroma pyramidale</i>	Bombacaceae	20–25	Wind	ES	Handicraft, timber
<i>Castilla elastica</i>	Moraceae	20–25	Vertebrates	MS	Resin, timber
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	30–35	Wind	MS	Timber
<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	35–40	Wind	MS	Fruit (fiber)
<i>Parmentiera aculeata</i>	Bignoniaceae	12–15	Vertebrates	MS	Fruit
<i>Sapindus saponaria</i>	Sapindaceae	12–15	Vertebrates	MS	Soap (fruit), timber
<i>Schizolobium parahyba</i>	Fabaceae	30–35	Wind	MS	Handicraft, timber
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	18–20	Vertebrates	MS	Fruit, timber
<i>Swietenia macrophylla</i>	Meliaceae	50–70	Wind	MS	Timber
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	25–30	Vertebrates	LS	Fuelwood, timber
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	35–40	Vertebrates	LS	Fruit, timber
<i>Dialium guianense</i>	Fabaceae	35–45	Vertebrates	LS	Fruit, timber

^a Pennington and Sarukhán (2005).

^b http://striweb.si.edu/esp/tesp/plant_species_c.htm

^c Adapted from Levy-Tacher and Aguirre-Rivera (2005); ES, early-successional; LS, late-successional; MS, mid-successional.

Experimental Design

The experiment was established during the rainy season in September 2006 on the two abandoned pastures described above. Approximately 10–15 days before seedling transplant, all vegetation was cleared with machete and burned to homogenize initial conditions. Experimental areas were fenced, avoiding potential damage by herbivores. A total of 560 seedlings of 14 species (40 individuals per species) per site were transplanted in the cleared area in 40 mixed plots, each measuring 14 × 4 m (Fig. 1). In each plot, 14 seedlings (one stem for each of the 14 species) were planted randomly at a 2 × 2-m spacing and arranged in two rows with seven individuals by row (Fig. 1). This spacing was intended to give preliminary results only during 18 months (the first year is crucial for seedling establishment, De Steven 1991), thus avoiding growth interference between saplings by canopy closure (Elliott et al. 2003). Furthermore, we fit the experimental design and species selection to available land for test sites and to the preferences of tree species by the local people. We observed in the field a potential gradient of soil humidity in site 1 and of different slope in site 2. Therefore, the experiment was designed as a randomized complete block with 10 replications (each block contains four 14 × 4-m plots, Fig. 1) in order to detect possible effects of within-site environmental variation during statistical analysis. A 1-m radius around each seedling was cleared with a machete, approximately every 2 months during the rainy season and every 3 months in the dry season, thereby reducing competition principally with stargrass, which was the strongest competitor in both the sites.

Field Measurements

Approximately 15–20 days before seedling transplant, soil samples were taken in the midpoint of each of the 14 × 4-m plots. Soil cores of 31 cm³ each were collected at a depth of 0–20 cm. Samples were mixed within each block to obtain one composite sample ($n = 10$ per site). Soil texture (Bouyoucos),

organic matter (Walkley & Black), pH (1:2 H₂O), bulk density (pipette), total N (semi-microkjeldhal), available P (Olsen), and cation exchange capacity (ammonium acetate 1N pH 7) were determined for each soil sample (van Reeuwijk 1995). At the same time, 1-m² subplots were randomly selected within each block in order to evaluate the plant coverage of dominant species (visually estimated), species richness (total number of species in subplots), and plant diversity (Simpson diversity index) (Magurran 2004). The number of individuals, seedling height (cm), and basal diameter (cm) were assessed 7–10 days and 18 months after seedling transplant. Diameter was measured with calipers at the stem base and height was measured with a ruler.

Data Analysis

Percentage survival was calculated for each species in each block as the percentage of initially planted seedlings still alive 18 months after planting. Minimum acceptable standards for species performance were adapted from Elliott et al. (2003). Survivorship was classified as “excellent” when survival was 76–100%, “good” when 51–75%, “moderate” when 26–50%, and “poor” when less than or equal to 25%. Growth was considered as “exceptional” when saplings were 2.5 m or taller in height and at least 4 cm in basal diameter, “acceptable” when growth was between 1.00–2.49 m in height and 1.50–3.99 cm in basal diameter, and “poor” when seedlings were less than 1 m in height and 1.5 cm in basal diameter 18 months after planting.

To minimize variation in the initial height between individuals and species, we calculated relative growth rates (RGRs) for all surviving seedlings (South 1995). RGR_{height} (cm/mo) was calculated as follows: $RGR_{\text{height}} = [\ln(\text{final height}) - \ln(\text{initial height})]/18 \text{ months}$. For RGR_{diameter} (cm/mo) basal diameter was substituted in the formula used to calculate RGR_{height} . An integrated response index (IRI) was calculated for the surviving seedlings at 18 months as a means

Table 3. Results of ANOVA among seedling performance variables measured after 18 months of transplantation.

Source	df	RGR _{diameter}		RGR _{height}		IRI	
		F	p	F	p	F	p
Site	1	0.024	0.877	1.675	0.196	94.683	<0.0001
Species	13	56.251	<0.0001	42.308	<0.0001	74.142	<0.0001
Block	9	1.870	0.055	1.128	0.126	1.084	0.373
Site × species	12	8.196	<0.001	9.325	<0.001	25.199	<0.0001
Site × block	9	1.898	0.051	0.939	0.491	0.646	0.758
Block × species	97	1.171	0.151	0.953	0.604	0.693	0.988
Site × block × species	79	0.814	0.867	0.931	0.641	0.626	0.993
Error	393	—	—	—	—	—	—

Seedling Survival and Growth

The potential effect of environmental heterogeneity within sites was discarded because we did not identify differences on species performance between blocks (Table 3). Survival and IRI were significantly affected by sites and by species within sites (site × species), whereas RGR_{diameter} and RGR_{height} were affected only by species within sites (Table 3). Seven of the fourteen species showed better performance in site 2 than in site 1 at least in one of the variables measured; only one species showed greater IRI in site 1 than in site 2 ($p < 0.05$), whereas three species showed similar performance ($p > 0.05$) in both the sites (Table 4). Stepwise regressions revealed that soil pH and extractable phosphorous (as influenced by pH) were the main soil parameters explaining the IRI of the three early-successional species (Table 5).

Mean survival percentage in site 2 after 18 months (68%) was significantly higher ($F_{1,252} = 108.386$; $p < 0.0001$) than in site 1 (42%). The three early successional species *Muntingia calabura* ($t = -4.210$; degree of freedom [df] = 18; $p = 0.001$), *Ochroma pyramidale* ($t = -3.206$; df = 18; $p = 0.007$), and *Acaciella angustissima* ($t = -3.382$; df = 18; $p = 0.003$) reached greater survivorship in site 2 than in site 1.

Table 5. Stepwise linear regression models performed between the species IRI and the soil parameters measured in two abandoned pastures (ANOVA, $p < 0.05$).

Regression models	n	r ² (%)	p
<i>Muntingia calabura</i>			
IRI = 0.822 + 0.857 (pH)	16	67.9	<0.0001
IRI = 0.872 + 1.079 (pH) - 0.482 (P)	16	87.9	<0.0001
<i>Ochroma pyramidale</i>			
IRI = 1.166 + 0.858 (pH)	15	66.0	<0.0001
IRI = 1.167 + 1.182 (pH) - 0.581 (P)	15	89.3	<0.0001
<i>Acaciella angustissima</i>			
IRI = 1.291 + 0.676 (pH)	17	60.9	<0.0001
IRI = 1.244 + 0.944 (pH) - 0.411 (P)	17	75.9	<0.0001
All early-successional species			
IRI = 1.092 + 0.793 (pH)	48	62.5	<0.0001
IRI = 1.089 + 1.080 (pH) - 0.513 (P)	48	82.9	<0.0001

The mid-successional species *Cedrela odorata* ($t = -9.000$; df = 18; $p < 0.001$), *Spondias mombin* ($t = -2.867$; df = 18; $p = 0.012$), *Parmentiera aculeata* ($t = -2.652$; df = 18; $p = 0.017$), *Castilla elastica* ($t = -3.943$; df = 18; $p = 0.001$),

Table 4. Site effects on performance variables of 14 rainforest tree species according to their successional status 18 months after planting (t -test, $p < 0.05$).

Species	Successional status ^a	df	RGR _{diameter}		RGR _{height}		IRI	
			t	p	t	p	t	p
<i>Acaciella angustissima</i>	ES	63	-1.149	0.255	-0.553	0.584	-7.394	<0.001
<i>Muntingia calabura</i>	ES	57	-3.182	0.002	-4.033	<0.001	-12.018	<0.001
<i>Ochroma pyramidale</i>	ES	47	-5.396	<0.001	-4.912	<0.001	-13.384	<0.001
<i>Castilla elastica</i>	MS	29	-1.237	0.250	-1.555	0.143	-6.757	<0.001
<i>Cedrela odorata</i>	MS	42	-2.400	0.006	-5.902	<0.001	-4.922	<0.001
<i>Ceiba pentandra</i>	MS	56	-1.505	0.138	-3.367	0.001	-3.422	0.001
<i>Parmentiera aculeata</i>	MS	60	2.052	0.042	4.652	<0.001	0.765	0.447
<i>Sapindus saponaria</i>	MS	62	5.352	<0.001	4.680	<0.001	5.848	<0.001
<i>Schizolobium parahyba</i>	MS	59	-0.163	0.871	-2.555	0.014	-4.869	<0.001
<i>Spondias mombin</i>	MS	47	4.422	<0.001	-0.087	0.931	-1.634	0.111
<i>Swietenia macrophylla</i>	MS	56	0.541	0.591	0.690	0.493	-0.500	0.619
<i>Ampelocera hottlei</i> ^b	LS	2	—	—	—	—	—	—
<i>Brosimum alicastrum</i>	LS	10	1.286	0.227	1.428	0.250	-1.521	0.159
<i>Dialium guianense</i> ^b	LS	0	—	—	—	—	—	—

^a ES, early successional; LS, late-successional; MS, mid-successional.

^b Species with less than 10 individuals at the end of the experiment were excluded from analysis.

and *Sapindus saponaria* ($t = -2.191$; $df = 18$; $p = 0.042$) showed also greater survivorship in site 2 than in site 1. *Brosimum alicastrum* ($t = -3.207$; $df = 18$; $p = 0.006$) was the single late-successional species that showed better survivorship in Site 2 than in Site 1. The mid-successional species *Swietenia macrophylla*, *Ceiba pentandra*, and *Schizolobium parahyba*, as well as the late-successional species *Ampelocera hottlei* and *Dialium guianense* did not show significant differences ($p > 0.05$) in survivorship between sites.

In site 1, good seedling survival (51–75%) was recorded for two of the three early-successional species (*Mun. calabura* and *Aca. angustissima*) as well as for five of the eight mid-successional species studied (*Swi. macrophylla*, *Cei. pentandra*, *Par. aculeata*, *Sch. parahyba*, and *Sap. saponaria*). Moderate seedling survival (26–50%) was registered for the early successional *Och. pyramidale* and for the mid-successional *Spo. mombin*, whereas poor seedling survival (<25%) was recorded for two mid-successional species (*Ced. odorata*, and *Cas. elastica*) (Fig. 2). In site 2, excellent seedling survival (76–100%) was exhibited by the three early-successional species (*Aca. angustissima*, *Mun. calabura*, and *Och. pyramidale*) and by all the mid-successional species (*Swi. macrophylla*, *Ced. odorata*, *Cei. pentandra*, *Spo. mombin*, *Par. aculeata*, *Sch. parahyba*, and *Sap. saponaria*). The three late-successional species (*Bro. alicastrum*, *Amp. hottlei*, and *Dia. guianense*) showed all poor seedling survival in both the sites (Fig. 2).

Saplings of the three early successional species *Mun. calabura*, *Aca. angustissima*, and *Och. pyramidale* showed exceptional growth rates in both sites, reaching mean values at least of 2.5 m in height and 4 cm in basal diameter 18 months after planting. However, the performance of these species was severely affected by environmental variation between sites (Fig. 3; Table 4). Six of a total of eight mid-successional species tested (*Cei. pentandra*, *Spo. mombin*, *Sch. parahyba*, *Swi. macrophylla*, *Ced. odorata*, and *Par. aculeata*) showed acceptable growth rates in both sites attaining mean values between 1.00–2.49 m in height and 1.50–3.99 cm in basal diameter. Poor seedling growth rates (<1 m in height and <1.5 cm in basal diameter) were recorded for two mid-successional species (*Sap. saponaria* and *Cas. elastica*) and for the three late-successional species (*Bro. alicastrum*, *Amp. hottlei*, and *Dia. guianense*) (Figs. 2 & 3).

Discussion

This study provides evidence that the local environmental variation influence sapling survival and growth. More time (years) since land abandonment not necessarily lead into better site conditions for sapling performance. Regardless of 14 years of fallow, site 1 appeared to be in a state of arrested succession due to the high coverage of the grass species *Cynodon plectostachyus*. In turn, the presence of the shrub species *Vernonanthura patens* in site 2 before the experiment was established, suggested that it could recover through natural regeneration. Analyses of soil properties in site 1 also

showed a compacted structure and a lower soil capacity to retain and to supply nutrients to plants than in site 2. In contrast, site 2, which has a much longer and more recent history of land use than site 1, showed better soil conditions for tree sapling performance. However, even in site 1, the soil parameters measured could be considered satisfactory when compared to the range over which many of the species described here grow naturally (Cleveland et al. 2003; Diemont & Martin 2009). Our results provide evidence that despite the relatively good soil fertility in the experimental areas, soil variation across sites strongly affected sapling performance of certain species. In particular, the IRI of the three early successional species was greatly enhanced in site 2 and were apparently influenced mainly by changes in soil pH between sites. This result is similar to pot and field experiments, conducted by Huante et al. (1995) and Lawrence (2001), who revealed that early successional tree species grow slowly and allocate more biomass to roots under low resource availability, and grow faster, when resources are not limited, and allocate more biomass to shoots. Evidence on seedling morphology reflect that these species present fine, extensive roots, which have been associated with a more effective exploration and exploitation of zones with high nutrient availability (Paz 2003). Nonetheless, although adaptations for fast growth can provide a competitive advantage, as a result of rapid exploitation of resources when they are relatively abundant, an inability to acclimate to reduced resource availability could lead to increased mortality risk (Russo et al. 2005).

Our results suggest that the three early successional species tested, as well as the mid-successional species *Cedrela odorata* and *Castilla elastica* (and, to a slightly lesser extent, *Schizolobium parahyba*, *Ceiba pentandra*, and *Sapindus saponaria*) could be catalogued as species sensitive (Butterfield 1995) to environmental variation. In contrast, the mid-successional species *Spondias mombin*, *Swietenia macrophylla*, and *Parmentiera aculeata* could be considered as site generalists because of showing similar performance in both the study sites. Furthermore, site sensitive and generalist species could be used for site restoration or for timber production. Thus, each species end use and growth rates requires different planting arrangements depending on site characteristics, local species preferences, and restoration objectives (Haggar et al. 1998; Piotto 2008). Future studies may be focused on the toleration limits to environmental variation within species of different successional status. Research in this topic may contribute to develop theoretical approaches on species functional roles in forest ecosystems (niche vs. neutral theories, Hubbell 2005) that could be applied in silvicultural and ecological restoration (Baraloto et al. 2010; Park et al. 2010).

