



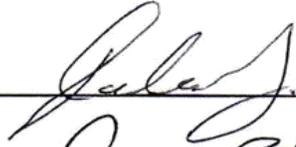
EVALUACIÓN DEL ÉXITO DE ESTRATEGIAS DE RESTAURACIÓN
ACTIVA Y PASIVA DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA

TESIS QUE PRESENTA **Alma Lucrecia Trujillo Miranda**
PARA OBTENER EL GRADO DE **Maestra en Ciencias**

Xalapa, Veracruz, México 2017

Aprobación final del documento de tesis de grado:

“EVALUACIÓN DEL ÉXITO DE ESTRATEGIAS DE RESTAURACIÓN ACTIVA Y PASIVA DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA”

	Nombre	Firma
Directora	Dra. Mariana Tarin Toledo Aceves	
Comité Tutorial		
	Dra. Fabiola López Barrera	
	Dra. Patricia Gerez Fernández	
Jurado		
Presidenta	Dra. Martha Bonilla Moheno	
Vocal Externo titular	Dr. Rakan A. Zahawi	<p>Sello digital del voto aprobatorio: <<q(o;éVÓa+j2OJuBRT3[Gn1ÑWávNÚcUñb7s.iú),rd]FkiFxÓ Mli6XE6ÑÓM XíÉÑFF]MyÑXÓ.WóMMj9ÓFió6Ñt.MWEFMÜHÑd]MWEME 1dXÓdEDÑÓ1MWEMXE1dÓIXÓ6Ñt.MÓ6dÑ9ÓMOMsÓ1Ñ9 ÓMWEFM3]1]iEMxE1tGÑF]MWEMx].dÓ4ÓMBX0MáÓTÓ.Mi 0MMeÓJÓwÑMM¿EWMiiDMÁ;MC2S+ÁS;+MÁC+2S?¿tZPC6 AEYLÁ49iKpóHQwmM8üD0gelfxÉhÜz lyX5->> Fecha y hora de emisión del voto: Wed Aug 23 07:12:31 2017. Usted puede verificar la validez del sello digital en https://inecol- posgrado.shinyapps.io/VERIF/VERIF.Rmd</p>
Vocal INECOL suplente	Dra. María Luisa Martínez Vázquez	
Vocal externo suplente	Dra. Rosa Amelia Pedraza Pérez	

Agradecimientos

A CONACYT, por otorgarme la beca para estudiar la maestría (No de apoyo: 416522) y una beca mixta para realizar una estancia en la estación biológica Las Cruces, Costa Rica. Sin estos apoyos difícilmente muchos mexicanos podríamos continuar nuestra preparación académica, muchas gracias.

A INECOL, gracias por darme la oportunidad de seguirme desarrollando académicamente en este instituto y otorgarme la beca de movilidad para tomar un curso en Mérida.

A mi directora de tesis, Dra. Tarin Toledo Aceves, gracias por tu confianza, apoyarme y guiarme desde el primer día en el desarrollo de este proyecto, en mi desarrollo profesional y personal. Gracias por tu calidad humana y como científica.

A Ricardo Romero, Victorino (Jonas) Tepatlan y Raúl Bandín, gracias por permitirme aprender y disfrutar del maravilloso bosque de niebla de la cooperativa “Las Cañadas”. Gracias por su confianza, amistad, abrirme la puerta de su casa y enseñarme que es posible una vida sostenible.

A mi comité tutorial, Dra. Fabiola López Barrera y Dra. Patricia Gerez Fernández, gracias por guiar este proyecto de tesis, por sus comentarios y sugerencias constructivas y entusiastas que mejoraron y enriquecieron este proyecto.

Al Dr. Rakan A. Zahawi (Zak), gracias por darme la oportunidad de hacer una estancia contigo, aprender de ti y del proyecto de restauración “Islas” y por apoyarme con los gastos de la estancia en Costa Rica. Gracias por la revisión y valiosos comentarios para la mejora de esta tesis.

A la Dra. Martha Bonilla Moheno, Dra. María Luisa Martínez Vázquez y Rosa Amelia Pedraza Pérez, gracias por su valiosa revisión a esta tesis, por sus comentarios constructivos y propositivos que ayudaron a mejorar este trabajo.

A Rafael López, Filiberto Suarez, Eliseo y Catalino López, gracias por ayudarme en campo y por compartir su conocimiento de las especies y el bosque conmigo. Su ayuda fue esencial para este proyecto.

A las personas que me ayudaron de diversas maneras a la realización de esta tesis, gracias: Biól. Claudia Gallardo y Biól. María de Jesús Peralta por su apoyo en campo e identificación de especies. Dr. Francisco Lorea, M. C. Juan Antonio, Dr. Miguel de Jesús Chazaro, Biól. Luis Ángel Rosales, M. C. Eurídice Tinoco, Dra. Susana Valencia, Biól. Jorge Rojas, Biól. Ricardo de Santiago, M. C. Ramiro Cruz, por su ayuda en la identificación de especies. M. C. Víctor Vásquez y M. C. Lenin Ríos por su ayuda en campo. Dr. Roger Guevara, Dr. Miguel García y Vinicio Sosa por su asesoría estadística. Fís. Rosario Langrave por su ayuda en la elaboración mapas para realizar el muestreo.

A Abraham Tame, gracias por tu amor y alentarme con tu apoyo, ánimos y confianza. Gracias por las alas que tiene este amor.

A mi familia, Mariana Miranda, Armando Trujillo, Mariana Trujillo y Armando Trujillo, por su amor, apoyo y por entusiasmarse junto conmigo.

A mis amigos, Diana Vergara, Julia Cuellar, Jocelyn Duran, Esmeralda Rivera, Laura Aguirre, Mariana Sánchez, Manuel Cárdenas e Israel Flores por compartir conmigo su cariño, entusiasmo, apoyo y confianza durante este camino.

Dedicatoria

*A los miembros de la cooperativa “Las Cañadas”
quienes día a día transitan el camino de una vida sostenible.*

DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por la Biól. Alma Lucrecia Trujillo Miranda como estudiante de la carrera de Maestro en Ciencias entre septiembre de 2015 y septiembre del 2017, bajo la supervisión de la Dra. Mariana Tarin Toledo Aceves.

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

Candidata: Biól. Alma Lucrecia Trujillo Miranda



Directora de tesis: Dra. Mariana Tarin Toledo Aceves



Índice

Lista de cuadros.....	7
Lista de figuras	7
Resumen	10
Introducción.....	11
Objetivo general	14
Objetivo particular.....	14
Hipótesis y Predicciones.....	14
Métodos	16
Área de estudio	16
Diseño de muestreo	18
Análisis de datos.....	21
Resultados.....	24
Estructura de la vegetación del estrato arbóreo	24
Diversidad y composición de especies del estrato arbóreo	26
Cobertura de plantas pioneras en el sotobosque.....	30
Estructura de la regeneración arbórea (plántulas y juveniles).....	30
Diversidad y composición de la regeneración arbórea (plántulas y juveniles)	32
Discusión	37
Recuperación de la estructura del bosque mesófilo de montaña.....	37
Recuperación de la diversidad y composición de especies de árboles adultos	40
Cobertura de especies pioneras en el sotobosque.....	42
Regeneración arbórea (plántulas y juveniles) como indicador de éxito de la restauración.....	43
Recomendaciones.....	48
Conclusiones.....	49
Literatura citada.....	50
Apéndices	63
Apéndice A.....	63
Apéndice B.....	64
Apéndice C.....	65
Apéndice D.....	66
Apéndice E.....	67
Apéndice F.....	68

Lista de cuadros

Cuadro 1. Características de las parcelas de muestreo (valores mínimos, máximos y promedio \pm 1EE) ubicadas en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México.....	20
Cuadro 2. Porcentaje de características estructurales en diferentes condiciones de restauración con respecto a los valores en el bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Árboles \geq 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura (DN).....	24
Cuadro 3. Comparación de la estructura de árboles en diferentes regiones en bosques tropicales de montaña. DN = diámetro a 1.3 m de altura.....	38

Lista de figuras

Figura 1. Las Cañadas, Veracruz, México. El polígono naranja delimita el área perteneciente a la cooperativa. A) Inicios de la restauración en 1995. Se puede notar el bosque remanente en la esquina superior izquierda. B) Recuperación de la cubierta forestal durante el proceso de restauración. Imagen tomada en el 2006. Imagen IKONOS, Elaborado por López- Barrera y Landgrave, 2008.....	16
Figura 2. Mapa de las condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Los puntos rojos representan las parcelas de muestreo (200 m ²). Coordenadas UTM.....	18
Figura 3. Diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. 1) bosque mesófilo de montaña conservado; 2) plantación mixta de especies nativas; 3) pasiva adyacente al bosque; y 4) pasiva no adyacente al bosque.....	19
Figura 4. Diagrama de la parcela de muestreo (200 m ²) para el registro de árboles adultos \geq 10 cm de diámetro a 1.30 m de altura y subparcelas (25 m ² y 6.25 m ²) para el registro de árboles juveniles ($>$ 1.5 m de altura y $<$ 10 cm de diámetro a 1.30 m de altura) y plántulas (\geq 0.3 m y \leq 1.5 m de altura).....	21