In our study, tree species with similar ecological characteristics responded in a similar way, and this suggests that these results can be helpful when selecting candidate species for tree plantations. The three early successional species (*Muntingia calabura*, *Ochroma pyramidale*, and *Acaciella angustissima*) exhibited exceptional growth rates, which are necessary to elevate the tree crown above the weeds (Butterfield 1995) and to

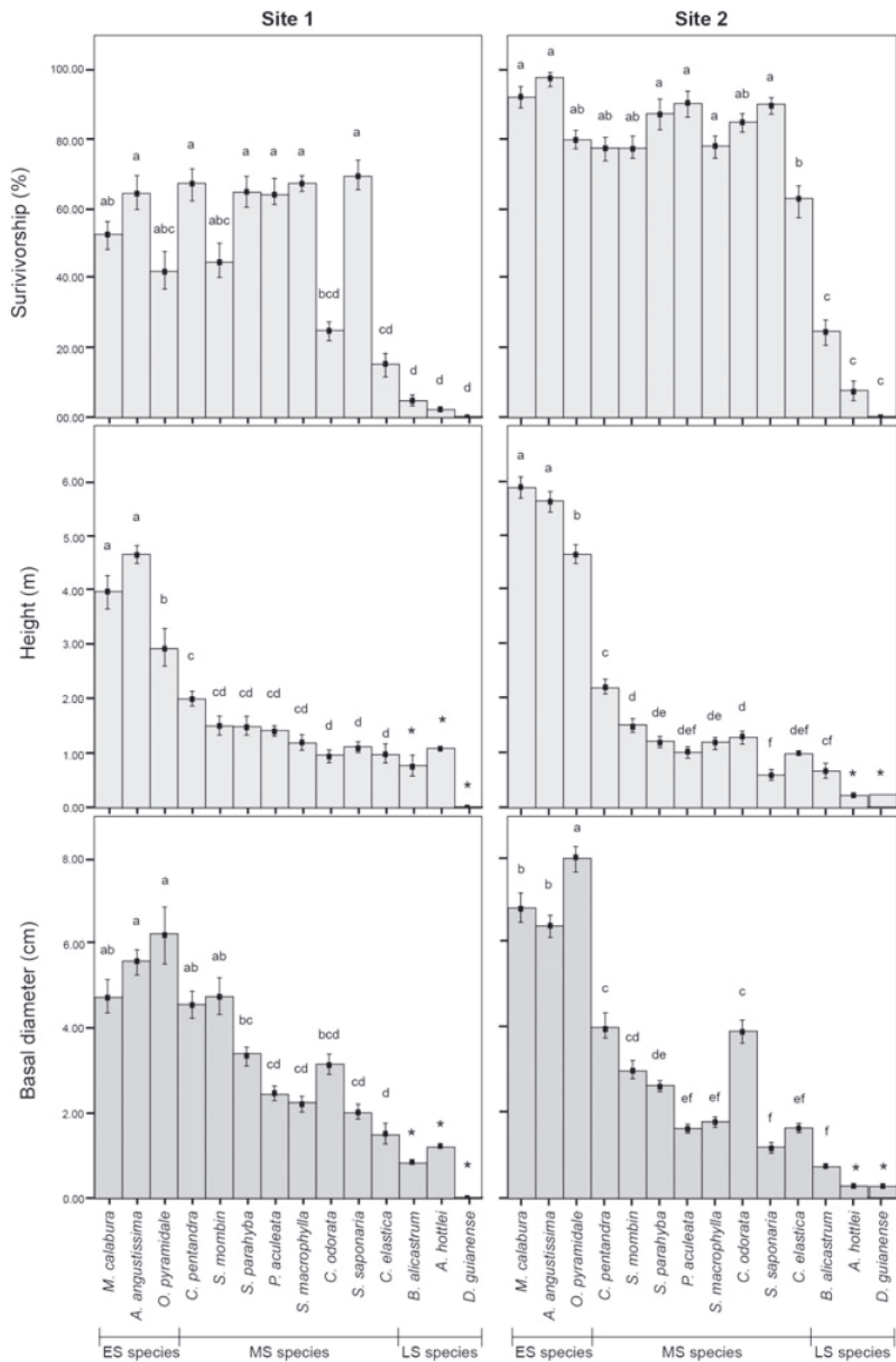


Figure 2. Seedling survival (%), height (m), and basal diameter (cm) of 14 tree species 18 months after transplantation into two abandoned pastures. Different letters expose interspecies differences at a significant level (ANOVA, Tukey's HSD, $p < 0.05$). *Species with less than five observations were excluded from analysis. HSD, honestly significant difference.

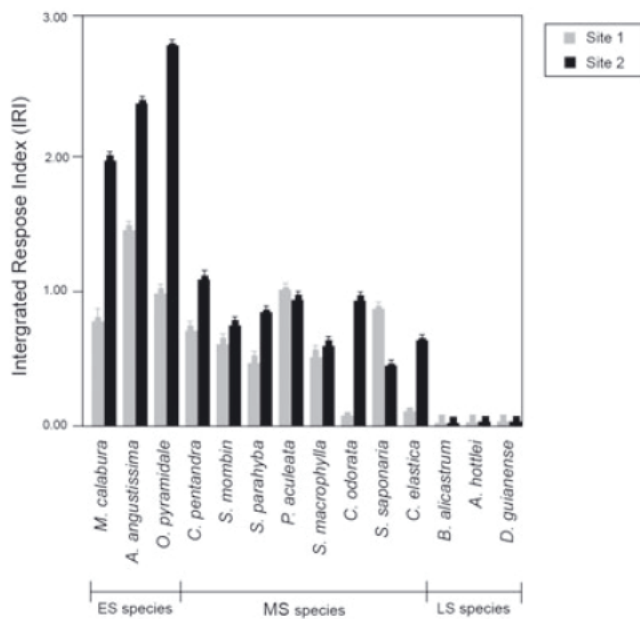


Figure 3. IRI (survival percentage \times $RGR_{\text{height}} \times RGR_{\text{diameter}}$) of 14 tree species varying on their successional status 18 months after transplantation into two abandoned pastures. ES, early-successional; LS, late-successional; MS, mid-successional.

improve environmental site conditions rapidly (De Souza & Batista 2004). Almost all the mid-successional species (*Cei. pentandra*, *Spo. mombin*, *Sch. parahyba*, *Par. aculeata*, *Swi. macrophylla*, and *Sap. saponaria*) showed slow growth but acceptable seedling survival rates in both the sites. These performances would be desirable to diversify the canopy structure and create a greater diversity of understorey niches for wildlife and seedling recruitment (Ruíz-Jaén & Aide 2005; Wydhayagarn et al. 2009). The poor seedling survival in site 1 of the mid-successional species *Ced. odorata* and *Cas. elastica*, would be the most important reason to reject these species in order to avoid expensive replanting (Elliott et al. 2003). The three late-successional species (*Brosimum alicastrum*, *Ampe-locera hottlei*, and *Dalium guianense*) displayed poor seedling survival at both the study sites, however, should not be discarded or neglected definitely. In view of their slow growth and shade tolerance (Paz 2003), these species can be used in enrichment plantings as a means to establish additional species in a secondary forest or tree plantation (Butterfield 1995; Baraloto et al. 2010).

Many of the mid-successional species tested in our study showed a great potential to be planted together with fast-growing early successional species in abandoned pastures. Spatial and temporal differences in resource requirements of different functional groups is predicted to reduce biological and economic risk, allow greater productivity, and support ecosystem functioning through stable multispecies coexistence (Erskine et al. 2006; Cardinale et al. 2007; Rodrigues et al. in press). Simultaneously, this strategy could benefit rural communities by providing many useful and commercial forest products, as well as—in the near future—with payments for

long-term carbon storage through voluntary or mandatory carbon markets (Rey Benayas et al. 2009; Milder et al. 2010). The extension of the experiments to a wider range of conditions within abandoned agricultural land might be helpful to assess the viability of tree plantations as well as to generalize species (or functional group) responses to different environmental gradients.

Implications for Practice

- Environmental variation influences sapling performance and thereby the progress of forest restoration. Early successional species appear to be very sensitive to soil differences among tropical abandoned pastures.
- Despite site performance differences, all early successional, and almost all mid-successional, tree species tested can be successfully established in abandoned pastures of the type we reported on here. Shade-tolerant late-successional species confirmed low survival rates in highly disturbed areas.
- Species performance data across a variety of abandoned agricultural land would be helpful for designing effective restoration strategies through matching adequately functional group species abundances with planting site characteristics.

Acknowledgments

We thank D. Douterlungne, A. Sánchez, M. C. Chan'kin, A. Chan'kin, P. Díaz, and R. Ballinas for technical field support. N. Ramírez (ECOSUR), C. Fontaine (CEFE, CNRS), and two anonymous reviewers provided helpful editorial comments. Research grants were provided by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Fondo Sectorial CONACYT-CONAFOR (2005-S0002-14647), and Etnobiología para la Conservación A.C.

LITERATURE CITED

- Anonymous. 1981. Carta edafológica (1:1'000,000). Secretaría de Programación y Presupuesto (SPP). México, D. F.
- Aronson, J., J. N. Blygnaut, S. J. Milton, D. Le Maitre, K. J. Esler, A. Limouzin, et al. 2010. Are socioeconomic benefits of restoration adequately quantified? A meta-analysis of recent papers (2000–2008) in *Restoration Ecology* and 12 other scientific journals. *Restoration Ecology* **18**:143–154.
- Baraloto, C., E. Maroon, F. Morneau, S. Pavoine, and J. C. Roggy. 2010. Integrating functional diversity into tropical forest plantation designs to study ecosystem processes. *Annals of Forest Science* **67**:303.
- Butterfield, R. P. 1995. Promoting biodiversity: advances in evaluating native species for reforestation. *Forest Ecology and Management* **81**:161–168.
- Cardinale, B. J., J. P. Wright, M. W. Cadotte, I. T. Carroll, A. Hector, D. S. Srivastava, M. Loreau, and J. J. Weis. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:18123–18128.
- Cleveland, C., A. Townsend, S. Schmidt, and B. Constance. 2003. Soil microbial dynamics and biogeochemistry in tropical forests and pastures, Southwestern Costa Rica. *Ecological Applications* **13**:314–326.

- De Jong, B. H., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial, and M. A. Cairns. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* **29**:504–511.
- De Souza, F. M., and J. L. F. Batista. 2004. Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management* **191**:185–200.
- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* **72**:1076–1088.
- Diemont, S. A. W., and J. F. Martin. 2009. Lacandon Maya ecosystem management: sustainable design for subsistence and environmental restoration. *Ecological Applications* **19**:254–266.
- Douterlungne, D., S. I. Levy-Tacher, J. D. Golicher, and F. Román-Dañobeytia. 2010. Applying indigenous knowledge to the restoration of degraded tropical rain forest dominated by bracken. *Restoration Ecology* **18**:322–329.
- Elliott, S., P. Navakitbumrung, C. Kuarak, S. Zangkum, V. Anusarnsunthorn, and D. Blakesley. 2003. Selecting framework tree species for restoring seasonally dry tropical forests in northern Thailand based on field performance. *Forest Ecology and Management* **184**:177–191.
- Erskine, P. D., D. Lamb, and M. Bristow. 2006. Tree species diversity and ecosystem function: can tropical multi-species plantations generate greater productivity? *Forest Ecology and Management* **233**:205–210.
- Esquivel, M., C. Harvey, B. Finegan, F. Casanoves, and C. Skarpe. 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *Journal of Applied Ecology* **45**:371–380.
- Fry, J. C. 1993. *Biological data analysis. A practical approach*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Gourlet-Fleury, S., L. Blanc, N. Picard, P. Sist, J. Dick, R. Nasi, M. D. Swaine, and E. Forni. 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science* **62**:785–796.
- Haggard, J. P., C. B. Briscoe, and R. P. Butterfield. 1998. Native species: a resource for the diversification of forestry production in the lowland humid tropics. *Forest Ecology and Management* **106**:195–203.
- Holl, K. D., and T. M. Aide. When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management* (in press).
- Huante, P., E. Rincón, and F. S. Chapin III. 1995. Responses to phosphorus of contrasting succession tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional Ecology* **9**:760–766.
- Hubbell, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* **19**:166–172.
- Lawrence, D. 2001. Nitrogen and phosphorus enhance growth and luxury consumption of four secondary forest tree species in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **17**:859–869.
- Levy-Tacher, S. I., and J. R. Aguirre-Rivera. 2005. Successional pathways derived from different vegetation use patterns by Lacandon Mayan Indians. *Journal of Sustainable Agriculture* **26**:49–82.
- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford, United Kingdom.
- Martínez-Ramos, M., and X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80**:69–84.
- Mendoza, E., and R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* **8**:1621–1641.
- Milder, J. C., S. J. Scherr, and C. Bracer. 2010. Trends and future potential of payment for ecosystem services to alleviate rural poverty in developing countries. *Ecology and Society* **15**:4.
- Park, A., M. Van Breuguel, M. S. Ashton, M. Wishnie, E. Mariscal, J. Deago, D. Ibarra, N. Cedeño, and J. S. Hall. 2010. Local and regional environmental variation influences the growth of tropical trees in selection trials in the Republic of Panama. *Forest Ecology and Management* **260**:12–21.
- Paz, H. 2003. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats and ecological groups. *Biotropica* **35**:318–332.
- Pennington, T. D., and J. Sarukhán. 2005. *Árboles tropicales de México. Tercera edición*. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Piotto, D. 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management* **255**:781–786.
- Rey Benayas, J. M., A. C. Newton, A. Diaz, and J. M. Bullock. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* **325**:1121–1124.
- Rodrigues, R. R., S. Gandolfi, A. G. Nave, J. Aronson, T. E. Barreto, C. Y. Vidal, and P. H. S. Brancalion. Large-scale ecological restoration of high diversity tropical forests in SE Brazil. *Forest Ecology and Management* (in press).
- Rufz-Jaén, M. C., and T. M. Aide. 2005. Vegetation structure, species diversity, and ecosystem processes as measures of restoration success. *Forest Ecology and Management* **218**:159–173.
- Russo, S. E., S. T. Davies, D. A. King, and S. Tan. 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* **93**:879–889.
- Shankar Raman, T. R., D. Mudappa, and V. Kapoor. 2009. Restoring rainforest fragments: survival of mixed-native species seedlings under contrasting site conditions in the Western Ghats, India. *Restoration Ecology* **17**:137–147.
- South, D. B. 1995. Relative growth rates: a critique. *South African Forestry Journal* **173**:43–48.
- Van Reeuwijk, L. P. 1995. *Procedures for soil analysis*. Technical Paper 9, International Soil Reference and Information Centre, Wageningen, The Netherlands.
- Wydhayagarn, C., S. Elliott, and P. Wangpakapattanawong. 2009. Bird communities and seedling recruitment in restoring seasonally dry forest using the framework species method in Northern Thailand. *New Forests* **38**:81–97.
- Zahawi, R. A., and C. K. Augspurger. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* **31**:540–552.