Figura 5. Efecto de diferentes estrategias de restauración sobre las características estructurales (promedio \pm 1EE) del bosque mesófilo de montaña en Las Cañadas, Veracruz, México. Letras distintas denotan diferencias en contrastes ($P \leq 0.05$). Las diferencias en cobertura del dosel están determinadas a partir de valores transformados con arcoseno. Árboles ≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura (DN).....25

Figura 6. Distribución de clases diamétricas de árboles adultos en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. DN= diámetro a 1.30 metros.....26

Figura 7. Comparación de la riqueza y diversidad de árboles adultos (≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) entre diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Los valores de 0D (riqueza) y 1D (exponencial del índice de Shannon) están dados a un 92% de cobertura de la muestra (método de interpolación y extrapolación). Existen diferencias cuando los intervalos de confianza al 95% no se sobrelapan.....27

Figura 8. Análisis de escalamiento multidimensional métrico basado en similitud Bray-Curtis para la composición de especies de árboles adultos (≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Las áreas sombreadas indican la variación entre promedios por Bootstrap.....28

Figura 9. Diagrama de rango abundancia de árboles adultos (≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México.....29

Figura 10. Cobertura (%) de plantas pioneras (promedio \pm 1EE) en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Letras distintas denotan diferencias en contrastes ($P \leq 0.05$).....30

Figura 11. Efecto de diferentes estrategias de restauración sobre la densidad (promedio \pm 1EE) de plántulas (≥ 0.3 m a 1.5 m de altura) y juveniles (> 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) de árboles del bosque mesófilo de montaña en Las Cañadas, Veracruz, México. Letras distintas denotan diferencias en contrastes ($P \leq 0.05$).....31

Figura 12. Densidad de plántulas (≥ 0.3 m a 1.5 m de altura) y juveniles (> 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) de árboles del género *Quercus* en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México.....32

Figura 13. Comparación de la riqueza y diversidad de plántulas (≥ 0.3 m a 1.5 m de altura) y juveniles (> 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) de árboles entre diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Los valores de 0D (riqueza) y 1D (exponencial del índice de Shannon) de plántulas y juveniles están dados a un 92% y 96% de cobertura de la muestra (método de interpolación y extrapolación) respectivamente. Existen diferencias cuando los intervalos de confianza al 95% no se sobrelapan.....33

Figura 14. Análisis de escalamiento multidimensional métrico basado en similitud Bray-Curtis para la composición de especies de la regeneración de árboles (plántulas ≥ 0.3 m a 1.5 m de altura y juveniles > 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Las áreas sombreadas indican la variación entre promedios por Bootstrap...34

Figura 15. Diagrama de rango abundancia de plántulas (≥ 0.3 m a 1.5 m de altura) de árboles en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México.....35

Figura 16. Diagrama de rango abundancia de árboles juveniles (>1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México.....36

Resumen

El Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) es un ecosistema prioritario para la conservación y restauración a nivel mundial, dada su excepcional diversidad, capacidad de proveer servicios ecosistémicos y reducida extensión. Una de las principales amenazas al BMM en el mundo es su conversión a potreros; sin embargo, cuando el uso ganadero es abandonado algunos propietarios permiten la regeneración natural (restauración pasiva) o establecen plantaciones (restauración activa). La evaluación de la recuperación de los atributos del ecosistema bajo diferentes estrategias de restauración es fundamental para entender los factores locales y de paisaje que determinan la recuperación de la estructura y función del BMM. En este estudio, se evaluaron diferentes estrategias de restauración después de 21 años de su implementación en el centro de Veracruz, México. Las condiciones estudiadas fueron una plantación mixta con especies nativas de BMM y dos áreas de restauración pasiva adyacente (0 a 430 m) y no adyacente (314 a 1,525 m) a un fragmento de BMM conservado, el cual fue el sistema de referencia. Los indicadores de éxito evaluados fueron: la estructura, diversidad y composición de árboles adultos, juveniles y plántulas; para ello en cada condición se establecieron ~15 parcelas de 200 m². Los resultados muestran que en comparación con la restauración pasiva, el establecimiento de la plantación mixta aceleró la recuperación de la estructura de la vegetación (mayor área basal, diámetro, altura y cobertura del dosel). Si bien, la restauración activa y pasiva no difirió en los valores de riqueza y diversidad, la plantación mixta y la condición con restauración pasiva adyacente al bosque tuvieron mayor similitud en la composición de especies con el bosque de referencia que la condición pasiva no adyacente a éste. Se encontró baja densidad de plántulas y juveniles en todas las condiciones de restauración (0.39 plántulas/m², 0.23 juveniles/m²), lo cual podría deberse a factores que operan a nivel del sitio como la elevada cobertura de plantas pioneras en el sotobosque, lo que sugiere que se requieren nuevas intervenciones para fomentar la regeneración arbórea. Si bien, la plantación no catalizó una mayor densidad de plántulas y juveniles, si contribuyó al establecimiento temprano de un mayor número de individuos del género *Quercus*. Los resultados muestran que la restauración pasiva y activa pueden complementarse como estrategias de recuperación de BMM a escala del paisaje.

Introducción

Debido a la pérdida, fragmentación y alta degradación de los bosques tropicales su restauración es uno de los retos más grandes que enfrenta la humanidad (Lamb et al. 2005). Uno de los ecosistemas tropicales prioritarios para la conservación y restauración a nivel mundial es el Bosque Mesófilo de Montaña (BMM), dada su excepcional diversidad, capacidad de proveer servicios ecosistémicos, reducida extensión y amenazas que enfrenta (Hamilton, 1995; Toledo-Aceves et al. 2011). Se estima que anualmente se pierde ~1.1% de cobertura mundial de BMM (Scatena et al. 2010), principalmente por cambio de uso de suelo para ganadería y agricultura (Aide et al. 2010). Como resultado de estos procesos en México se calcula que sólo el 28% de la cobertura original de BMM se mantenía en 2002 (Challenger y Dirzo 2009). Ante este escenario, el diseño de estrategias para la restauración del BMM es de gran relevancia.

La restauración ecológica tiene el propósito de recuperar la estructura y funcionalidad de los ecosistemas que han sido degradados, dañados o destruidos (SER, 2004). Para lograrlo se han identificado dos tipos de estrategias generales: (1) la restauración pasiva, que implica la eliminación de los factores de disturbio y permitir que la regeneración natural ocurra, y (2) la restauración activa, que además de suprimir la fuente de disturbio, consiste en la implementación de estrategias para acelerar y superar las barreras que limitan la recuperación (Holl y Aide, 2011). Las tasas de recuperación por medio de la restauración pasiva son altamente variables y en algunos casos no tiene éxito (Holl, 2007; Aide et al. 2010). Se ha reportado que en bosques tropicales húmedos el tiempo de recuperación a partir de la regeneración natural puede llevar décadas para la estructura (Kappelle et al. 1996; Aide et al. 2000; Rüger et al. 2010; Muñiz-Castro et al. 2012), riqueza y diversidad (Letcher y Chazdon, 2009; Muñiz-Castro et al. 2012), y puede requerir siglos o no lograrse la composición de especies similar a la de los bosques maduros (Guariguata y Ostertag, 2001; Chazdon, 2003). La recuperación de los ecosistemas tropicales depende de múltiples factores que incluyen el tipo de uso e intensidad de manejo previo de la tierra, el tipo de paisaje circundante y la resiliencia del ecosistema (Guariguata y Ostertag, 2001; Chazdon, 2003; Montagnini, 2008; Aide et al. 2010; Holl y Aide, 2011; Norden et al. 2015). Particularmente, se ha reportado que los factores que limitan la regeneración de los bosques tropicales de montaña después de su conversión a potreros son, la ocurrencia de fuego (Grau et al. 2010), la competencia con especies pioneras (p. ej. pastos y helechos; Ortega-Pieck et

al. 2011), el desacoplamiento de las interacciones (p. ej. alta herbivoría y falta de micorrizas; Aide et al. 2010), microhábitat desfavorable (p.ej. alta radiación, baja fertilidad, compactación y erosión del suelo; Holl et al. 2000; Pedraza y Williams-Linera, 2003), ausencia de dispersores de semillas y la lejanía a fuentes de propágulos (Holl, 1999). En especial, se ha reportado una baja recuperación conforme aumenta la distancia a los bosques maduros (Holl, 1999; Muñoz-Castro et al. 2006). La dispersión de semillas es esencial para la sucesión en potreros abandonados, ya que el banco de semillas en estos sitios puede ser escaso o ser conformado principalmente por especies pioneras (Williams-Linera et al. 2016) y/o especies no nativas (malezas y gramíneas; López-Toledo y Martínez-Ramos, 2011); por otro lado, las semillas de las especies características de los bosques maduros no forman bancos de semillas de largo tiempo (Williams-Linera, 1993) y su dispersión decrece con la distancia al borde del bosque (Aide y Cavelier, 1994; Cubiña y Aide, 2001).

Una alternativa para acelerar la regeneración y superar las barreras mencionadas anteriormente, es la restauración activa por medio de la siembra de plantaciones mixtas (Parrota et al. 1997; Holl et al. 2000; Bremer y Farley, 2010; Williams-Linera et al. 2010). Se ha documentado que las plantaciones ayudan a mejorar las condiciones del suelo, aumentando el contenido de nutrientes, materia orgánica y protegiéndolo de la erosión (Parrotta, 1992; Ruiz-Jaen y Aide, 2005a; Montagnini, 2008). Además, las plantaciones pueden ayudar a asegurar el desarrollo de un dosel que inhibe el estrato herbáceo y mejora las condiciones del microhábitat para el establecimiento de una mayor diversidad de la vegetación leñosa, incluyendo especies de estados sucesionales más avanzados (Shono et al. 2006; Butler et al. 2008; Zahawi et al. 2013; Wilson y Rhemtulla, 2016). Los árboles establecidos pueden también catalizar la recuperación ya que atraen a la fauna dispersora, funcionando como perchas y proveyéndola de alimento y refugio (Joseph y Wunderle, 1997; Orozco-Zamora y Montagnini, 2007).

Si bien cabe esperar una mayor eficacia en la recuperación del sistema deseado a partir de la restauración activa en comparación con la pasiva, la primera requiere una mayor inversión en costos y tiempo (Holl y Aide, 2011). Además, algunos estudios reportan que las plantaciones no necesariamente dan lugar a una mayor recuperación (Murcia, 1997; Meli et al. 2017), y que la restauración pasiva puede lograr recuperar funciones y especies por medio de bancos y lluvias de semillas (Guariguata y Ostertag, 2001). Esto se debe a que la regeneración del bosque por medio

de plantaciones depende de las características de la plantación (p. ej. la identidad y el número de especies sembradas y el manejo de la plantación; Zanne y Chapman, 2001; Kanowski et al. 2003; Bremer y Farley, 2010; Thijs et al. 2014), que en ocasiones pueden no ser las adecuadas, presentando alta mortalidad de las especies sembradas, ralentizando o cambiando la trayectoria sucesional deseada (Holl y Aide, 2011).

La mayoría de las comparaciones entre la restauración activa y pasiva se han hecho en sitios menores a cinco años (Holl, 2002), lo cual no permite conocer qué estrategia es más efectiva a largo plazo o si nuevas intervenciones serán necesarias en las próximas décadas (Holl y Aide, 2011). Además, existen pocos estudios que hayan comparado la restauración activa y la restauración pasiva en el mismo sistema (Meli et al. 2017) y que evalúen el éxito de estas estrategias en relación a un ecosistema de referencia positivo (Ruiz-Jaen y Aide, 2005a; Wortley et al. 2013; Holl et al. 2017). Para evaluar el éxito de diferentes estrategias de restauración, es necesario que tanto las estrategias de restauración a evaluar, así como el ecosistema de referencia estén dentro de la misma zona, compartiendo condiciones ambientales (Ruiz-Jaen y Aide, 2005a) e históricas similares. El usar un sistema de referencia al hacer las comparaciones nos permite saber si se está siguiendo la trayectoria deseada en los atributos del ecosistema que se desean recuperar (SER, 2004). Por otro lado, aunque existen esfuerzos de restauración a gran escala, estos han recibido poca atención por parte de los ecólogos, ya que generalmente las evaluaciones se realizan en áreas experimentales de restauración pequeñas (Holl et al. 2003). Una oportunidad para evaluar la restauración activa y pasiva en un mismo sistema son las iniciativas de restauración llevadas a cabo por los propietarios; si bien, estas iniciativas presentan desventajas como la falta de caracterización inicial del sistema, un diseño experimental y monitoreo adecuado, pueden permitir hacer comparaciones a largo plazo y representan un ejemplo de las estrategias de restauración llevadas a la práctica a gran escala.

Para evaluar el éxito de la restauración se pueden utilizar indicadores de la estructura de la vegetación, diversidad y procesos ecológicos ya que reflejan la capacidad de regeneración y de automantenimiento de los ecosistemas restaurados (Ruiz-Jaen y Aide, 2005b). Variables estructurales como la cobertura del dosel, área basal, altura y densidad de árboles están relacionadas positivamente con la recuperación de servicios ecosistémicos, como el secuestro de carbono, control de la erosión y provisión de hábitat para la fauna (Ruiz-Jaen y Aide, 2005b;

Suganuma y Durigan, 2015). La diversidad y composición de especies son indicadores del estado sucesional, los mecanismos de dispersión y la resiliencia del ecosistema (Wortley et al. 2013). Además, la densidad y composición de la regeneración arbórea (plántulas y juveniles) puede reflejar de manera indirecta los procesos ecológicos como la producción y dispersión de semillas, la germinación y el establecimiento de propágulos (Norden, 2014).

En este estudio, se evaluó la efectividad de dos estrategias de restauración en un mismo sistema, en BMM secundario resultado de iniciativas de restauración activa (plantación mixta con especies nativas) y pasiva (adyacente y no adyacente al bosque conservado) después de 21 años de haber sido establecidas en potreros abandonados, en relación con un bosque conservado como sistema de referencia. Para ello se comparó la estructura, diversidad y composición de árboles adultos y de la regeneración (plántulas y juveniles). Las preguntas que se plantearon fueron: ¿La restauración activa ha sido más efectiva que la restauración pasiva para recuperar la estructura del bosque, diversidad y composición de árboles adultos, juveniles y plántulas? ¿La distancia al bosque de referencia afecta la efectividad de la restauración pasiva?

Objetivo general

Evaluar el éxito de estrategias de restauración activa y pasiva de bosque mesófilo de montaña después de 21 años en potreros abandonados en Huatusco, Veracruz, México.

Objetivo particular

Evaluar la similitud en la estructura, diversidad y composición arbórea (adultos, juveniles y plántulas) en bosque mesófilo de montaña secundario resultado de restauración activa con plantación mixta de especies nativas y restauración pasiva (adyacente y no adyacente al bosque conservado), en relación a un bosque conservado (sistema de referencia).

Hipótesis

La presencia de árboles, al aumentar el contenido de nutrientes en el suelo, mejorar las condiciones microclimáticas, disminuir la cobertura de pastos y atraer a la fauna dispersora de semillas, favorece el establecimiento de la vegetación arbórea.

Predicciones

En la restauración activa (plantación mixta) los valores en las características estructurales (área basal, diámetro, altura, densidad y cobertura del dosel) de árboles (adultos, juveniles y plántulas) serán mayores que en la restauración pasiva (adyacente y no adyacente al bosque).

En la restauración activa (plantación mixta) se encontrarán mayor riqueza y diversidad de árboles (adultos, juveniles y plántulas) que en la restauración pasiva (adyacente y no adyacente al bosque).

La restauración activa (plantación mixta) tendrá mayor similitud en la composición de especies arbóreas (adultos, juveniles y plántulas) con el bosque de referencia que la restauración pasiva (adyacente y no adyacente al bosque).

Hipótesis

La distancia a los fragmentos de bosque influye en la llegada de propágulos de la vegetación arbórea y por lo tanto en la estructura y composición de especies de bosques secundarios en potreros abandonados.

Predicciones

En la condición con restauración pasiva adyacente al bosque se presentarán mayores valores en las características estructurales (área basal, diámetro, altura, densidad y cobertura del dosel) de árboles (adultos, juveniles y plántulas) que en la condición con restauración pasiva no adyacente al bosque.

En la condición con restauración pasiva adyacente al bosque habrá mayor riqueza y diversidad de árboles (adultos, juveniles y plántulas) que en la condición con restauración pasiva no adyacente al bosque.

La condición con restauración pasiva adyacente al bosque tendrá mayor similitud en la composición de especies arbóreas (adultos, juveniles y plántulas) con el bosque de referencia que la condición con restauración pasiva no adyacente al bosque.

Métodos

Área de estudio

El estudio fue llevado a cabo en un rancho privado en la Cooperativa “Las Cañadas” (19°11’23” N, 96°59’11” O; 1 300 a 1 500 m. s. n. m.), en el municipio de Huatusco de Chicuellar, en el centro de Veracruz, México. La temperatura media anual es de 19.1°C y la precipitación media de 2,100 mm (Geissert y Ibáñez, 2008). La vegetación original de la zona de estudio es BMM (Williams-Linera y López-Gómez, 2008). El tipo de suelo es andosol úmbrico (Geissert y Ibáñez, 2008). Las Cañadas está inmersa en la microcuenca del río Citlalapa, donde existen pastizales inducidos (32%), cafetales (26%), bosques maduros y secundarios (26%), cultivos (10%), áreas urbanas (4%) y parcelas de descanso (3%; Flores, 2011).

Las Cañadas tiene un área total de 306.74 ha, de las cuales 30 ha corresponden a un fragmento de BMM conservado (**bosque**) rodeado de BMM secundario. En el bosque se han registrado 53 especies de árboles, 37 especies de bromelias y orquídeas, 33 especies de helechos, 34 especies de mamíferos, 32 especies de aves y 27 especies de anfibios y reptiles (Gallina et al. 2008; García y Toledo, 2008; González-Romero y Murrieta-Galindo, 2008; Mehlreter, 2008; Sosa et al. 2008; Tejeda-Cruz y Gordon, 2008; Williams-Linera y López-Gómez, 2008).