CAPÍTULO III

**Responses of 16 native tree species to invasive alien grass
removals: implications for ecological restoration of abandoned
tropical pastures.**

**Responses of 16 native tree species to invasive alien grass removals:
implications for ecological restoration of abandoned tropical pastures**

Francisco J. Román-Dañobeytia^{1*}, Jorge Castellanos-Albores¹, Samuel I. Levy-Tacher¹, James Aronson^{2,3}, Neptalí Ramírez-Marcial¹, Ricardo Ribeiro Rodrigues⁴

¹*El Colegio de la Frontera Sur, ECOSUR, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, C.P. 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.*

*Correspondence author. E-mail: fromn76@gmail.com

²*Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS-U.M.R. 5175), 1919, Route de Mende, 34293 Montpellier, France.*

³*Missouri Botanical Garden, 4344 Shaw Blvd., PO Box 299, St. Louis, MO 63166-0299, U.S.A.*

⁴*Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, LCB/ESALQ, Universidade de São Paulo, Avenida Pádua Dias 11, PO Box 9, CEP 13.418-900 Piracicaba, São Paulo, Brazil.*

Article Submitted to Forest Ecology and Management

Initial Date Submitted: 16 SEP 2011

Current Status: Under Review

Abstract

Competition from grasses is one of the major barriers for the early establishment of native tree seedlings in abandoned tropical pastures, both spontaneously regenerating ones, and those planted as part of ecological restoration interventions. The intensity of competition and its effect, however, will depend on the type of grass in question and the intended species to be planted. We tested the early performance of 16 native tree early-, mid-, and late-successional species in response to grass removals in an abandoned cattle pasture dominated by the introduced, invasive African grass, *Cynodon plectostachyus*, within the Lacandon rainforest region, southeast Mexico. Good site preparation and at least one grass removal four months after seedling transplant is essential during the early stages of tree establishment, yet performance of saplings may improve with additional grass removals. All four early-successional species tested, and six out of seven mid-successional species, responded favorably to grass removals, while performance of late-successional species was relatively poor, and did not differ significantly between treatments. Furthermore, in order to evaluate the probability of transplanted seedlings to be successfully established in abandoned tropical pastures, we developed an index called “planting risk index”, combining field performance measurements and plantation cost estimations. The planting risk index score increased in response to low levels of seedling performance. Therefore, the planting risk index was low for many early- and mid-successional species, but higher for species showing poor seedling performance, such as certain mid-, and all late-successional, species studied. Conducting a planting risk analysis can help minimize the failure of restoration

strategies involving simultaneous planting of early-, mid-, and late-successional tree species prior to attempting large-scale restoration projects. This in turn will improve cost-effectiveness of initial interventions.

Key-words: functional groups, integrated response index, plantation costs, planting risk index, restoration plantings, southeast Mexico.

1. Introduction

Restoration actions are increasingly being implemented throughout the world, supported by global policy commitments such as the Convention on Biological Diversity, the Kyoto Protocol, and the United Nations Framework Convention on Climate Change (Rey Benayas et al., 2009; Bullock et al., in press). ‘Hard’ legislation requiring mitigation, offsets, and even restoration linked to industrial, commercial, and urban activities are also gaining ground. From 2005 to 2010, the area of tree plantations globally increased by c. 5 million hectares per year. Three-quarters of all tree plantations consisted of native species while one-quarter employed introduced, non-indigenous species (FAO, 2010).

Traditional timber plantations have generated financial returns, but have made only minor contributions to fulfilling other objectives, such as maintenance of biodiversity and ecosystem functionality, and enhanced supply of goods and ecological services previously used or enjoyed by poor, rural communities in developing countries (Lamb et al., 2005; Piotta, 2008). New approaches to reforestation are now emerging, especially in the tropics, with clear potential to reduce forest degradation and address rural poverty simultaneously (Erskine et

al., 2006; Knoke et al., 2009). Although it is impractical to plant all tree species that may once have been present at a site, it is possible, and desirable, to attempt to restore – or emulate – the levels of tree and other species richness, structure and ecological functioning of the reference forest ecosystem selected to guide a tropical forest restoration program (SER, 2004).

One of the most successful, and attractive, restoration methods proposed to date for tropical forests is based on the idea of planting tree species from different functional groups representing the main successional stages of forest ecosystems (Martínez-Garza and Howe, 2003; Souza and Batista, 2004; Rodrigues et al., 2009). For example, in the so-called “framework species method” (Elliot et al., 2003), early-successional trees, which are typically fast-growing and wide canopy species, are planted together with slow-growing and narrow canopy, mid- and late-successional species in plantings that cover the entire area targeted for restoration. The re-establishment of a multi-layered forest canopy rapidly suppress light-loving weeds such as invasive grasses, thereby promoting weed-free conditions in the understory and facilitating natural regeneration of other unplanted species, while stimulating the dynamics of nutrient, water, and energy cycles (Montagnini et al., 1995; Ruiz-Jaén and Aide, 2005; Wydhayagarn et al., 2009).

Nonetheless, the success of restoration plantings will often be determined by the control of competing vegetation before, and in the first year or two after, reintroduced trees are planted (Holl, 1999; García-Orth and Martínez-Ramos, 2011). Good site preparation will get seedlings off to a fast start, but in tropical regions especially, weed competition must be controlled until the trees are well established and canopy closure occurs (Gerhardt, 1993;

Engel and Parrota, 2002). Previous studies of young plantations in tropical regions suggest that aggressive grass control treatments prevent the physical smothering of trees, reduce weed maturation and seed production, and minimize rodent habitat (Hooper et al., 2002; Craven et al., 2009). However, grass removals are costly and therefore must be evaluated in terms of cost-effectiveness. Despite the well-known ecological and economic importance of grass control for tropical reforestation, there is very little quantitative evidence about the effect of grass removals on the response of transplanted seedlings of a range of native tree species.

This study explores the potential to establish locally preferred native tree species in *C. plectostachyus* abandoned pastures in order to accelerate the forest recovery process, and to provide a variety of forest goods and services that contribute to human well-being and sustainable economic re-development. This study is part of a series of small-scale field experiments intended to explore effective and low cost strategies for supporting a forest restoration program in the Lacandon rainforest region, which have reforested c. 300 ha between 2009 and 2011. In this experiment, we tested the effect of grass removals on the early performance of transplanted seedlings of 16 native tree early-, mid-, and late-successional species. Different levels of grass removal were implemented and compared in order to identify the most cost-effective strategy to achieve species satisfactory seedling establishment. We hypothesized that seedling performance should increase with the quantity of grass removals. Therefore, the quantity and the cost of grass removals are expected to be less for fast-growing species than for slow-growing species.

2. Materials and methods

2.1 Study area

The study was carried out at Nueva Palestina (lat 16°50'N, long 91°15W) located within the Lacandon Community, which covers an area of 252,631 ha in the Lacandon region of Chiapas, southeast Mexico. Nueva Palestina is situated in the northeastern portion of the Montes Azules Biosphere Reserve (330,000 ha), one of the largest and most important protected areas of evergreen tropical rainforest in Mexico and, indeed, in all of Mesoamerica (Mendoza and Dirzo, 1999). Landscapes in Nueva Palestina, and in the Lacandon Community as well, consist primarily of agricultural and pasture lands, secondary forests, and small patches of mature forest fragments (De Jong et al., 2000).

Climate of the region is humid and warm, with mean annual temperature of 24.7°C, and mean temperature of 18°C during the coldest month (January). Mean annual rainfall is c. 2,000 mm, with the majority of annual precipitation occurring between June and September. A short dry season, with less than 60 mm rainfall per month, occurs between February and April (Pennington and Sarukhán, 2005).

Predominant soil types are humic acrisols associated with rendzina and are located above calcareous substrates; they are clay-like and present high contents of soil organic matter in conditions of undisturbed forest (Anonymous, 1981). Land tenure is mainly communal, and economic activities include cropping of maize, beans, and peppers (*Capsicum* spp.), with extensive cattle ranching being common as well (De Jong et al., 2000).

The experimental site was used for cattle ranching for c. 30 years prior to being reallocated by the community, in 1992, to the construction and

establishment of a secondary school. Before our experiment began in 2007, the site was dominated by the rhizomatous *Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilg., a C4 grass native to southern Africa. Known in horticulture as Star grass, this fast-growing species reaches 1.0–1.5 m in height, and quickly forms dense stands that inhibit regeneration of native trees due to the unfavorable microsite conditions for their germination, and intense competition once they germinate (Martínez-Ramos and García-Orth, 2007; Esquivel et al., 2008). These site characteristics are present in many abandoned pastures within the Lacandon region and elsewhere in the tropics, and thereby represent an opportunity to test the viability of restoration plantings that could provide important benefits to communities and natural or restored ecosystems in many countries.

2.2 Species selection

Sixteen native tree species widely distributed across the neotropics were chosen to represent a range of ecological characteristics, as well as to assess the viability of restoration strategies that involve planting mixtures of early-, mid-, and late-successional tree species simultaneously (e.g. Elliot et al., 2003; Rodrigues et al., 2009). Additionally, species selection also took into account preferred native tree species of ethnobotanical interest, or with known commercial use (Table 1). Based on a secondary succession sequence documented previously in the study area (Levy-Tacher and Aguirre-Rivera, 2005), we grouped the 16 tree species into three functional groups (Table 1). The first group, considered as “early-successional”, included typical pioneer colonizer species able to grow in open forest. The second group, considered as “mid-successional” included species which are also capable to develop in open

areas but generally live longer and grow taller than species from the first group. Finally, the third group of “late-successional” species included typical shade-tolerant species that are present in mature forests and are highly appreciated for their hard and valuable wood (Table 1).

2.3 Experimental design

The experiment was established in late July 2007 in an abandoned pasture located on the grounds of the secondary school of Nueva Palestina, in accordance with an agreement signed with the local authorities. This agreement aimed at educating students in native tree seedling production, as well as training local farmers in cost-effective methods of tree seedling establishment and maintenance activities before starting a forest restoration program in the community. Germination of seeds was carried out in a tree nursery established at the school. Seeds of 16 native tree species were collected from several adult fruiting trees between February and March of 2007. Exocarps were removed and seeds were planted within 10 days of collection. Seedlings were grown in a 30% shaded environment during the subsequent four to six months in 15 x 25 cm black polyethylene bags and were approximately 25–40 cm tall when planted.

Approximately 10–15 days before seedling transplanting, all vegetation of the experimental area was cleared with a “machete” and burned to homogenize initial conditions. Site preparation did not include the use of fertilizers. A total of 960 seedlings of 16 species (60 individuals per species) were transplanted in the cleared area in 60 mixed plots, each measuring 8 x 8 m, covering a total area of 3,840 m². In each plot, 16 seedlings (one for each of the 16 species)

were planted randomly at a 2 × 2-m spacing (Fig. 1). In the field, we observed a potential gradient of soil humidity. Therefore, the experiment was designed as a randomized complete block with 15 replications (each block containing four 8 × 8-m plots) in order to allow detection, during statistical analysis, of possible effects due to environmental variation. Four treatments of grass removal were randomly distributed within each block (Fig. 1).

The control treatment included only the initial site preparation and no additional grass removal was done thereafter. In order to prevent the physical smothering of planted trees, grass removals were performed one meter around each tree at an interval of four months between treatments, time in which *C. plectostachyus* is capable to reach 1.0–1.5 m in height. Thus, treatment 1 plots received only one removal of grass four months after seedling transplant and no additional grass removal was done thereafter. In the same way, treatments receiving two (treatment 2) and three (treatment 3) grass removals, were performed at four month intervals throughout the first year of establishment.

2.4 Field measurements and costs estimations

Maximum shoot height (m), basal stem diameter (cm), and tree survivorship (number of live individuals) were measured at age 7–10 days, and again 18 months after seedling transplant. Basal stem diameter was measured with calipers (5 cm above the root collar) and maximum shoot height was measured with an extensible ruler.

Operational costs, materials, and labor requirements for activities related to plantation establishment and maintenance were also recorded for the entire study period. We estimated for each species the total costs associated with

production of seedlings (tree nursery bags + seed recollection + substrate + nursery care), plantation establishment (site preparation + transportation of seedlings from the nursery to the experimental plots + seedling transplant), and its maintenance (grass removals needed). These data were used to estimate the total plantation cost for each species on a per-hectare basis.

2.5 Data analysis

To minimize the initial shoot height variation between individuals and species, we calculated height and basal diameter relative growth rates (RGRs) for all surviving seedlings (South, 1995). RGRs ($\text{cm cm}^{-1} \text{ month}^{-1}$) were calculated as follows: $\text{RGR} = [\ln(\text{final size}) - \ln(\text{initial size})] / 18 \text{ months}$. An integrated response index (IRI) was calculated for surviving seedlings 18 months after planting, as a means for comparing total species performance, integrating both seedling survival and early growth rate measurements (Quintana-Ascencio et al., 2004). IRI was calculated as follows: $\text{IRI} = \text{survival percentage} \times \text{RGR}_{\text{height}} \times \text{RGR}_{\text{basal stem diameter}}$.

We tested for differences in IRI separately by species, as a function of grass removals, by using analysis of variance (ANOVA). When statistical differences were detected ($P < 0.05$), the Tukey multiple comparison procedure was performed in order to identify the most cost-effective grass control strategy during the early stages of seedling establishment.

We adapted the technical concept of risk (Kaplan and Garrick, 1981) as it is pertinent to tree plantations in order to evaluate the probability of seedlings of native tree species to be successfully established in abandoned tropical pastures. For each species, we estimated a planting risk index (PRI) through

combining field performance and plantation cost measurements as follows: $PRI = \text{Total Plantation Cost} / IRI$. Therefore, PRI is high when the total plantation cost is high and seedling performance is poor, while PRI decrease at low total plantation cost and high seedling performance.

We used linear regression analysis, separately by functional groups, in order to evaluate the possible relationship of the PRI with the IRI and with the total plantation cost, as well as to assess the viability of planting early-, mid-, and late-successional tree species simultaneously in *C. plectostachyus* abandoned pastures. We used ANOVA ($P < 0.05$) to test the statistical significance of the relationship. We performed all statistical analyses and plots using SPSS version 15.0 (Prentice Hall Inc., New Jersey, U.S.A.).

3. Results

3.1 Seedling performance

Nine of the 16 species studied showed statistically significant differences in IRI as a result of grass control treatments (individual species' RGRs and survivorship among treatments are provided in online supporting material). Notable examples were the early-successional species *Guazuma ulmifolia* ($F_{3,51} = 5.358$; $P = 0.003$), *Lonchocarpus guatemalensis* ($F_{3,48} = 5.552$; $P = 0.002$), *Muntingia calabura* ($F_{3,38} = 9.969$; $P < 0.001$), and *Ochroma pyramidale* ($F_{3,23} = 6.408$; $P = 0.003$); as well as the mid-successional species *Acacia mayana* ($F_{3,43} = 6.455$; $P = 0.001$), *Erythrina folkersii* ($F_{3,48} = 7.463$; $P < 0.001$), *Pachira aquatica* ($F_{3,39} = 4.841$; $P = 0.006$), *Spondias mombin* ($F_{3,43} = 11.852$; $P < 0.001$), and *Tabebuia rosea* ($F_{3,49} = 3.676$; $P = 0.018$). The assumption of a potential effect of environmental heterogeneity was not supported, in the

absence of statistically significant differences in species performance between blocks.