En 1950 se deforestaron 270.34 ha para uso ganadero (~0.66 vacas/ha). Durante el uso ganadero se introdujeron los pastos *Brachiaria* sp. y *Cynodon* sp., se realizaron chapeos y utilizaron herbicidas. En 1995 se excluyó el ganado y se realizaron las siguientes intervenciones (Fig. 1 y Fig. 2):

- **Restauración activa (plantación mixta)**: Una superficie de 36.56 ha fue sembrada con 39,256 árboles de especies nativas de BMM: *Fraxinus uhdei* (Oleaceae; 10,000 individuos), *Juglans pyriformis* (Juglandaceae; 5,000 individuos), *Liquidambar styraciflua* (Hamamelidaceae; 3,256 individuos), *Platanus mexicana* (Platanaceae; 1,000 individuos), *Quercus sapotifolia* y *Quercus* spp (Fagaceae; 20,000 individuos). Todas las especies se adquirieron en viveros cercanos y tenían una altura aproximada de 1 a 1.5 m al momento de la siembra. Se hizo un chapeo antes de la siembra y dos años después de esta para disminuir la competencia con pastos. Después de estas dos acciones, no ha habido actividades posteriores de mantenimiento. Todas las especies se

sembraron de manera combinada y con frecuencia aleatoria con excepción de la especie *Platanus mexicana* que fue sembrada a orillas del río, ya que de manera natural forma parte de la vegetación riparia (Benítez et al. 2004). Esta condición se encuentra a una distancia mínima de ~73 m y máxima de ~1,316 m al borde del BMM conservado.

- **Restauración pasiva:** Este tipo de restauración se llevó a cabo en dos zonas donde únicamente se excluyó el ganado. La primera zona (**pasiva adyacente al bosque**) tiene una superficie de 14 ha, se encuentra adyacente al fragmento de BMM conservado y su distancia máxima al borde de este es de ~430 m. La segunda zona (**pasiva no adyacente al bosque**) tiene una superficie de 61.49 ha y se encuentra a una distancia mínima de ~314 m y máxima de ~1,525 m al borde del fragmento de BMM conservado.

Si bien existen dentro de Las Cañadas áreas dedicadas a otros usos (p. ej. hortaliza, viviendas y ganadero) solamente se describen aquí las áreas forestales, donde se llevó a cabo el estudio.

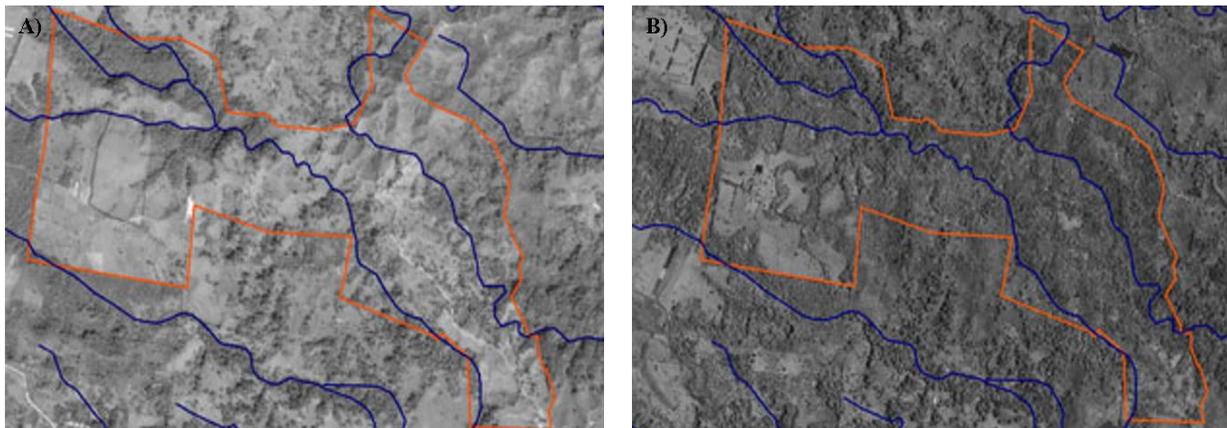


Figura 1. Las Cañadas, Veracruz, México. El polígono naranja delimita el área perteneciente a la cooperativa. A) Inicios de la restauración en 1995. Se puede notar el bosque remanente en la esquina superior izquierda. B) Recuperación de la cubierta forestal durante el proceso de restauración. Imagen tomada en el 2006. Imagen IKONOS, Elaborado por López- Barrera y Landgrave, 2008.

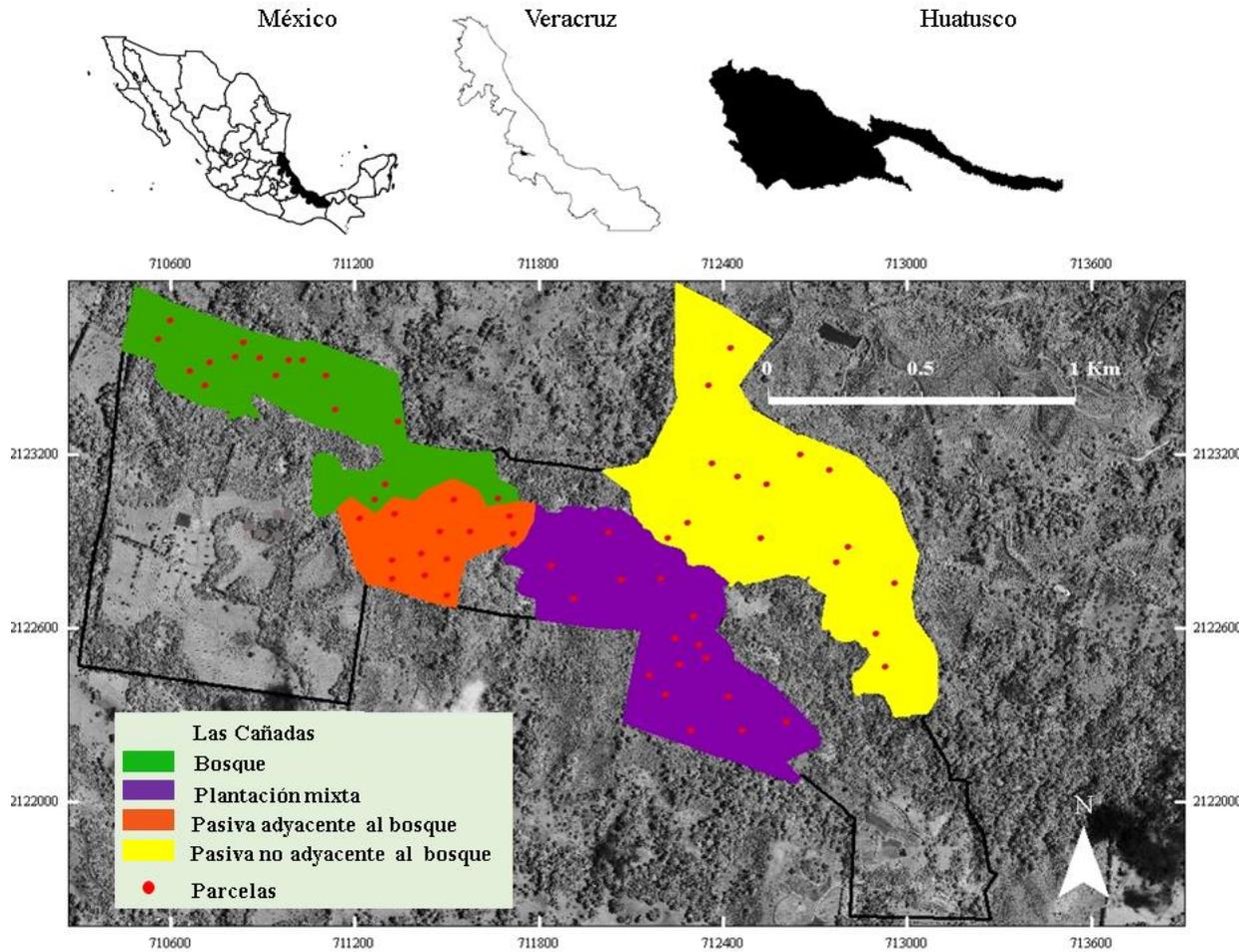


Figura 2. Mapa de las condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Los puntos rojos representan las parcelas de muestreo (200 m²). Coordenadas UTM.

Diseño de muestreo

Las cuatro condiciones que se evaluaron son: (1) BMM conservado como ecosistema de referencia (bosque); (2) zona de restauración activa por medio de plantación mixta de especies nativas (plantación mixta); (3) zona con restauración pasiva adyacente al BMM conservado (pasiva adyacente al bosque); y (4) zona con restauración pasiva no adyacente al BMM conservado (pasiva no adyacente al bosque; Fig. 2 y Fig. 3).



Figura 3. Diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. 1) bosque mesófilo de montaña conservado; 2) plantación mixta de especies nativas; 3) pasiva adyacente al bosque; y 4) pasiva no adyacente al bosque.

Para evaluar la estructura, diversidad y composición arbórea, entre marzo y mayo de 2016 se establecieron parcelas de 10×20 m (200 m^2) en las cuatro condiciones (Cuadro 1). El número de parcelas se decidió en base a la superficie de cada condición y para tener una buena representatividad de la variación de las condiciones. Sin embargo, debido a restricciones en el tiempo requerido para realizar el muestreo el número de parcelas establecidas en cada condición fue diferente. Las parcelas se seleccionaron aleatoriamente, para ello en un mapa cada condición se subdividió en rectángulos de 200 m^2 a los cuales se les asignó un número y se seleccionaron al azar. Para que las parcelas fueran independientes y tratar de representar la variación espacial de cada condición las parcelas tuvieron una distancia mínima de 50 m entre ellas (Manson et al. 2008), y se descartaron aquellas parcelas que se encontraban a menos de 30 m del borde. Una vez en campo se localizaron las parcelas con un GPS. Se calculó la distancia en metros del centro de cada parcela al borde más cercano de bosque con el programa ArcMap (v.10.2.2). Para caracterizar las condiciones al inicio de cada parcela se registraron la pendiente y altitud.