Treatment 1 (one grass removal four months after plantation establishment) was considered the most cost-effective for eight of the 16 species studied (Figs 2 & 3) including all four early-successional species (*G. ulmifolia*, *L. guatemalensis*, *M. calabura*, and *O. pyramidale*) and four of the seven mid-successional species studied (*Acacia mayana*, *E. folkersii*, *P. aquatica*, and *T. rosea*). Excepting the slow-growing *P. aquatica*, these species reached 1.5–2.5 m at final height and 2.5–5.0 cm at final basal stem diameter, which allow them to emerge over the pasture avoiding the above-ground grass competition. Only two mid-successional species (*Cedrela odorata* and *Sapindus saponaria*), and the five late-successional species studied (*Acacia* sp., *Annona* sp., *Cojoba arborea*, *Poulsenia armata*, and *Pouteria sapota*), failed to present statistically significant differences related to the effect of grass removals (Figs 3 & 4). Treatment 3 was automatically assigned to these species in view of their slow growth rates (< 1.5 m at final height and < 1.5 cm at final basal stem diameter) which prevent its survivorship without controlling grass competition.

3.2 Costs estimations and planting risk index

Total seedling production, plantation establishment, and maintenance costs during the 1.5-year study period were close to US\$ 1,300 per hectare. Approximately, seedling production cost constituted 50% of the total plantation cost, while seedling transplant and grass control were 25% of the total cost, respectively. Based on our estimations, total costs were US\$ 72.97 per hectare for early-successional species, US\$ 82.26 for mid-successional species, and

US\$ 88.54 for late-successional species (Table 2). Such differences were for the reason that seedling production and maintenance costs varied among species. Costs of seedling production were higher for mid-, and late-successional species because of the scarcity of seeds for recollection and/or the elevated high seed mass of certain species (e.g. *P. aquatica* and *P. sapota*). Furthermore, maintenance costs also were higher for certain mid- and all the late-successional species due to their poor performance and the need for grass control even after the ending of study period (Table 2).

Linear regression models revealed a strong negative relationship between the PRI and the IRI among early-, mid-, and late-successional species, in which tree species increased their risk of planting in response to low IRI values (Fig. 5). Therefore, the PRI of eight of the 16 tree species studied was considered low, including the four early-successional and four of the seven mid-successional species studied (*A. mayana*, *E. folkersii*, *S. mombin* and *T. rosea*). In contrast, PRI was considered high for the mid-successional species *C. odorata*, *P. aquatica*, and *S. saponaria*, as well as for the five late-successional species, all of which showed poor seedling performance.

4. Discussion

4.1 Effect of grass control on seedling performance

Invasive alien grass species such as *Cynodon plectostachyus*, and many others originally introduced as pasture plants, commonly form dense, monospecific stands in tropical pastures, resulting in the inhibition of secondary succession and natural or induced tree regeneration (Esquivel et al., 2008; Ortega-Pieck et al., 2011). In this experiment grass removals generally

improved the sapling performance of a range of native tropical tree species and greatly reduced *C. plectostachyus* dominance even if it did not lead to eradication.

Treatment 1 (one grass removal four months after plantation establishment) was considered the most cost-effective for many of the early- and mid-successional species tested. Thus, the application of Treatment 1 could be appropriate for certain fast-growing species, especially when funds for establishing restoration plantings are limited. In like manner, many species continued to respond positively to more frequent cleanings, thereby Treatments 2 and 3 could be appropriate in order to achieve socioeconomic and restoration goals more rapidly if resources are not restricted. Our results agree with other studies in abandoned tropical pastures, for example in Costa Rica, Hawai'i, Panama, and other parts of Mexico, in which tree species planted increased significantly their survivorship and growth rates in more frequent grass control treatments, and suffered greater mortality and lower growth in treatments receiving less frequent cleanings (Gerhardt, 1993; Cabin et al., 2002; Craven et al., 2009; García-Orth and Martínez-Ramos, 2011). Nonetheless, pasture grasses can also reduce light intensity, soil temperature, and vapor pressure deficit at the soil surface to levels similar to those in the forest (Holl, 1999). Therefore, grass control during the dry season could be stressful for seedlings, especially in clay-like soils exposed to direct sunlight and subject to cracking (Román-Dañobeytia et al., 2007). This kind of trade-off is a subject that requires further research.

4.2 Functional group responses and management implications

Based on our results, planting risk can be minimized in abandoned pastures by planting a great proportion of fast-growing early-successional species relative to slow-growing, but economically valuable (typically for timber) species that are in the mid- or late-successional functional groups. As suggested in previous studies, this strategy may have the potential for accelerating the rate of recovery, as well as for reducing the cost and need for grass control by encouraging early plantation crown closure (Florentine and Westbrooke, 2004; Souza and Batista, 2004). However, when distance to forest fragments from planting areas is relatively great, and therefore there is poor or very poor potential for unassisted understory regeneration, land managers should aim for low planting risk by using mid- and/or late-successional species planted in equal proportion relative to that of early-successional species. In this way, they can best assist the rapid reconstruction of a permanent forest cover (Bertoncini and Rodrigues, 2008; Baraloto et al., 2010; Rodrigues et al., 2011).

The uniformly poor seedling performance of the five late-successional species included in this study seems to corroborate the previous results obtained in *C. plectostachyus* abandoned pastures of the same region (Román-Dañobeytia et al., 2007; in press) which included five additional late-successional tropical tree species not used in the present study, such as *Ampelocera hottlei* (Standl.) Standl., *Brosimum alicastrum* Sw., *Calophyllum brasiliense* Cambess., *Dalium guianense* (Aubl.) Sandwith, and *Ormosia schipii* Pierce ex Standl. & Steyerl. Nonetheless, other studies in abandoned tropical pastures have obtained similar results (Florentine and Westbrooke, 2004; Cole et al., 2011). This does not entirely support the “framework species” restoration

strategy involving simultaneous planting of early-, mid-, and late-successional tree species, that was successfully applied in northeastern Australia and northern Thailand (Elliot et al., 2003; Wydhayagarn et al., 2009) as well as in southeastern Brazil (Rodrigues et al., 2009; 2011). Two possible explanations for this result is that land degradation is more severe in the abandoned pastures of the Lacandon region, than in the above-cited regions, or else there may be specific, unknown traits characterizing the late-successional tree species we used that impede their establishment even when invasive alien grasses are controlled. In a recent study, Cole et al. (2011) founded similar results and therefore recommended direct seeding of late-successional species for biodiversity enrichment in a second stage of restoration plantings, or in the understory of species-poor tree plantations or spontaneously regenerating secondary growth forests.

4.3 Cost estimations of restoration plantings

Total costs of plantation establishment were different depending on the type of species. For example, costs of seed recollection were lower for early-successional in comparisson to mid- and late-successional tree species. Trees of early-successional species produce many seeds per plant each year, they can be found in the proximity of the villages, and their seeds are easy to get carried away. In contrast, trees of mid- and late-successional species do not produce fresh seeds every year, are generally located in mature forests far away from the villages, and seeds are more difficult to get carried away because of their high seed mass (Souza and Válio, 2001; Baraloto et al., 2005). Furthermore, all the early- and certain mid-successional species can grow

relatively fast and emerge over the pasture after 1.5 years of plantation establishment, reducing the need and the cost of grass control. Therefore, proper species selection can save plant survivorship, labor and money. In these sense, the assessment of a planting risk index for each species across a variety of environmental circumstances, could help land managers for matching species with planting sites accurately.

Estimates of total early plantation establishment costs in the Lacandon region ranged US\$ 1,150–1,300 ha⁻¹, based on a 2 × 2–m spacing grid (2,500 trees planted ha⁻¹). However, total plantation cost increased to US\$ 1,610–1,820 ha⁻¹ when technical monitoring personnel was included. These costs are favorable compared with those for plantation establishment using nursery-grown seedlings in other tropical regions. For example, in the Panama Canal Watershed, Craven et al. (2009) reported that total plantation cost for two timber species averaged US\$ 1,590–2,570 ha⁻¹ in year 1, using a 3 × 3–m spacing grid (1,111 trees planted ha⁻¹). In the Brazilian Atlantic Forest, costs of plantation establishment of a high diversity (> 80 species) of native trees range from US\$ 3,000 to 4,500 ha⁻¹ with a planting density of 2 × 3–m (1,666 trees planted ha⁻¹) (Rodrigues et al., 2009).

Restoration plantings in the Lacandon region show the possibility to reconcile profitable land use with biodiversity conservation goals and the provision of ecosystem goods and services to society at large. However, for the time being, it is clear that legal incentives, and economic support will be needed to assist restoration interventions, starting with seed collecting and nursery costs, and extending right though to planting and post-planting site maintenance such as the grass removals described here. Legal instruments that encourage

environmental certification for industries appear to be helpful for funding forest restoration activities in some countries (Rodrigues et al., 2011; Wu et al., 2011), while valuation through trade and sales promotion of certified forest products, and rewards for ecosystem services (including carbon sequestration) rendered, can also help to expand ecological restoration in rural poor communities of the tropics and in more extensive areas (Lamb et al., 2005; Rey Benayas et al., 2009; Bullock *et al.*, in press).

5. Conclusions

Grass control around transplanted seedlings is a viable, low-cost approach for reintroducing native tree species that are difficult to colonize naturally into abandoned tropical pastures. Grass removals could reduce the species planting risk by improving seedling performance significantly; however, their effectiveness vary greatly among species. Although many early- and mid-successional species continued to respond positively to more grass removals, the extent of restoration possible through this method will be determined by the availability of economic resources. The planting risk index can also be minimized in abandoned pastures by planting mixtures of early- and mid-successional native tree species for both restoration and wood production purposes. Our experience suggests that late-successional species do not perform well in abandoned pastures. We therefore recommend re-testing these species, along with others of the same functional group, in less degraded conditions and/or in the understory of restoration plantings or secondary forests. Given the variability in species performance and total plantation costs,

conducting a previous planting risk analysis could help land managers to improve the efficiency of large-scale restoration projects.

Acknowledgements

We greatly appreciate the field research help from M. Castellanos Chan'kin, A. Chan'kin, A. Sánchez, and D. Douterlungne. We also like to thank R. Ballinas and J. J. Roblero for their support at the local secondary school CECYT 25 in Nueva Palestina. F. Román-Dañobeytia wishes to thank CONACYT-Mexico for a PhD fellowship grant. A research grant for S. Levy-Tacher was provided by Fondo Sectorial CONACYT-CONAFOR (2005-S0002-14647) and Etnobiología para la Conservación A.C.

References

- Anonymous, 1981. Carta edafológica (1:1'000,000). Secretaría de Programación y Presupuesto (SPP). México, D.F.
- Baraloto, C., Forget, P.M., Goldberg, D.E., 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* 93, 1156–1166.
- Baraloto, C., Marcon, E., Morneau, F., Pavoine, S., Roggy, J.C., 2010. Integrating functional diversity into tropical forest plantation designs to study ecosystem processes. *Annals of Forest Science* 67, 1–10.
- Bertoncini, A.P., Rodrigues, R.R., 2008. Forest restoration in an indigenous land considering a forest remnant influence (Avaí, São Paulo State, Brazil). *Forest Ecology and Management* 255, 513–521.
- Bullock, J., Aronson, J., Rey Benayas, J.M., Pywell, R., Newton, A., (in press). Restoration of ecosystem services and biodiversity. *Trends in Ecology and the Environment*.
- Cabin, R.J., Weller, S.G., Lorence, D.H., Cordell, S., Hadway, L.J., Montgomery, R., Goo, D., Urakami, A., 2002. Effects of light, alien grass,

- and native species additions on Hawaiian dry forest restoration. *Ecological Applications* 12, 1595–1610.
- Cole, R.J., Holl, K.D., Keene, C.L., Zahawi, R.A., 2011. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 261, 1590–1597.
- Craven, D., Hall, J., Verjans, J.M., 2009. Impacts of herbicide application and mechanical cleanings on growth and mortality of two timber species in *Saccharum spontaneum* grasslands of the Panama Canal Watershed. *Restoration Ecology* 17, 751–761.
- De Jong, B.H., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M.A., Ramírez-Marcial, N., Cairns, M.A., 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29, 504–511.
- Elliott, S., Navakitbumrung, P., Kuarak, C., Zangkum, S., Anusarnsunthorn, V., Blakesley, D., 2003. Selecting framework tree species for restoring seasonally dry tropical forests in northern Thailand based on field performance. *Forest Ecology and Management* 184, 177–191.
- Engel, V.L., Parrota, J.A., 2001. An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central São Paulo state, Brazil. *Forest Ecology and Management* 152, 169–181.
- Erskine, P.D., Lamb, D., Bristow, M., 2006. Tree species diversity and ecosystem function: can tropical multi-species plantations generate greater productivity? *Forest Ecology and Management* 233, 205–210.
- Esquivel, M., Harvey, C., Finegan, B., Casanoves, F., Skarpe, C., 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *Journal of Applied Ecology* 45, 371–380.
- FAO, 2010. Global forest resource assessment 2010. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy.
- Florentine, S.K., Westbrooke, M.E., 2004. Evaluation of alternative approaches to rainforest restoration on abandoned pasturelands in tropical North Queensland, Australia. *Land Degradation & Development* 15, 1–13.
- García-Orth, X., Martínez-Ramos, M., 2011. Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) saplings in tropical pastures. *Restoration Ecology* 19, 24–34.

- Gerhardt, K., 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* 4, 95–102.
- Holl, K.D., 1999. Factors limiting tropical moist forest regeneration in agricultural land: soil, microclimate, vegetation, and seed rain. *Biotropica* 31, 229–242.
- Hooper, E., Condit, R., Legendre, P., 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12, 1626–1641.
- Kaplan, S., Garrick, B.J., 1981. On the quantitative definition of risk. *Risk Analysis* 1, 11–27.
- Knoke, T., Calvas, B., Aguirre, N., Román-Cuesta, R.M., Günter, S., Stimm, B., Weber, M., Mosandl, R., 2009. Can tropical farmers reconcile subsistence needs with forest conservation?. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7, 548–554.
- Lamb, D., Erskine, P.D., Parrota, J.A., 2005. Restoration of Degraded Tropical Forest Landscapes. *Science* 310, 1628–1632.
- Levy-Tacher, S.I., Aguirre-Rivera, J.R., 2005. Successional pathways derived from different vegetation use patterns by Lacandon Mayan Indians. *Journal of Sustainable Agriculture* 26, 49–82.
- Martínez-Garza, C., Howe, H.F., 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40, 423–429.
- Martínez-Ramos, M., García-Orth, X., 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80, 69–84.
- Mendoza, E., Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8, 1621–1641.
- Montagnini F., Fanzeres, A., da Vinha, S.G., 1995. The potentials of 20 indigenous tree species for soil rehabilitation in the Atlantic forest region of Bahia. *Journal of Applied Ecology* 32, 841–856.
- Ortega-Pieck, A., López-Barrera, F., Ramírez-Marcial, N., García-Franco, J.G., 2011. Early seedling establishment of two tropical montane cloud forest

- tree species: the role of native and exotic grasses. *Forest Ecology and Management* 261, 1336–1343.
- Pennington, T.D., Sarukhán, J., 2005. Árboles tropicales de México. Tercera edición. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Piotto, D., 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management* 255, 781–786.
- Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., Martínez-Icó, M., 2004. Sapling survival and growth of coniferous and broad-leaved trees in successional highland habitats in Mexico. *Applied Vegetation Science* 7, 81–88.
- Rey Benayas, J.M., Newton, A.C., Diaz, A., Bullock, J.M., 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325, 1121–1124.
- Rodrigues, R.R., Lima, R.A.F., Gandolfi, S., Nave, A.G., 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142, 1242–1251.
- Rodrigues, R.R., Gandolfi, S., Nave, A.G., Aronson, J., Barreto, T.E., Vidal, C.Y., Brancalion, P.H.S., 2011. Large-scale ecological restoration of high diversity tropical forests in SE Brazil. *Forest Ecology and Management* 261, 1605–1613.
- Román-Dañobeytia, F.J., Levy-Tacher, S.I., Perales-Rivera, H., Ramírez-Marcial, N., Douterlungne, D., López-Mandoza, S., 2007. Establecimiento de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la selva lacandona, Chiapas, México. *Ecología Aplicada* 6, 1–8.
- Román-Dañobeytia, F.J., Levy-Tacher, S.I., Aronson, J., Rodrigues, R.R., Castellanos-Albores, J., (in press). Testing the performance of fourteen native tropical tree species in two abandoned pastures of the Lacandon rainforest region of Chiapas, Mexico. *Restoration Ecology*.
- Ruiz-Jaén, M.C., Aide, T.M., 2005. Vegetation structure, species diversity, and ecosystem processes as measures of restoration success. *Forest Ecology and Management* 218, 159–173.