Cuadro 1. Características de las parcelas de muestreo (valores mínimos, máximos y promedio \pm 1EE) ubicadas en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México.

Condición	No. Parcelas	Distancia al borde del Bosque (m)	Pendiente (°)	Altitud (m)
Bosque	17	---	0-75 (55 \pm 5.73)	1,377-1,474 (1,425.6 \pm 7.49)
Plantación mixta	16	241-1,575 (735.4 \pm 82.2)	0-73 (39.56 \pm 5.30)	1,314-1,383 (1,348 \pm 4.38)
Pasiva adyacente al bosque	13	39-338 (146.8 \pm 26.6)	3-70 (43.23 \pm 7.25)	1,343-1,433 (1,396 \pm 6.67)
Pasiva no adyacente al bosque	15	505-1,326 (907.5 \pm 66.5)	9-70 (51.07 \pm 3.86)	1,324-1413 (1,363.3 \pm 6.53)

En cada parcela de 200 m² (Fig. 4) se determinaron la especie y el diámetro a 1.30 m de altura (DN) de todos los árboles \geq 10 cm DN. Se calculó la altura de los tres árboles más altos en cada parcela con una estimación visual (da Silva et al. 2012). Además, se evaluó la cobertura del dosel al inicio, a la mitad y al final (0 m, 10 m y 20 m) de cada parcela con un densiómetro convexo. El registro de todos los árboles juveniles $>$ 1.5 m de altura y $<$ 10 cm DN se realizó en subparcelas de 5 \times 5 m (25 m²), establecidas en la esquina inferior izquierda y superior derecha de cada parcela de 200 m². El registro de plántulas \geq 0.3 m y \leq 1.5 m de altura se realizó en subparcelas de 2.5 \times 2.5 m (6.25 m²) establecidas dentro de las subparcelas de 25 m².

Para la identificación de las especies en campo se contó con el apoyo de un asistente local y una botánica especialista en vegetación arbórea de BMM. Se colectaron ejemplares de las especies que no pudieron ser identificadas en campo para su posterior identificación con ayuda de especialistas en las respectivas familias de plantas.

Para conocer la cobertura de plantas pioneras: trepadoras, pastos, *Piper*, *Selaginella* y *Pteridium*, en cada subparcela de 25 m² se registró la cobertura de cada uno de estos grupos usando las siguientes categorías: (1) 0% de cobertura, (2) 1-25%, (3) 26-50%, (4) 51-75%, y (5) 76-100%. El uso de categorías para la evaluación de la cobertura de arbustos y herbáceas permite obtener datos precisos en áreas extensas y requiere de menor inversión de tiempo y costos (Wikum y Shanholtzer, 1978).

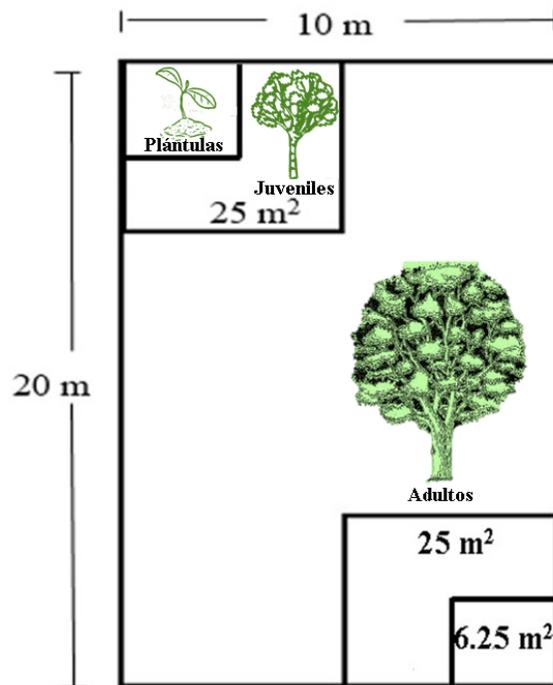


Figura 4. Diagrama de la parcela de muestreo (200 m²) para el registro de árboles adultos ≥ 10 cm de diámetro a 1.30 m de altura y subparcelas (25 m² y 6.25 m²) para el registro de árboles juveniles (> 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.30 m de altura) y plántulas (≥ 0.3 m y ≤ 1.5 m de altura).

Análisis de datos

Si bien los árboles adultos, juveniles y plántulas son todas fases en el ciclo de vida de los árboles, se analizaron y discutieron los resultados de forma independiente para poder profundizar en las respuestas de la comunidad arbórea dependiendo de la fase del ciclo de vida a las diferentes condiciones de restauración. A diferencia de los árboles adultos, la estructura y composición de las plántulas y juveniles reflejan procesos (producción y dispersión de semillas, la germinación y

el establecimiento de propágulos) más recientes en el tiempo, así como la influencia de factores del microambiente que han sido modificados por los árboles adultos.

Para evaluar las diferencias entre condiciones en las variables estructurales de altura, diámetro (DN) y cobertura del dosel, se utilizó un modelo lineal mixto (factor fijo: condición, factor aleatorio: parcela). Para cumplir con el supuesto de normalidad se transformó el porcentaje de la cobertura del dosel con arcoseno. Se analizó el área basal y la densidad de los árboles adultos (No. árboles/m²) con un modelo lineal generalizado, con distribución Gamma (función de liga inversa) y quasipoisson (función de liga Log), respectivamente. Para analizar las diferencias en la cobertura de plantas pioneras, se ocupó el valor medio de cada categoría. Los valores de los diferentes grupos de plantas (trepadoras, pastos, *Piper*, *Selaginella* y *Pteridium*) fueron sumados para obtener un valor total de cobertura por subparcela de 25 m², el cual se analizó con un modelo lineal generalizado mixto (factor fijo: condición, factor aleatorio: parcela) de distribución binomial (función de liga Logit). Para evaluar el efecto de las condiciones sobre la densidad de plántulas y juveniles se utilizó un modelo lineal generalizado mixto (factor fijo: condición, factor aleatorio: parcela) con distribución Poisson (función de liga Log). El análisis de la densidad de plántulas y juveniles se hizo considerando a todas las especies y posteriormente excluyendo a la especie *Palicourea padifolia*, para analizar la influencia de esta especie dominante en los resultados. Se utilizaron contrastes para evaluar las diferencias entre condiciones (Crawley, 2013). Todos los análisis se realizaron en el programa estadístico R (RStudio v.1.0.44).

Para conocer la completitud del muestreo de especies de los árboles adultos, juveniles y plántulas se calculó la cobertura de la muestra:

$$\hat{C}_n = \left(1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1) f_1}{(n-1) f_1 + 2 f_2} \right] \right) * 100$$

Donde n es la abundancia relativa de la muestra, f₁ y f₂ son el número de especies representadas por uno y dos individuos respectivamente. La cobertura de la muestra indica la proporción de la comunidad representada por las especies registradas, donde 100% indica un muestreo completo (Chao y Jost, 2012). Dado que la completitud del muestreo no fue igual entre condiciones y las comparaciones de la diversidad solo son ecológicamente validas a una misma completitud, se utilizó el método de interpolación y extrapolación (100 aleatorizaciones) para estimar la

diversidad de orden 0 (0D = riqueza) y la diversidad de orden 1 (1D = exponencial de la entropía Shannon) para hacer las comparaciones entre condiciones a una misma cobertura de la muestra (adultos: 92%, juveniles: 96% y plántulas: 92%). Para conocer las diferencias en 0D y 1D entre condiciones se utilizaron los intervalos de confianza al 95% (Chao et al. 2014). Se calcularon los valores con el programa iNEXT (Hsieh et al. 2016).

Para visualizar la similitud en la composición de especies de árboles adultos y de la regeneración (juveniles y plántulas) se utilizó un Análisis de Escalamiento Multidimensional Métrico (mMDS) basado en similitud de Bray-Curtis y Bootstrap para mostrar la variación entre promedios. Las gráficas fueron representadas usando dos dimensiones ya que el valor de stress fue de 0.13 para árboles adultos y de 0.1 para la regeneración, lo cual hace fiable la interpretación. Las diferencias entre condiciones se evaluaron con PERMANOVA de un factor (condición) para árboles adultos y con un modelo mixto (factor fijo: condición, factor aleatorio: parcela) para la regeneración. Los valores de probabilidad fueron ajustados con Bonferroni. El análisis fue realizado en el programa PRIMER (v.7.0.13; Anderson et al. 2008).

Se calculó el valor de importancia relativa de todas las especies de árboles adultos con la siguiente formula (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974):

$$\text{VIR (\%)} = \text{área basal relativa} + \text{densidad relativa} + \text{frecuencia relativa}$$

Dado que la formula da un total de 300% para cada condición, se ajustaron los valores con una regla de tres para que en total sumaran 100%. Además, para visualizar la dominancia y equidad de árboles adultos, juveniles y plántulas se realizaron diagramas de rango-abundancia (Magurran, 2004).