- SER (Society for Ecological Restoration International), 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. Science & Policy Working Group. www.ser.org & Tucson.
- South, D.B., 1995. Relative growth rates: a critique. *South African Forestry Journal* 173, 43–48.
- Souza, F.M., Batista, J.L.F., 2004. Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management* 191, 185–200.
- Souza, R.P., Válio, I., 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tree species differing in successional status. *Biotropica* 33, 447–457.
- Wu, T., Kim, Y-S., Hurteau, M.D., 2011. Investing in natural capital: using economic incentives to overcome barriers to forest restoration. *Restoration Ecology* 19, 441–445.
- Wydhayagarn, C., Elliott, S., Wangpakapattanawong, P., 2009. Bird communities and seedling recruitment in restoring seasonally dry forest using the framework species method in Northern Thailand. *New Forests* 38, 81–97.

Table 1. Botanical families, ecological, structural, and ethnobotanical characteristics of 16 tropical native rainforest tree species. Species are ordered by successional status.

Species	Family ^a	Successional status ^b	Adult height ^c (m)	Dispersal syndrome ^d	Uses ^c
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Malvaceae	ES	2 – 20	Mammal, bat	Fodder, fuelwood
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Fabaceae	ES	10 – 20	Wind	Fuelwood, timber
<i>Muntingia calabura</i> L.	Muntingiaceae	ES	10 – 12	Mammals, bats	Fruit, fiber (bark)
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Malvaceae	ES	20 – 25	Wind	Handicraft, timber
<i>Acacia mayana</i> Lundell	Fabaceae	MS	2 – 6	Birds, mammals	Fruit
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	MS	25 – 35	Wind	Timber
<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	Fabaceae	MS	5 – 16	Birds, mammals	Fodder, handicraft
<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	Malvaceae	MS	15 – 18	Wind	Timber
<i>Sapindus saponaria</i> L.	Sapindaceae	MS	12 – 15	Large birds	Soap (fruit), timber
<i>Spondias mombin</i> L.	Anacardiaceae	MS	18 – 20	Mammals, large birds	Fruit, timber
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.	Bignoniaceae	MS	20 – 25	Wind	Timber
<i>Acacia</i> sp.	Fabaceae	LS	20 – 25	Wind	Timber
<i>Annona</i> sp.	Annonaceae	LS	15 – 20	Mammals, large birds	Fruit, timber
<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	Fabaceae	LS	25 – 30	Birds, mammals	Timber
<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	Moraceae	LS	20 – 25	Bats, mammals	Timber, fiber (bark)
<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	Sapotaceae	LS	35 – 40	Mammals	Fruit, timber

^a <http://www.tropicos.org/>

^b Adapted from Levy-Tacher and Aguirre-Rivera (2005); ES, early-successional; LS, late-successional; MS, mid-successional.

^c Pennington and Sarukhán (2005).

^d http://striweb.si.edu/esp/tesp/plant_species_c.htm/

Table 2. Cost estimations of seedling production, plantation establishment, and grass control for the first 1.5 years of study^a

	US\$/ha		
	ES species	MS species	LS species
Seedling production costs			
Nursery bags	5.0	5.0	5.0
Substrate	5.67	5.67	5.67
Seed recollection	8.52	10.38	11.12
Nursery care	19.87	19.87	19.87
Subtotal	\$39.06	\$40.92	\$41.66
Plantation establishment costs			
Site preparation	7.81	7.81	7.81
Transportation of seedlings	1.30	1.30	1.30
Seedling transplant	11.72	11.72	11.72
Subtotal	\$20.83	\$20.83	\$20.83
Grass control costs			
Subtotal	\$13.08	\$20.51	\$26.05
Total costs	\$72.97	\$82.26	\$88.54

^a During the period of study, 1 US\$ = 12.0 Mexican pesos. Costs represent average values per individual species. ES, early-successional; LS, late-successional; MS, mid-successional.

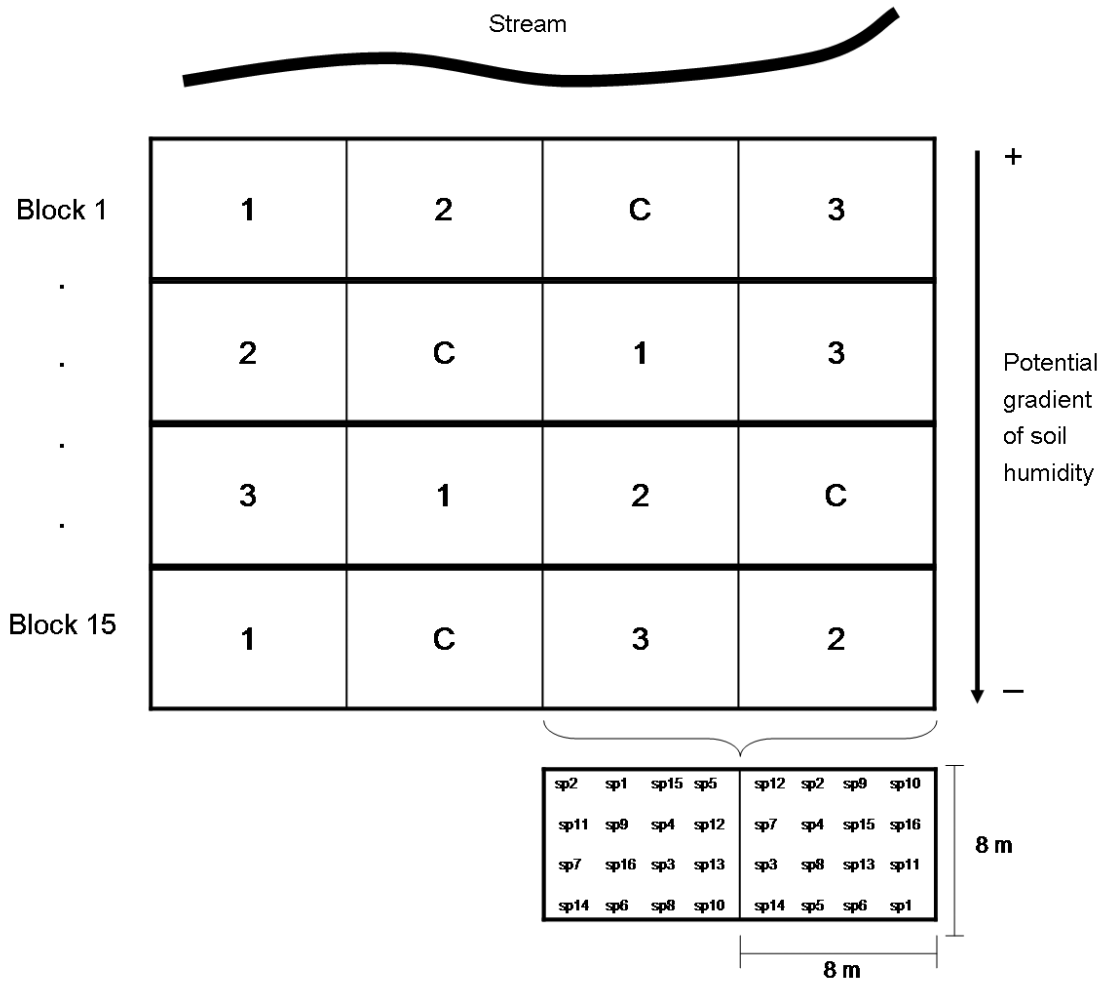


Fig. 1. Spatial arrangement of treatments and species in a complete randomized block design (C = Control, 1 = Treatment 1, 2 = Treatment 2, 3 = Treatment 3).

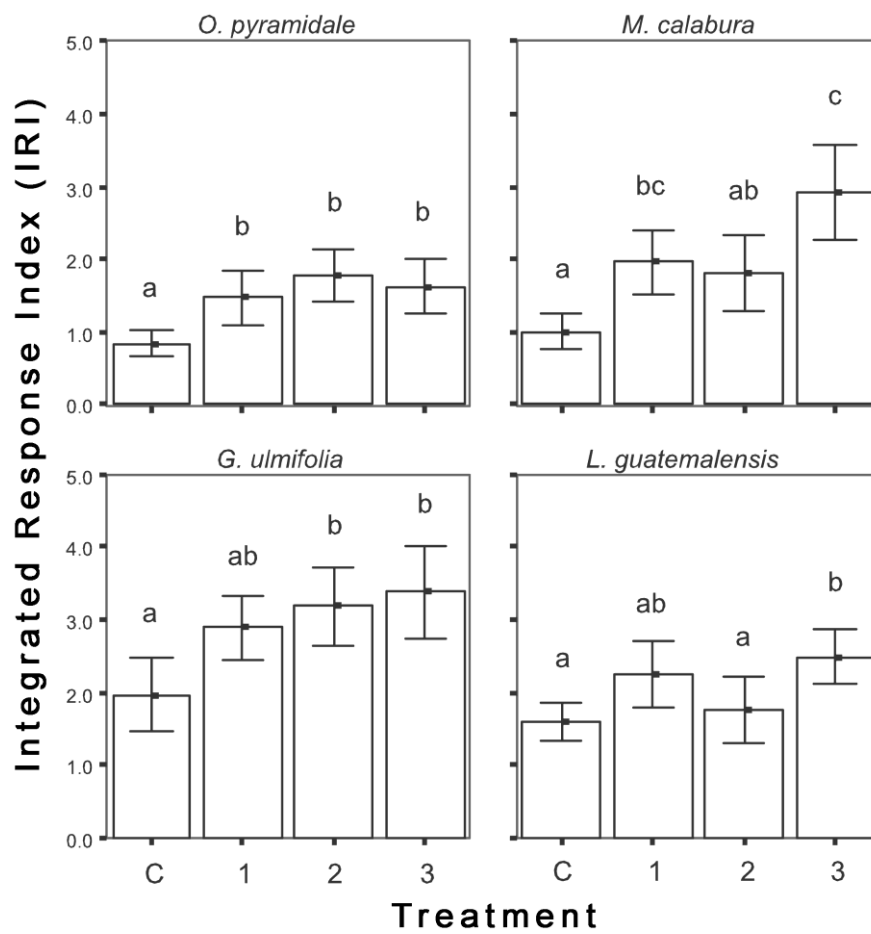


Fig 2. Seedling performance of four early-successional tree species among four treatments of grass removal (C = Control, 1 = Treatment 1, 2 = Treatment 2, 3 = Treatment 3) 18 months after planting. Bars with different letters differ at $P < 0.05$ (ANOVA, Tukey test, $df = 3$).

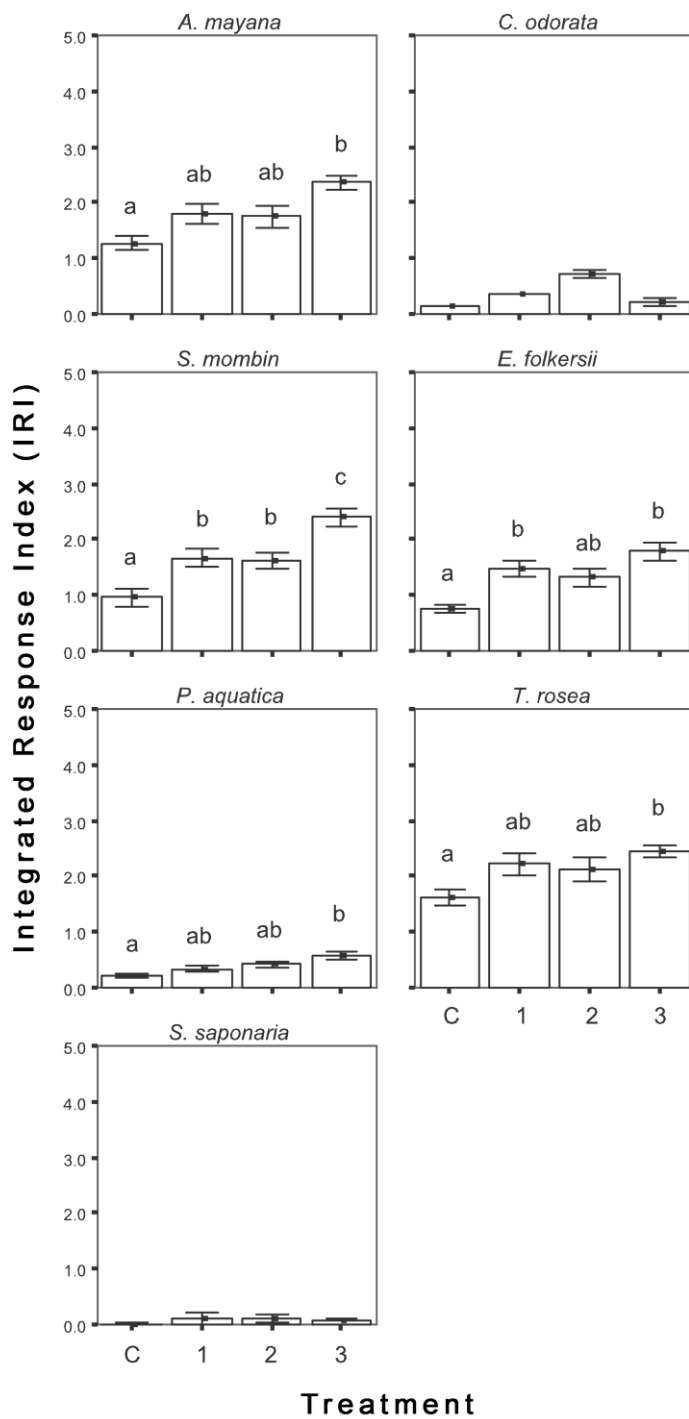


Fig 3. Seedling performance of seven mid-successional tree species among four treatments of grass removal (C = Control, 1 = Treatment 1, 2 = Treatment 2, 3 = Treatment 3) 18 months after planting. Bars with different letters differ at $P < 0.05$ (ANOVA, Tukey test, $df = 3$).