Resultados

Estructura de la vegetación del estrato arbóreo

Todas las características estructurales fueron mayores en el bosque que en las tres condiciones de restauración (densidad: $X^2= 25.47$, $g.l.= 3$, $P< 0.001$; área basal: $X^2= 103.02$, $g.l.= 3$, $P< 0.001$; diámetro: $F= 11.44$, $g.l.= 3$, $P< 0.001$; altura: $F= 17.39$, $g.l.= 3$, $P< 0.001$; cobertura del dosel: $F=27.23$, $g.l.= 3$, $P< 0.001$; Fig. 5, Apéndices A y B). La plantación mixta mostró valores más altos de área basal y altura que las condiciones con restauración pasiva. En relación al bosque, el área basal en la plantación mixta representaba el 44.4%, mientras que en la pasiva adyacente y no adyacente al bosque, representaba 28.1% y 26.7% respectivamente (Cuadro. 2). La densidad de árboles adultos fue la única variable estructural similar entre las tres condiciones de restauración (Fig. 5). Además de la densidad, la condición pasiva adyacente al bosque tuvo valores similares en diámetro y en cobertura del dosel con la plantación mixta. Las condiciones de restauración pasiva solo difirieron entre sí en los valores de cobertura del dosel, presentando mayor cobertura la condición pasiva adyacente al bosque ($P< 0.05$).

Cuadro 2. Porcentaje de características estructurales en diferentes condiciones de restauración con respecto a los valores en el bosque mesófilo de montaña conservado, en Las Cañadas, Veracruz, México. Árboles ≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura (DN).

Medidas	Plantación mixta	Pasiva adyacente al bosque	Pasiva no adyacente al bosque
Área basal (m ² /ha)	44.49	28.10	26.72
Altura (m)	77.36	57.50	56.89
Densidad (No. árboles/ha)	75.23	56.93	56.93
DN (cm)	82.03	72.83	69.01
Cobertura del dosel (%)	90.94	86.82	73.61

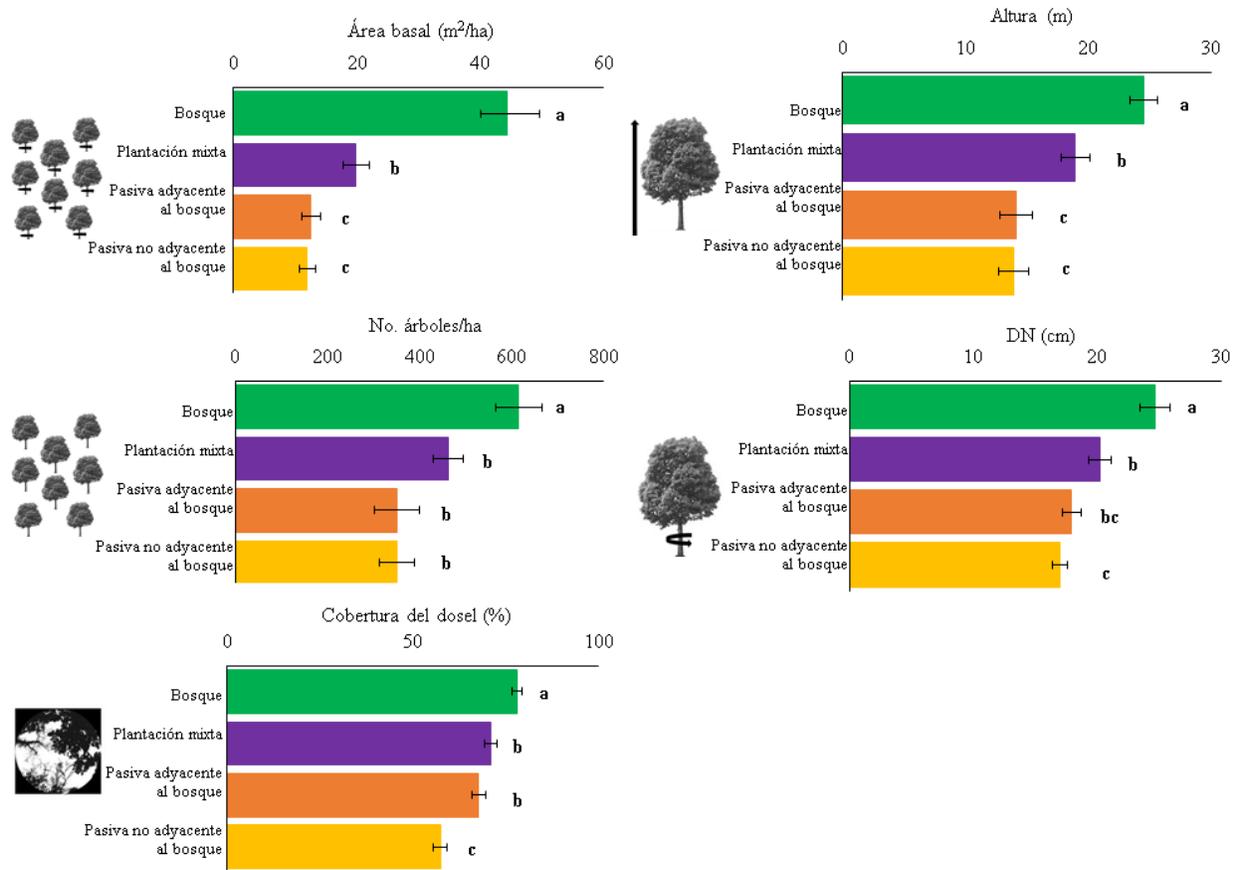


Figura 5. Efecto de diferentes estrategias de restauración sobre las características estructurales (promedio \pm 1EE) del bosque mesófilo de montaña en Las Cañadas, Veracruz, México. Letras distintas denotan diferencias en contrastes ($P \leq 0.05$). Las diferencias en cobertura del dosel están determinadas a partir de valores transformados con arcoseno. Árboles ≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura (DN).

En todas las condiciones de restauración la distribución de las clases diamétricas (considerando a todas las especies) mostró mayor densidad de individuos en las categorías de menor tamaño, la cual disminuye conforme aumenta el valor de las clases diamétricas. Para el género *Quercus* la distribución de las clases diamétricas fue continua, con individuos en todas las clases, en el bosque y en la plantación mixta (Fig. 6). Únicamente en el bosque se registraron árboles con clases diamétricas > 60 cm DN. En comparación, en las condiciones de restauración pasiva la distribución fue discontinua y la mayoría de las clases diamétricas no estuvieron representadas.

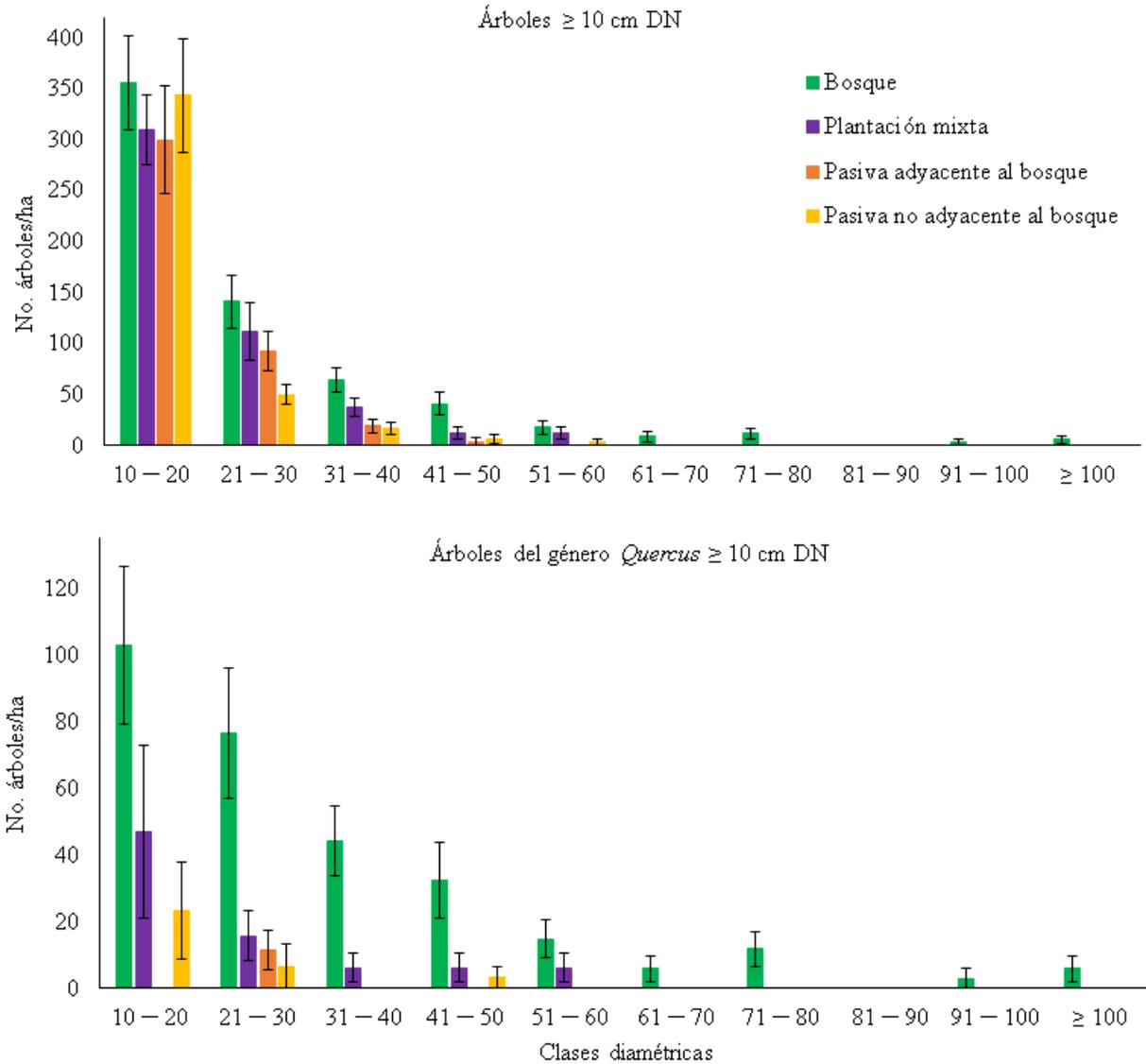


Figura 6. Distribución de clases diamétricas de árboles adultos en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. DN= diámetro a 1.30 metros.

Diversidad y composición de especies del estrato arbóreo

Se registró un total de 50 especies de árboles adultos (Apéndice F). La cobertura del muestreo en todas las condiciones fue cercana al 90% (Apéndice C). La riqueza observada fue mayor en las condiciones del bosque y pasiva adyacente al bosque (26 en ambos casos) que en la plantación mixta (23) y pasiva no adyacente al bosque (21). Sin embargo, la riqueza estimada fue mayor en

la condición pasiva adyacente al bosque que en el bosque de referencia (Fig. 7, Apéndice C) y su diversidad fue mayor que en todas las condiciones. Las condiciones de la plantación mixta y pasiva no adyacente al bosque mostraron una riqueza y diversidad estimadas similares al bosque.

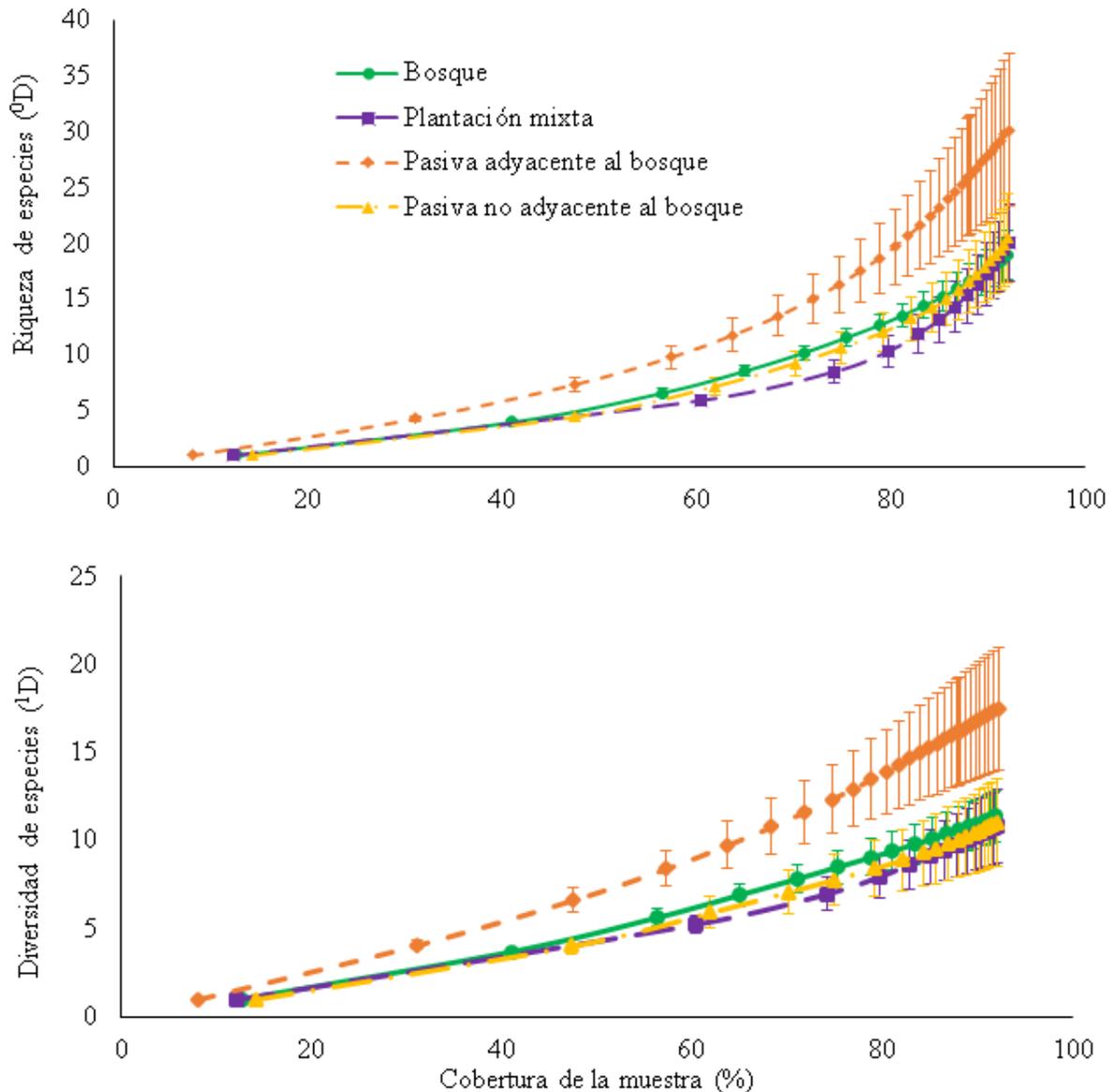


Figura 7. Comparación de la riqueza y diversidad de árboles adultos (≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) entre diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Los valores de ⁰D (riqueza) y ¹D (exponencial del índice de Shannon) están dados a un 92% de cobertura de la muestra (método de interpolación y extrapolación). Existen diferencias cuando los intervalos de confianza al 95% no se superlapan.

El análisis de la similitud en la composición de especies mostró que existen diferencias entre condiciones ($Pseudo-F= 10.14$, $P \leq 0.001$; Fig. 8). El bosque difirió de todas las condiciones de restauración (Apéndice D). La plantación mixta tuvo una composición de especies diferente de las dos condiciones con restauración pasiva. Por otro lado, las condiciones de restauración pasiva no mostraron diferencias entre sí. En la figura 8 se puede observar que la condición pasiva adyacente al bosque presentó mayor similitud de especies con el bosque de referencia que la condición pasiva no adyacente al bosque (Distancia al promedio del bosque: plantación mixta= 70.18, pasiva adyacente al bosque= 62.92, pasiva no adyacente al bosque= 72.46).

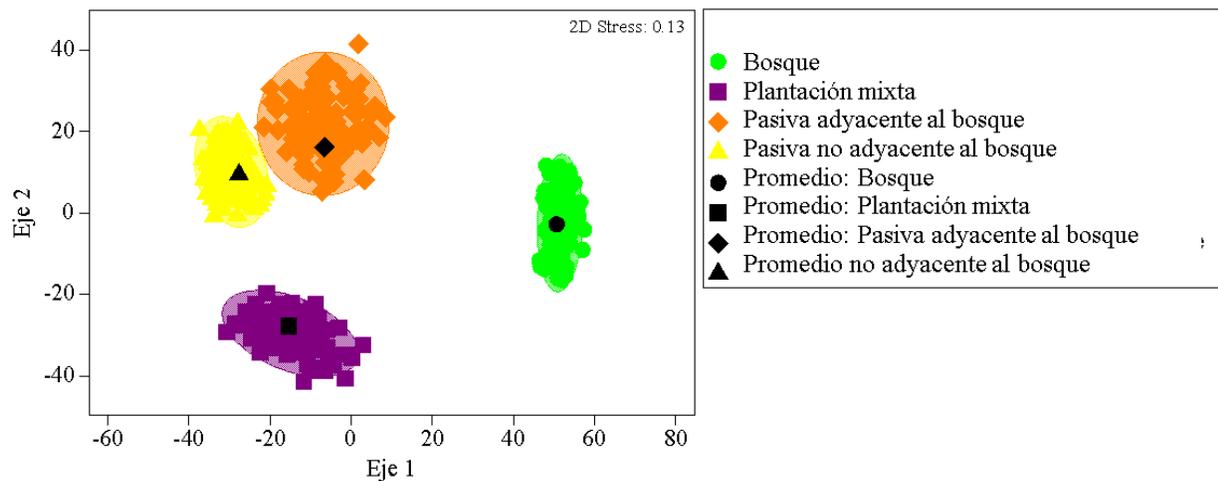


Figura 8. Análisis de escalamiento multidimensional métrico basado en similitud Bray-Curtis para la composición de especies de árboles adultos (≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Las áreas sombreadas indican la variación entre promedios por Bootstrap.

En relación al valor de importancia relativa (Fig. 9, Apéndice E), en todas las condiciones la mayoría de las especies tienen valores menores a 5%. En el bosque las especies del género *Quercus* tuvieron mayor importancia, seguidas de la especie *Beilschmiedia mexicana*. De las especies sembradas en la plantación mixta, *Lyquidambar styraciflua* tuvo mayor dominancia. En general, en las condiciones de restauración las especies pioneras *Myrsine coriacea* y *Trema micrantha* dominaron el dosel.