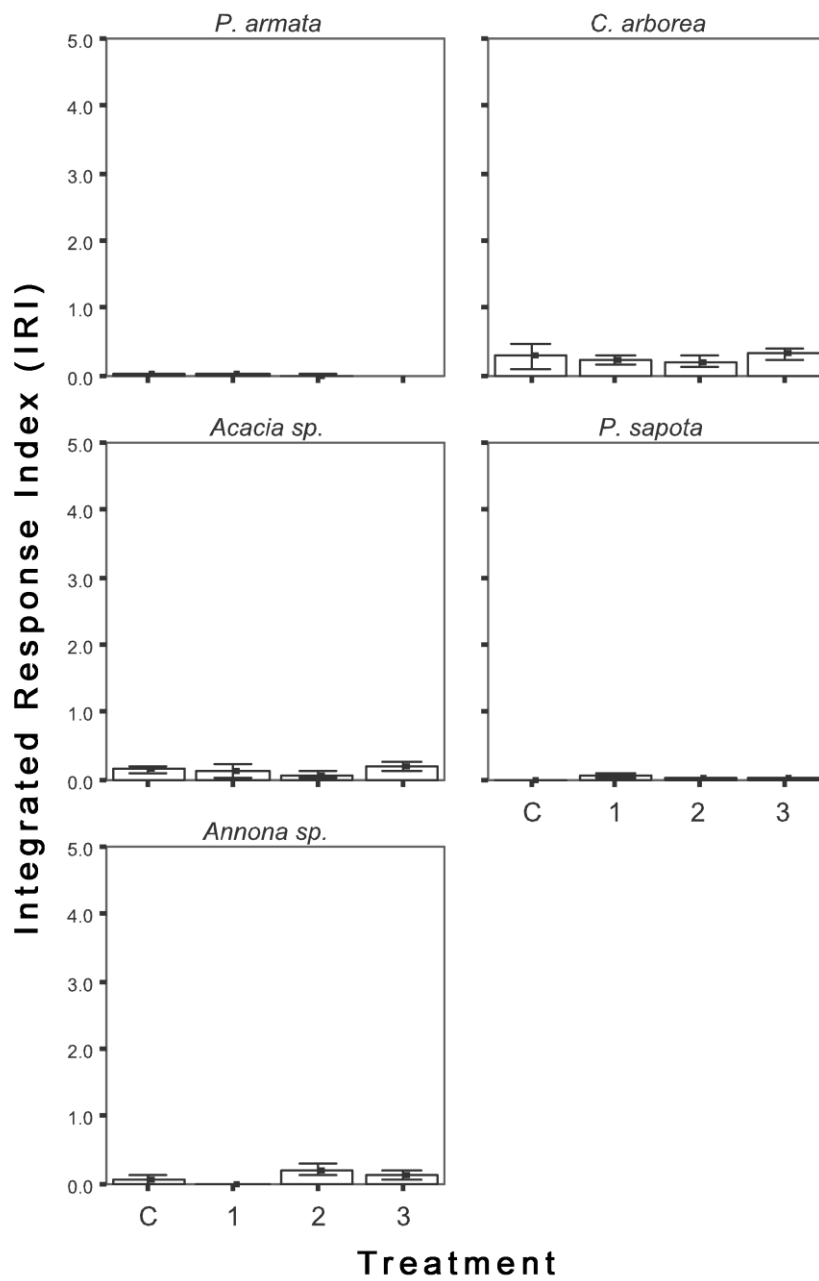


Fig. 4. Seedling performance of five late-successional tree species among four treatments of grass removal (C = Control, 1 = Treatment 1, 2 = Treatment 2, 3 = Treatment 3) 18 months after planting. Bars with different letters differ at $P < 0.05$ (ANOVA, Tukey test, $df = 3$).

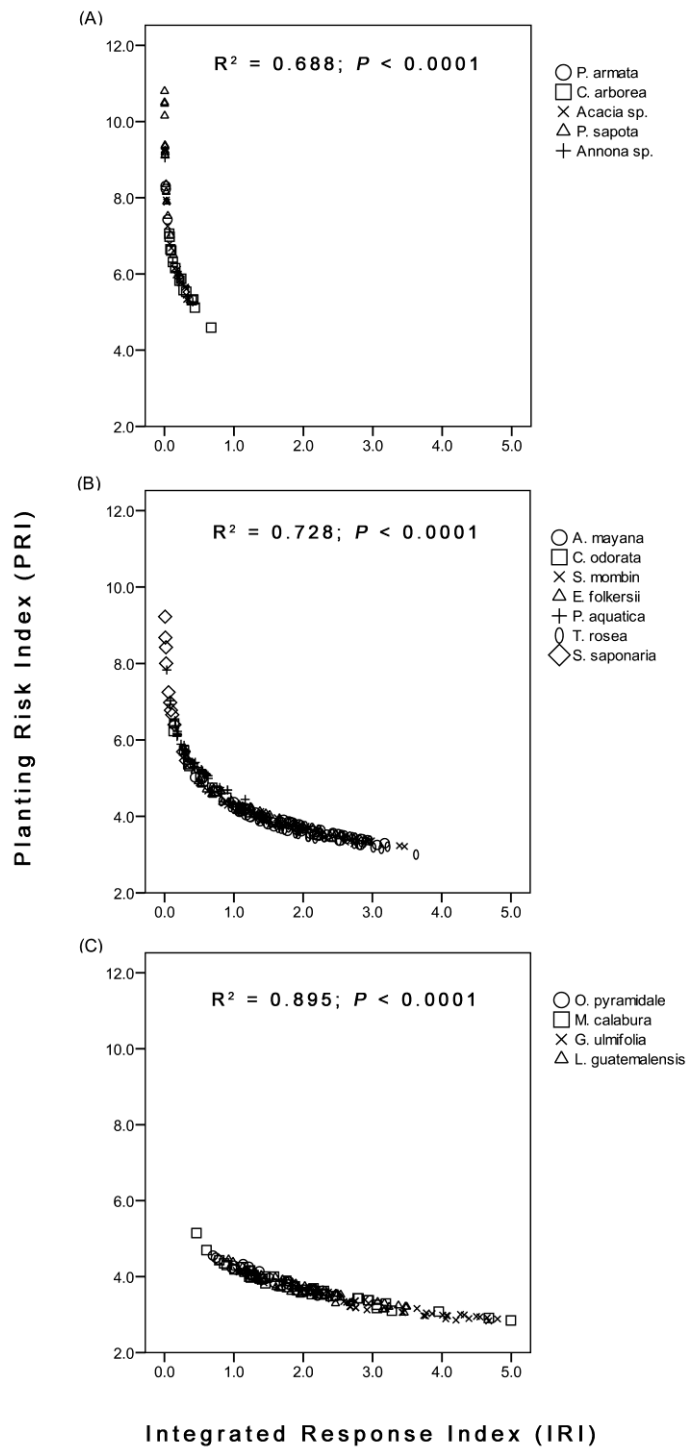


Fig 5. Relationship between the natural logarithm of the planting risk index (PRI) and the integrated response index (IRI) among (A) late-successional, (B) mid-successional, and (C) early-successional native tree species (ANOVA, $P < 0.05$).

Online Supporting Material

Table S3. Comparison of mean values (\pm 1 standard deviation in parenthesis) of species survivorship^a and RGRs among four treatments of grass removal. Different letters within a row expose statistically significant differences (Tukey test, $P < 0.05$).

Species	Response variable	Control	Treatment 1	Treatment 2	Treatment 3
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Survivorship (%)	73.0 (45.8) a	100.0 (0.0) b	100.0 (0.0) b	93.0 (25.8) ab
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.178 (0.037)	0.175 (0.026)	0.183 (0.030)	0.195 (0.034)
	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.147 (0.032) a	0.163 (0.025) ab	0.171 (0.030) ab	0.182 (0.031) b
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Survivorship (%)	80.0 (41.4)	87.0 (35.2)	80.0 (41.4)	100.0 (0.0)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.170 (0.015)	0.175 (0.014)	0.169 (0.017)	0.174 (0.012)
	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.126 (0.026)	0.146 (0.044)	0.127 (0.041)	0.143 (0.033)
<i>Muntingia calabura</i>	Survivorship (%)	53.0 (51.6)	73.0 (45.8)	67.0 (48.8)	87.0 (35.2)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.191 (0.017)	0.183 (0.025)	0.177 (0.042)	0.187 (0.024)
	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.159 (0.035)	0.145 (0.032)	0.147 (0.038)	0.152 (0.041)
<i>Ochroma pyramidale</i>	Survivorship (%)	33.0 (48.8)	47.0 (51.6)	53.0 (51.6)	50.0 (51.9)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.209 (0.013)	0.216 (0.018)	0.220 (0.018)	0.229 (0.019)
	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.122 (0.015)	0.144 (0.032)	0.152 (0.030)	0.150 (0.031)
<i>Acacia mayana</i>	Survivorship (%)	60.0 (50.7)	87.0 (35.2)	80.0 (41.4)	87.0 (35.2)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.164 (0.015)	0.157 (0.027)	0.161 (0.023)	0.164 (0.018)
	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.127 (0.033)	0.128 (0.037)	0.131 (0.038)	0.143 (0.020)
<i>Cedrela odorata</i>	Survivorship (%)	7.0 (25.8)	13.0 (35.2)	33.0 (48.8)	13.0 (35.2)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.146	0.169 (0.004)	0.150 (0.011)	0.125 (0.026)
	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.128	0.159 (0.009)	0.144 (0.019)	0.125 (0.036)
<i>Erythrina folkersii</i>	Survivorship (%)	63.0 (50.0) a	93.0 (25.8) ab	87.0 (35.2) ab	100.0 (0.0) b
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.130 (0.017)	0.133 (0.022)	0.129 (0.028)	0.143 (0.021)
	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.096 (0.020)	0.117 (0.028)	0.112 (0.029)	0.121 (0.029)
<i>Pachira aquatica</i>	Survivorship (%)	50.0 (51.9) a	73.0 (45.8) ab	80.0 (41.4) ab	93.0 (26.7) b
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.061 (0.019)	0.054 (0.013)	0.060 (0.015)	0.063 (0.019)
	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.081 (0.033)	0.083 (0.018)	0.084 (0.021)	0.085 (0.027)
<i>Sapindus saponaria</i>	Survivorship (%)	20.0 (41.4)	20.0 (41.4)	27.0 (45.8)	27.0 (45.8)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.059 (0.021)	0.069 (0.047)	0.074 (0.029)	0.071 (0.026)

<i>Spondias mombin</i>	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.011 (0.009)	0.050 (0.073)	0.041 (0.038)	0.043 (0.021)
	Survivorship (%)	53.0 (51.6) a	87.0 (35.2) ab	73.0 (45.8) ab	100.0 (0.0) b
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.143 (0.039)	0.148 (0.024)	0.157 (0.020)	0.166 (0.018)
<i>Tabebuia rosea</i>	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.121 (0.030)	0.126 (0.027)	0.140 (0.023)	0.143 (0.027)
	Survivorship (%)	80.0 (41.4)	100.0 (0.0)	87.0 (35.2)	87.0 (35.2)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.149 (0.021)	0.152 (0.029)	0.158 (0.023)	0.172 (0.011)
<i>Acacia</i> sp.	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.133 (0.025) a	0.141 (0.028) ab	0.150 (0.038) ab	0.163 (0.016) b
	Survivorship (%)	33.0 (48.8)	33.0 (48.8)	27.0 (45.8)	27.0 (45.8)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.083 (0.031)	0.048 (0.076)	0.067 (0.038)	0.088 (0.041)
<i>Annona</i> sp.	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.051 (0.021)	0.078 (0.032)	0.033 (0.048)	0.079 (0.028)
	Survivorship (%)	14.0 (36.3)	7.0 (25.8)	27.0 (45.8)	13.0 (35.2)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.064 (0.056)	0.054	0.108 (0.056)	0.122 (0.021)
<i>Cojoba arborea</i>	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.042 (0.059)	0.023	0.057 (0.047)	0.083 (0.046)
	Survivorship (%)	23.0 (43.9)	33.0 (48.8)	31.0 (48.0)	15.0 (37.6)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.096 (0.065) ab	0.078 (0.022) a	0.065 (0.035) a	0.173 (0.010) b
<i>Poulsenia armata</i>	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.109 (0.055)	0.088 (0.027)	0.103 (0.045)	0.128 (0.054)
	Survivorship (%)	13.0 (35.2)	13.0 (35.2)	13.0 (35.2)	0.0 (0.0)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.036 (0.004)	0.049 (0.023)	0.042 (0.05)	--
<i>Pouteria sapota</i>	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.039 (0.0)	0.025 (0.036)	0.019 (0.027)	--
	Survivorship (%)	27.0 (45.8)	53.0 (51.6)	33.0 (48.8)	33.0 (48.8)
	RGR _{height} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.007 (0.012)	0.023 (0.026)	0.014 (0.012)	0.020 (0.019)
	RGR _{basal diameter} (cm cm ⁻¹ month ⁻¹)	0.018 (0.008)	0.027 (0.022)	0.031 (0.018)	0.030 (0.017)

^a Survivorship (%) was arcsin transformed prior to statistical analysis in order to comply with normality assumptions.

CAPÍTULO IV

Discusión y Conclusiones Generales

Discusión General

Los resultados obtenidos en la presente investigación coinciden con otros estudios similares realizados en regiones tropicales que consideran viable el establecimiento de plantaciones con especies de árboles nativos en pastizales ganaderos abandonados (Haggard et al. 1998, Keenan et al. 1999, Martínez-Garza y Howe 2003). No obstante, nuestros resultados muestran que dicho establecimiento puede ser muy variable dependiendo de las condiciones ambientales de cada sitio a intervenir, así como por la realización de deshierbes que disminuyan la competencia de los pastos y faciliten la supervivencia y crecimiento de las plántulas. Asimismo, nuestros resultados son consistentes en demostrar que especies de características ecológicas similares tienen un desempeño similar en términos de supervivencia y tasas de crecimiento, lo cual puede ser relevante al momento de seleccionar las especies y definir las estrategias de restauración en función del nivel de degradación y el contexto socioeconómico de cada lugar.

Influencia de la variación ambiental en el establecimiento inicial de árboles nativos

A partir de los resultados del primer experimento se pudo distinguir que las especies pioneras fueron altamente sensibles a la variación ambiental, mientras que las especies intermedias y tardías mostraron, en general, un comportamiento similar ante las condiciones edáficas contrastantes de los dos pastizales estudiados. Dado que en este experimento sólo se incluyeron dos pastizales abandonados, no se descarta que especies intermedias y tardías

podrían registrar diferencias significativas en su desempeño si fueran expuestas a una mayor variedad de condiciones ambientales. Otros estudios similares también han aportado evidencia de que la variación ambiental a nivel local puede tener importantes efectos en la supervivencia y crecimiento de especies de árboles nativos en plantaciones (Carpenter et al. 2004, Park et al. 2011). Variaciones en altitud, pendiente, micro-topografía e historia de uso pueden afectar las propiedades del suelo y la vegetación tanto en bosques secundarios como en plantaciones (Ramírez-Marcial 2003, Russo et al. 2008). En este sentido, cualquier estrategia de rehabilitación o restauración debe considerar la variación ambiental y las condiciones socioeconómicas locales para seleccionar las especies más apropiadas para cada lugar (Brown y Lugo 1994, Holl y Aide 2011). Dichas estrategias también deben de tomar en cuenta las tasas de crecimiento y los usos finales que pueden tener especies de diferentes grupos funcionales. Así, el arreglo de especies en las plantaciones puede buscar no sólo revertir las condiciones de degradación existentes, sino también considerar las futuras intervenciones de aprovechamiento (Preiskorn et al. 2009). Para ello, se requiere más investigación enfocada en mejorar y refinar nuestro conocimiento sobre el comportamiento de las especies arbóreas en determinados micro-sitios y bajo diversos escenarios de posible operación comercial. En este sentido, puede ser importante evaluar en el futuro cómo pudieran ser contrarrestadas condiciones de degradación específicas a partir de manipular la densidad de individuos plantados, la proporción de especies de determinados grupos funcionales, así como la forma de incluir a las especies útiles o de valor comercial en las plantaciones.

Influencia del deshierbe en el establecimiento inicial de árboles nativos

La aplicación de cuatro diferentes frecuencias de deshierbe utilizadas en el segundo experimento exponen diferentes posibilidades para facilitar el establecimiento inicial de plántulas de especies arbóreas nativas en pastizales abandonados. De acuerdo a nuestros resultados, una buena preparación del sitio y por lo menos un deshierbe cuatro meses después del transplante son necesarios para que las plántulas alcancen una supervivencia y crecimiento inicial aceptables. Gran parte de las especies pioneras e intermedias que mostraron rápidas tasas de crecimiento podrían establecerse satisfactoriamente bajo este tratamiento. No obstante, para muchas de las especies pioneras e intermedias la diferencia en el desempeño fue de 50–100% entre el tratamiento control (un solo deshierbe general antes del transplante) y el tratamiento de mayor intensidad (tres deshierbes a lo largo del primer año). Otros estudios similares también han encontrado que una mayor cantidad de deshierbes incrementa significativamente el desempeño de las plántulas (Florentine y Westbrooke 2004, Craven et al. 2009). A pesar de la importancia que puede tener el deshierbe para el establecimiento exitoso de una plantación, son muy pocos los estudios sobre la aplicación del deshierbe a diferentes niveles de esfuerzo y costo. La mayor parte de las investigaciones sobre el control de pastos se han enfocado en comparar la efectividad de diferentes métodos, tales como el uso de herbicidas, de buldózeres, de diferentes intensidades de sombra y por supuesto, el deshierbe manual con machete (D'Antonio et al. 1998, Cabin et al. 2002, Hooper et al. 2002, Celis y Jose 2011, García-Orth y Martínez-Ramos 2011). Si bien se ha visto que la efectividad varía de un método a otro, el deshierbe manual con machete es

reconocido como uno de los métodos más efectivos, aunque su aplicación frecuente puede elevar los costos de mantenimiento de las plantaciones considerablemente (Craven et al. 2009, Thaxton et al. en prensa). Ante la poca evidencia que se encuentra en la literatura y dada la atención que viene recibiendo en años recientes, es de esperarse que continúen surgiendo nuevos elementos que aporten a la discusión y al estado del conocimiento sobre este tema.

Costos de establecimiento de las plantaciones

De acuerdo a la estimación de costos realizada en el marco del segundo experimento, se encontró que el costo total de establecimiento varía según la especie y el grupo funcional al que pertenece. Por ejemplo, el costo de recolección de semillas fue menor para especies pioneras o iniciales debido a que los árboles de éstas especies son muy abundantes, se encuentran muy próximos a los centros poblados y producen una gran cantidad de semillas. En cambio, el esfuerzo y el costo de recolección de semillas de especies intermedias y tardías fue mayor debido a que los árboles de éstas especies se encuentran muy dispersos en zonas alejadas de los centros poblados, producen menos semillas y en algunos casos (ej. *Pachira aquatica* y *Pouteria sapota*) el elevado peso de las semillas aumenta considerablemente el esfuerzo y el costo de recolección. Asimismo, la disponibilidad de semillas de especies pioneras es alta todos los años, mientras que la disponibilidad de semillas de las especies intermedias y tardías puede ser muy irregular de un año a otro, por lo que no siempre se puede contar con semillas de las mismas especies (Souza y Válio 2001, Baraloto et al. 2005).

La necesidad de deshierbes también varía de una especie a otra, lo cual también tiene una influencia importante en los costos. El costo por mantenimiento es menor para especies de rápido crecimiento, como es el caso de las especies pioneras, que en menos de un año y medio, alcanzan un tamaño mínimo (1.5–2.5 m de altura) que les garantiza el acceso a recursos estratégicos (ej. luz, nutrientes del suelo) sin tener que competir por ellos con las especies herbáceas del pastizal. En contraste, el costo de mantenimiento es mayor para las especies de crecimiento más lento, como el mostrado por las especies intermedias. Esto determina que se tengan que realizar más deshierbes, incluso después del primer año, para evitar el agobio de los pastos a las plántulas, lo cual dificulta su supervivencia y crecimiento. El pobre desempeño de las especies tardías observado en esta investigación también ha sido corroborado en otros estudios similares realizados tanto en el área de estudio (Román 2006), como en otras regiones tropicales (Florentine y Westbrooke 2004, Slocum et al. 2006, Cole et al. 2011). Con base en estas evidencias, en primera instancia, no se recomienda plantar especies de este grupo funcional en pastizales ganaderos abandonados, ya sea para minimizar pérdidas económicas, o para alcanzar altos niveles de supervivencia y recubrimiento del suelo. Sin embargo, en caso de no presentarse la repoblación espontánea y el objetivo de la intervención fuese la restauración, el enriquecimiento con especies tardías podría ser recomendable una vez que las pioneras e intermedias hayan modificado los factores de degradación que restringen su establecimiento.

Por otro lado, nuestras estimaciones indican que el costo total de producción de plántulas, del establecimiento de la plantación y de su mantenimiento durante el primer año asciende a US\$ 1,300 por hectárea. Aproximadamente el 50% de este monto corresponde a la producción de plántulas, que incluye la recolección de semillas, los materiales e insumos, el gasto corriente y el pago a los viveristas. La otra mitad (aprox. US\$ 650 ha/año) corresponde al pago por las labores de plantación y mantenimiento de las áreas intervenidas. No obstante, estos cálculos podrían reducirse dependiendo de la densidad de plantación (en este estudio fue de 2,500 individuos/ha) y conforme aumente la escala de producción de plántula.

En México, la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) tiene estipulado un costo de US\$ 556 ha/año por los mismos conceptos (preparación del terreno, plantación y mantenimiento en el primer año) aunque considera una densidad de 800 individuos/ha (CONAFOR 2011). Teniendo en cuenta que la ganadería extensiva en el área de estudio requiere de 1.36 ha por animal, lo cual representa una productividad anual promedio de 150 kg de carne por hectárea y un ingreso de US\$ 212.5 ha/año (Aguilar 2007), es evidente que las plantaciones de rehabilitación y restauración tienen un alto potencial de desarrollo en la Selva Lacandona. En la medida en que el financiamiento permita apoyos a los productores en años posteriores por concepto de mantenimiento de las plantaciones (ej. deshierbes, brechas corta-fuegos) y se puedan obtener ingresos adicionales por la venta de madera y servicios ambientales (ej. captura de carbono), es de esperarse que el desarrollo de plantaciones constituya una alternativa productiva viable para los campesinos

de la región. No obstante, para que esto suceda es imprescindible un marco legal que fomente la participación activa del gobierno, industrias y empresas en el financiamiento de proyectos de rehabilitación y restauración ecológica de gran escala (ej. Rodrigues et al. 2009) que permitan cumplir con los compromisos internacionales de reducción de emisiones y contribuyan a la conservación de la biodiversidad y a la reducción de la pobreza (Joly et al. 2010, Calmon et al. 2011, Wu et al. 2011).

Importancia del concepto de grupos funcionales en la restauración ecológica

Con base en las ideas de Clements (1916) y en las teorías de dinámica de claros (áreas abiertas dentro del bosque por la caída natural o intencional de uno o más árboles) desarrolladas desde la década de 1960 en bosques tropicales (Budowski 1965, Denslow 1980), se observó que la sucesión forestal ocurría a partir de la sustitución gradual de grupos de especies con diferentes características y comportamientos. Estudios posteriores demostraron que estos grupos de especies arbóreas también mostraban un funcionamiento similar a nivel de organismos, respondían de manera similar ante factores ambientales y jugaban un papel similar en el ecosistema (Gitay et al. 1999, Gourlet-Fleury et al. 2005). Esto dado que tienden a compartir una serie de atributos morfológicos, fisiológicos, e incluso evolutivos (Cornelissen et al. 2003, Hooper et al. 2005). Por ejemplo, las especies pioneras o iniciales generalmente producen una gran cantidad de semillas que son dispersadas por el viento y que necesitan de la luz para germinar; una vez como plántulas presentan un crecimiento rápido y vigoroso aunque su ciclo de vida es corto (menos de 20

años); constituyen comunidades con baja diversidad de especies y alta densidad poblacional. En cambio, las especies típicas de vegetación madura presentan características antagónicas. Estas especies producen una menor cantidad de semillas, la germinación y el desarrollo de plántulas se produce bajo la sombra de otros árboles, tienen un crecimiento lento, ciclos de vida muy largos (más de 100 años) y constituyen comunidades de mayor diversidad de especies y menor densidad poblacional (Denslow 1987, Whitmore 1989, Guariguata y Ostertag 2001). En este contexto de clasificación sucesional, existe también un gran número de especies secundarias que presenta características intermedias entre estos dos grupos, por lo que ambos pueden ser sólo los extremos de un gradiente continuo de respuestas adaptativas y evolutivas (Hubbell 2005).

Diversos estudios indican que la riqueza o diversidad de grupos funcionales en una plantación puede incrementar las propiedades ecosistémicas a través de interacciones positivas entre las especies (Loreau et al. 2001, Rey Benayas et al. 2009). La complementariedad es una de estas interacciones, la cual resulta de una reducción en la competencia interespecífica a través de la repartición del nicho ecológico (Hooper 1998, Cardinale et al. 2007). Esto significa que especies de diferentes grupos funcionales (ej. una pionera, una intermedia y otra tardía) podrían coexistir a partir de utilizar estratos aéreos y subterráneos distintos (Wright 2002). Del mismo modo, un mayor número de grupos funcionales puede provocar que las interacciones de facilitación entre las especies incrementen la productividad de una plantación (Kelty 2006, Baraloto et al. 2010). Dicha facilitación ocurre cuando ciertas especies mejoran las

condiciones ambientales o proveen algún recurso crítico (ej. nitrógeno en el caso de leguminosas) para el desarrollo de otras especies (Connell y Slatyer 1977, Siddique et al. 2008). Así, la falta de complementariedad y facilitación puede afectar gravemente el autosostenimiento y funcionamiento ecológico de las áreas en proceso de restauración (Cardinale et al. 2007).

La diversidad de grupos funcionales en las plantaciones también representa la posibilidad de aprovechamiento económico de madera a lo largo del tiempo (Keenan et al. 1999, Lamb et al. 2005). Respetando el principio de la sucesión forestal, las especies pioneras o iniciales de rápido crecimiento y baja densidad de madera, por sus cortos ciclos de vida pueden tener un valor comercial después de 5 a 10 años de establecida la plantación. A pesar de su bajo valor pueden generar un retorno económico interesante debido a los grandes volúmenes que se pueden producir en un corto espacio de tiempo. Las especies intermedias, por sus ciclos de vida más largos, su crecimiento más lento y madera de mayor densidad (en comparación con las pioneras), tienen comúnmente un buen valor económico para su uso en carpintería después de 15 a 20 años del inicio de la plantación. Finalmente, las especies tardías por su crecimiento muy lento, poseen una alta densidad de madera que les permite alcanzar un elevado valor económico a partir de su uso en construcción, ebanistería y carpintería fina después de 30 a 40 años de establecida la plantación (Preiskorn et al. 2009, Román-Dañobeytia et al. 2011).

¿Rehabilitación o restauración?

Nuestros resultados demuestran la viabilidad técnica del establecimiento de plantaciones con especies pioneras e intermedias en pastizales ganaderos abandonados. Con estas plantaciones se podrían revertir a corto plazo las principales condiciones de degradación (ej. suelos pobres y dominancia de pastos y hierbas indeseadas) y generar retorno económico a los campesinos a través del pago por el establecimiento y mantenimiento de las plantaciones, así como por el aprovechamiento de la madera y el posterior uso agrícola o pecuario de la tierra, si es que el objetivo fuese sólo la rehabilitación. No obstante, ya sea por la acción humana o por la presencia cercana de relictos de vegetación madura, las áreas intervenidas podrían ser enriquecidas de manera natural o inducida con especies tardías y otros grupos de plantas (ej. lianas, palmeras, arbustos, epífitas, etc.) y animales que pudiesen contribuir al flujo biótico entre las áreas restauradas y la selva madura (Wydhayagarn et al. 2009, Cole et al. 2011, Sansevero et al. 2011). De esta manera, una plantación de rehabilitación podría posteriormente continuar con una trayectoria conducente hacia la restauración. En este sentido, Aronson et al. (1993a,b) utilizaron el término “ecosistema simplificado” para describir la fase intermedia entre la rehabilitación y la restauración en la que están presentes ciertos atributos esenciales de la estructura y funcionamiento del ecosistema original. Sin embargo, desde el punto de vista socioeconómico, los árboles, la vegetación madura o la selva en su conjunto, tendría que representar para los campesinos un valor económico, cultural y/o estético que respalde el esfuerzo de propiciar su restauración. Así, la adopción de la restauración ecológica dependerá de las posibilidades de extracción selectiva de madera y el

aprovechamiento sustentable de otros bienes y servicios en las áreas intervenidas. El desafío está en que dicho aprovechamiento se haga de una forma en que el proceso de restauración se afecte lo menos posible (Preiskorn et al. 2009).

Si bien la rehabilitación y restauración tienen un claro potencial para recuperar áreas agropecuarias abandonadas, otros tipos de intervención podrían contribuir a mejorar la productividad y la provisión de servicios ecosistémicos en todo el complejo de sistemas de producción y sistemas naturales que conforman el paisaje. De esta manera, el establecimiento de sistemas agroforestales y silvopastoriles en áreas agrícolas y pecuarias activas, o el aprovechamiento y manejo forestal sustentable en áreas con vegetación madura, podrían complementarse con la rehabilitación y la restauración de áreas agropecuarias abandonadas para ofrecer soluciones integrales a los problemas de deforestación y degradación de los bosques tropicales (Chazdon 2008, Holl en prensa). En este sentido, la restauración del capital natural (RCN) es un concepto emergente que opera a una escala más amplia y dispone de todas las disciplinas arriba mencionadas con la finalidad de beneficiar al ambiente y mejorar la calidad de vida de las personas (Aronson et al. 2006). Así, la RCN ofrece nuevas perspectivas en relación a la necesidad que tiene la humanidad de preservar y manejar los recursos naturales – o el capital natural – remanente, así como de invertir en la RCN degradado para reincorporarlo a la cadena de bienes y servicios que la sociedad requiere (Aronson et al. 2007).

Una de las principales dificultades de los proyectos de rehabilitación, restauración ecológica o RCN, en México y en muchos países de América Latina, es en relación al financiamiento (Holl en prensa). Si bien el Mercado Voluntario de Carbono, el Mecanismo de Desarrollo Limpio (MDL) y el de Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación (REDD+) se vienen presentando como fuentes de financiamiento importantes, existen una serie de inconsistencias y limitantes para su consolidación. El valor de la tonelada de carbono capturado en el mercado voluntario es aún muy bajo y los costos de registro y validación de los proyectos es muy elevado (Merger 2008). Asimismo, los proyectos requieren contar con la inversión inicial referente al establecimiento de las plantaciones. Sin embargo, los subsidios gubernamentales no son suficientes para desarrollar este tipo de proyectos de gran escala y los mecanismos crediticios del sistema bancario para este rubro son aún incipientes (Wu et al. 2011).

Conclusiones Generales

El establecimiento experimental de una amplia variedad de especies arbóreas nativas en áreas agropecuarias abandonadas puede brindar información valiosa para el diseño de intervenciones de rehabilitación efectivas y al menor costo posible. No obstante, el periodo de evaluación de las parcelas experimentales fue muy corto, por lo que los resultados de esta investigación deben ser tomados con cautela.

El establecimiento de plantaciones con especies arbóreas nativas en pastizales ganaderos abandonados demostró ser una práctica técnicamente viable. Todas las especies pioneras y la mayoría de las especies intermedias alcanzaron una supervivencia y crecimiento aceptables después de un año y medio de realizarse el trasplante. En cambio, todas las especies tardías y sólo algunas intermedias mostraron un pobre desempeño.

Los tratamientos seleccionados para los experimentos de esta investigación mostraron tener un efecto importante en el desempeño de plántulas transplantadas de diferentes especies de árboles nativos. En el primer experimento se demostró que diferencias en el historial de uso y en las propiedades del suelo entre dos pastizales abandonados pueden tener una gran influencia en la supervivencia y crecimiento de plántulas de algunas especies. Por otro lado, en el segundo experimento se evidenció la importancia que puede tener el deshierbe para mejorar el desempeño de plántulas transplantadas en pastizales abandonados. No obstante, se comprobó también

que el deshierbe puede administrarse a diferentes niveles de esfuerzo y costo, dependiendo de los grupos funcionales de especies presentes en la plantación.

Esta investigación muestra la posibilidad de alcanzar simultáneamente objetivos socioeconómicos y de conservación de la biodiversidad a través del establecimiento de plantaciones con especies de árboles nativos de diferente estatus sucesional en áreas agropecuarias abandonadas. Con estas plantaciones se podrían rehabilitar, en el corto plazo, ciertos atributos estructurales y funcionales de la selva madura, dando como resultado un “ecosistema simplificado” que podría continuar con una trayectoria conducente hacia la restauración del ecosistema original en el largo plazo.

Nuestros resultados pueden servir para reorientar las políticas de reforestación hacia la incorporación de una mayor diversidad de especies de diferentes grupos funcionales. Para ello, se requiere un esfuerzo conjunto y articulado por parte de las instituciones de gobierno, los grupos campesinos, el sector académico, las ONG's y las empresas privadas, con el objetivo común de desarrollar una estrategia de largo plazo que permita dar un mayor valor agregado a las acciones de restauración y conservación de los bosques. En este sentido, instrumentos legales que fomentan procesos de certificación ambiental en el sector industrial vienen demostrando ser una alternativa viable para el financiamiento de acciones de rehabilitación y restauración ecológica en regiones tropicales.

Recomendaciones

Una adecuada selección de especies puede asegurar en poco tiempo una alta supervivencia de plántulas y el recubrimiento del suelo por los árboles plantados, lo cual contribuye a revertir las condiciones de degradación, así como a la optimización de los recursos humanos y económicos en el establecimiento de plantaciones. En este sentido, en pastizales ganaderos abandonados puede ser recomendable plantar sólo especies pioneras e intermedias a una alta densidad, especialmente cuando existan relictos de vegetación madura cercanos que puedan servir como fuente de propágulos de otras especies intermedias y tardías no plantadas.

La ausencia de regeneración natural de especies tardías en las áreas intervenidas podría ocasionar el retorno de las condiciones de degradación después de finalizado el ciclo de vida de las especies pioneras e intermedias. Por ello, dada la importancia de las especies tardías tanto para el funcionamiento ecológico como la provisión de bienes y servicios ecosistémicos a largo plazo, se necesitaría procurar su reclutamiento en caso de que éste no suceda por mecanismos naturales. La siembra directa de semillas de estas especies debajo del dosel de plantaciones de rehabilitación puede ser una alternativa efectiva y de bajo costo para el enriquecimiento de dichas áreas.

Buscando integrar la información del desempeño de las plántulas con las estimaciones de costos, en esta investigación se desarrolló un índice para

calcular el riesgo que implicaría plantar una determinada especie (o grupo funcional) en un pastizal abandonado. El cálculo de este índice para una mayor cantidad de especies y en un rango más amplio de condiciones de campo, puede ser de utilidad para establecer plantaciones con especies seleccionadas de acuerdo a las características y el nivel de degradación de cada sitio que se desea rehabilitar o restaurar. Debido a que el cálculo de este índice no reviste mayor complejidad, es probable que este pueda ser utilizado o adaptado en una amplia variedad de ecosistemas forestales.

Debido a restricciones de tiempo, en esta investigación se evaluó la supervivencia y crecimiento de plántulas durante los primeros 18 meses después del trasplante. El monitoreo de las parcelas experimentales por periodos más largos de tiempo puede revelar otros aspectos relevantes del proceso de rehabilitación y restauración forestal. Dicho proceso puede hacerse evidente a través de cuantificar la disminución de la biomasa de los pastos y otras especies invasoras, la recuperación de las propiedades del suelo, la captura de carbono atmosférico, o la repoblación espontánea de otras especies leñosas no plantadas, como producto de las nuevas condiciones ambientales debajo del dosel de las plantaciones.

Literatura citada

- Aguilar Argüello VH. 2007. Almacenamiento de carbono en sistemas de pasturas en monocultivo y silvopastoriles, en dos comunidades de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Estado de México. 89 p.
- Aronson J, Floret C, Le Floc'h E, Ovalle C, Pontanier R. 1993a. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems. I. A view from the South. *Restoration Ecology* 1: 8-17.
- Aronson J, Floret C, Le Floc'h E, Ovalle C, Pontanier R. 1993b. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems. II. Case studies in Chile, Tunisia and Cameroon. *Restoration Ecology* 1: 168-187.
- Aronson J, Milton SJ, Blignaut JN. 2006. Conceiving the science, business and practice of restoring natural capital. *Ecological Restoration* 22: 22–24.
- Aronson J, Renison D, Rangel-Ch JO, Levy-Tacher S, Ovalle C, Del Pozo A. 2007. Restauración del capital natural: sin reservas no hay servicios. *Ecosistemas* 16: 15–24.
- Baraloto C, Forget PM, Goldberg DE. 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* 93: 1156–1166.
- Baraloto C, Marcon E, Morneau F, Pavoine S, Roggy JC. 2010. Integrating functional diversity into tropical forest plantation designs to study ecosystem processes. *Annals of Forest Science* 67: 1–10.
- Brown S, Lugo AE. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2: 97–111.
- Budowski G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional process. *Turrialba* 15: 40–43.
- Cabin RJ, Weller SG, Lorence DH, Cordell S, Hadway LJ, Montgomery R, Goo D, Urakami A. 2002. Effects of light, alien grass, and native species additions on Hawaiian dry forest restoration. *Ecological Applications* 12: 1595–1610.
- Calmon M, Brancalion PHS, Paese A, Aronson J, Castro P, Costa da Silva S, Rodrigues RR. 2011. Emerging threats and opportunities for biodiversity

- conservation and ecological restoration in the Atlantic Forest of Brazil. *Restoration Ecology* 19: 154–158.
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, Srivastava DS, Loreau M, Weis JJ. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 18123–18128.
- Carpenter FL, Nichols JD, Sandi E. 2004. Early growth of native and exotic trees planted on degraded tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 196: 367–378.
- Celis G, Jose S. 2011. Restoring abandoned pasture land with native tree species in Costa Rica: effects of exotic grass competition and light. *Forest Ecology and Management* 261: 1598–1604.
- Chazdon RL. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458–1460.
- Clements FE. 1916. *Plant succession*. Carnegie Inst. Washington Pub. 242. 512 p.
- Cole RJ, Holl KD, Keene CL, Zahawi RA. 2011. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 261: 1590–1597.
- Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). 2011. Costos de referencia para reforestación o restauración y su mantenimiento para compensación ambiental por cambio de uso de suelo en terrenos forestales y la metodología para su estimación. *Diario oficial de la Federación*, 25 de febrero de 2011 (tercera sección).
- Connell JH, Slatyer RO. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119–1144.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege HT, Morgan HD, Van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Craven, D, Hall JS, Verjans JM. 2009. Impacts of herbicide application and mechanical cleanings on growth and mortality of two timber species in

- Saccharum spontaneum* grasslands of the Panama Canal Watershed. *Restoration Ecology* 17: 751–761.
- D'Antonio CM, Hughes RF, Mack M, Hitchcock D, Vitousek PM. 1998. The response of native species to removal of invasive exotic grasses in a seasonally dry Hawaiian woodland. *Journal of Vegetation Science* 9: 699–712.
- Denslow JS. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47–55.
- Denslow JS. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review in Ecology and Systematics* 18: 431–451.
- Florentine SK, Westbrooke ME. 2004. Evaluation of alternative approaches to rainforest restoration on abandoned pasturelands in tropical North Queensland, Australia. *Land Degradation & Development* 15: 1–13.
- García-Orth X, Martínez-Ramos M. 2011. Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) saplings in tropical pastures. *Restoration Ecology* 19: 24–34.
- Gitay H, Noble IR, Connell JH. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* 10: 641–650.
- Gourlet-Fleury S, Blanc L, Picard N, Sist P, Dick J, Nasi R, Swaine MD, Forni E. 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science* 62: 785–796.
- Guariguata M, Ostertag R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185–206.
- Haggar JP, Briscoe CB, Butterfield RP. 1998. Native species: a resource for the diversification of forestry production in the lowland humid tropics. *Forest Ecology and Management* 106: 195–203.
- Holl KD, Aide TM. 2011. When and where to actively restore ecosystems?. *Forest Ecology and Management* 261: 1558–1563.
- Holl KD. Restoration of tropical forests. En: Van Andel J, Aronson J. (Eds.). *Restoration Ecology: The New Frontier*. Blackwell Science, Oxford, UK. Second Edition. En prensa.
- Hooper DU. 1998. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology* 79: 704–719.

- Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Hooper E, Condit R, Legendre P. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12: 1626–1641.
- Hubbell SP. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166–172.
- Joly CA, Rodrigues RR, Metzger JP, Haddad CFB, Verdade LM, Oliveira MC, Bolzani VS. 2010. Biodiversity conservation research, training, and policy in São Paulo. *Science* 328: 1358–1359.
- Keenan R, Lamb D, Parrota J, Kikkawa J. 1999. Ecosystem management in tropical timber plantations: satisfying economic, conservation and social objectives. *Journal of Sustainable Forestry* 9: 117–134.
- Kelty MJ. 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management* 233: 195–204.
- Lamb D, Erskine PD, Parrota JA. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628–1632.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804–808.
- Martínez-Garza C, Howe HF. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40: 423–429.
- Merger E. 2008. Forestry carbon standards 2008: a comparison of the leading standards in the voluntary carbon market and the state of climate reforestation projects. *Carbon Positive* (<http://www.carbonpositive.net>).
- Park A, Van Breuguel M, Ashton MS, Wishnie M, Mariscal E, Deago J, Ibarra D, Cedeño N, Hall JS. 2010. Local and regional environmental variation influences the growth of tropical trees in selection trials in the Republic of Panama. *Forest Ecology and Management* 260: 12–21.

- Preiskorn GM, Pimenta D, Amazonas NT, Nave AG, Gandolfi S, Rodrigues RR, Belloto A, Cunha MCS. 2009. Metodologia de restauração para fins de aproveitamento econômico (reserva legal e áreas agrícolas). En: Rodrigues RR, Brancalion PHS, Isernhagen I. (Eds.). Pacto pela restauração da mata atlântica. Referencial dos conceitos e ações de restauração florestal. Pp. 162–179.
- Ramírez-Marcial N. 2003. Survival and growth of tree seedlings in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forests. *Journal of Vegetation Science* 14: 881–890.
- Rey Benayas JM, Newton AC, Diaz A, Bullock JM. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325: 1121–1124.
- Rodrigues RR, Brancalion PHS, Isernhagen I (Eds.). 2009. Pacto pela restauração da mata atlântica. Referencial dos conceitos e ações de restauração florestal. Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Universidade de São Paulo. 259 p.
- Román Dañobeytia FJ. 2006. Establecimiento de seis árboles nativos en un pastizal degradado en la selva lacandona (Chiapas, México). Tesis de Maestría. ECOSUR. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. 59 p.
- Román-Dañobeytia FJ, Levy-Tacher SI, Aguirre-Rivera JR, Sánchez-González A. 2011. Árboles de la Selva Lacandona útiles para la restauración ecológica. Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). Zapopan, Jalisco. 89 p.
- Russo SE, Brown P, Tan S, Davies SJ. 2008. Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. *Journal of Ecology* 96: 192–203.
- Sansevero JBB, Prieto PV, de Moraes LFD, Rodrigues PJFP. 2011. Natural regeneration in plantations of native trees in Lowland Brazilian Atlantic Forest: community structure, diversity, and dispersal syndromes. *Restoration Ecology* 19: 379–389.
- Siddique I, Engel VL, Parrota JA, Lamb D, Nardoto GB, Ometto JPHB, Martinelli LA, Schmidt S. 2008. Dominance of legume trees alters nutrient relations in mixed species forest restoration plantings within seven years. *Biogeochemistry* 88: 89–101.

- Slocum MG, Aide TM, Zimmerman JK, Navarro L. 2006. A strategy for restoration of montane forest in anthropogenic fern thickets in the Dominican Republic. *Restoration Ecology* 14: 526–536.
- Souza RP, Valio I. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tree species differing in successional status. *Biotropica* 33: 447–457.
- Thaxton JM, Cordell S, Cabin RJ, Sandquist DR. Non-native grass removal and shade increase soil moisture and seedling performance during Hawaiian dry forest restoration. *Restoration Ecology* (en prensa, doi: 10.1111/j.1526-100X.2011.00793.x).
- Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536–538.
- Wright SJ. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1–14.
- Wu T, Kim Y-S, Hurteau MD. 2011. Investing in natural capital: using economic incentives to overcome barriers to forest restoration. *Restoration Ecology* 19: 441–445.
- Wydhayagarn C, Elliott S, Wangpakapattanawong P. 2009. Bird communities and seedling recruitment in restoring seasonally dry forest using the framework species method in Northern Thailand. *New Forests* 38: 81–97.