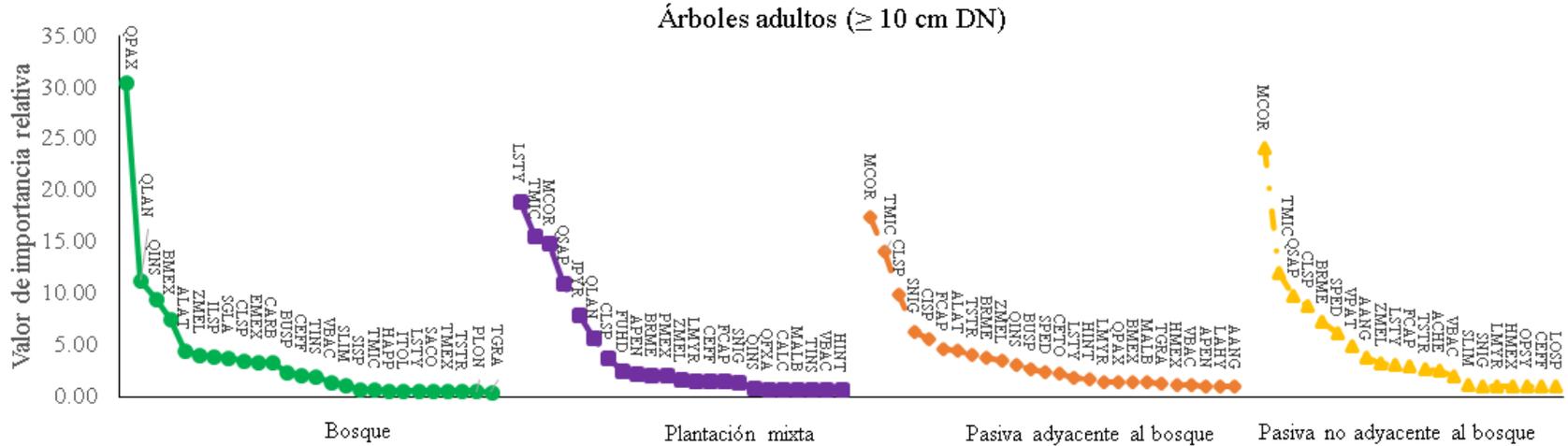


Figura 9. Diagrama de rango abundancia de árboles adultos (≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. AANG: *Acacia angustissima*, APEN: *Acacia pennatula*, ALAT: *Alchornea latifolia*, ACHE: *Annona cherimola*, BMEX: *Beilschmiedia mexicana*, BRME: *Brunellia mexicana*, BUSP: *Bunchosia* sp, CETO: *Cestrum tomentosum*, CEFF: *Cinnamomum effusum*, CISP: *Citharexylum* sp, CALC: *Clethra alcoceri*, CLSP: *Clethra* sp, CARB: *Cojoba arborea*, EMEX: *Eugenia mexicana*, FCAP: *Frangula capreifolia*, FUHD: *Fraxinus uhdei*, HINT: *Hampea integerrima*, HMEX: *Hedyosmum mexicanum*, HAPP: *Heliocarpus appendiculatus*, ILSP: *Ilex* sp, ITOL: *Ilex toluhana*, JPYR: *Juglans pyriformis*, LMYR: *Lippia myriocephala*, LSTY: *Liquidambar styraciflua*, LAHY: *Lonchocarpus aff. Hydrophilus*, LOSP: *Lonchocarpus* sp., MALB: *Meliosma alba*, MCOR: *Myrsine coriacea*, OPSY: *Ocotea psychotrioides*, PLON: *Persea longipes*, PMEX: *Platanus mexicana*, QFXA: *Quercus aff. xalapensis*, QINS: *Quercus insignis*, QLAN: *Quercus lancifolia*, QPAX: *Quercus paxtalensis*, QSAP: *Quercus sapotifolia*, SPED: *Saurauia pedunculata*, SACO: *Sideroxylon aff. contrerasii*, SISP: *Siparuna* sp, SNIG: *Solanum nigricans*, SGLA: *Styrax glabrescens*, SLIM: *Symplocos limoncillo*, TMEX: *Tapirira mexicana*, TGRA: *Telantophora grandifolia*, TSTR: *Toxicodendron striatum*, TMIC: *Trema micrantha*, TINS: *Turpinia insignis*, VPAT: *Vernonanthura patens*, VBAC: *Vismia baccifera*, ZMEL: *Zanthoxylum melanostictum*.

Cobertura de plantas pioneras en el sotobosque

La cobertura total de plantas pioneras en el sotobosque del bosque fue seis a siete veces menor que la encontrada en las condiciones de restauración ($X^2= 68.46$, $g.l.= 3$, $P < 0.001$). No hubo diferencias en la cobertura total de plantas pioneras entre la plantación mixta y ambas condiciones con restauración pasiva (Fig. 10, Apéndice A y B). Sin embargo, hubo cambios en la cobertura por grupo de plantas pioneras; en la plantación mixta la cobertura de pastos y *Selaginella* es alta y presentó la mayor cobertura de *Piper*, mientras que las condiciones con restauración pasiva presentaron alta cobertura de *Selaginella* y registraron plantas trepadoras. Además, la condición pasiva no adyacente al bosque presentó la mayor cobertura del helecho invasor *Pteridium arachnoideum* (Aguilar-Dorantes et al. 2009) y una alta cobertura de pastos.

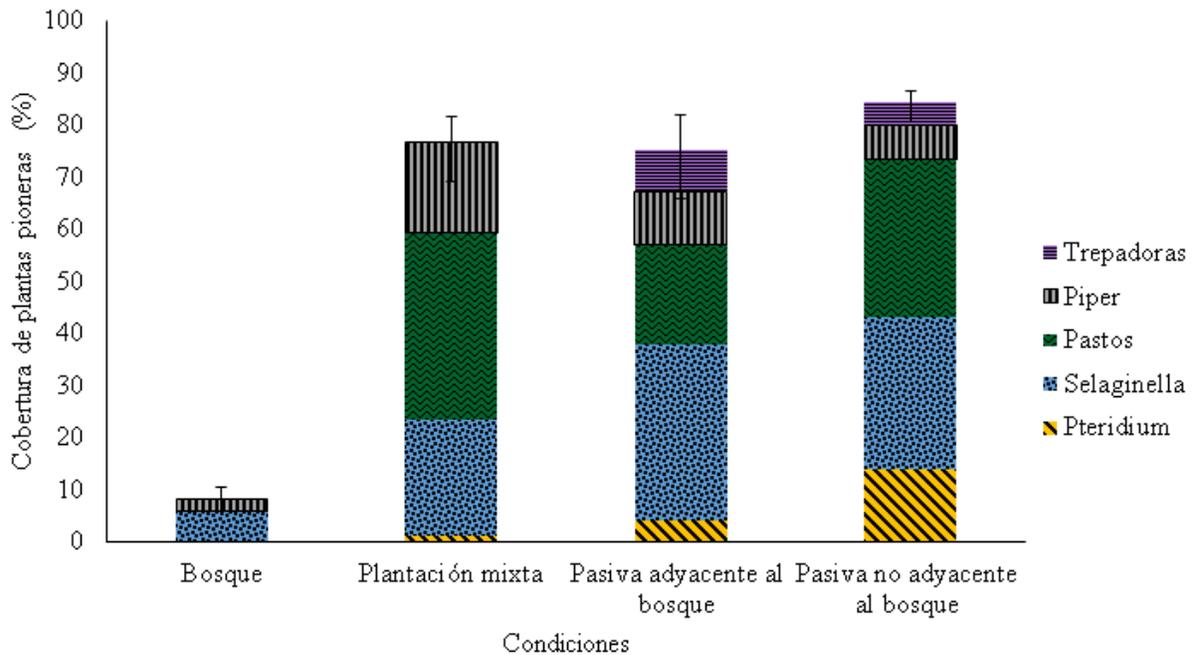


Figura 10. Cobertura (%) de plantas pioneras (promedio \pm 1EE) en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Letras distintas denotan diferencias en contrastes ($P \leq 0.05$).

Estructura de la regeneración arbórea (plántulas y juveniles)

La densidad de plántulas fue mayor en el bosque que en todas las condiciones de restauración considerando a todas las especies ($X^2= 47.75$, $g.l.= 3$, $P < 0.001$) y excluyendo a *Palicourea padifolia* ($X^2= 69.32$, $g.l.= 3$, $P < 0.001$); en particular, en la condición pasiva no adyacente al

bosque se registró la menor densidad de plántulas (Fig. 11, Apéndice A y B). En relación al bosque, todas las condiciones de restauración mostraron un bajo porcentaje de plántulas (plantación mixta= 36%, pasiva adyacente al bosque= 47% y pasiva no adyacente al bosque= 19%). Por otro lado, la densidad de juveniles considerando a todas las especies no mostró diferencias entre todas las condiciones evaluadas ($X^2= 7.75$, $g.l.= 3$, $P= 0.0514$); sin embargo, cuando se excluyó a *Palicourea padifolia* el bosque presentó mayor densidad de juveniles que todas las condiciones con restauración ($X^2= 25.56$, $g.l.= 3$, $P<0.001$) y no hubo diferencias entre condiciones de restauración.

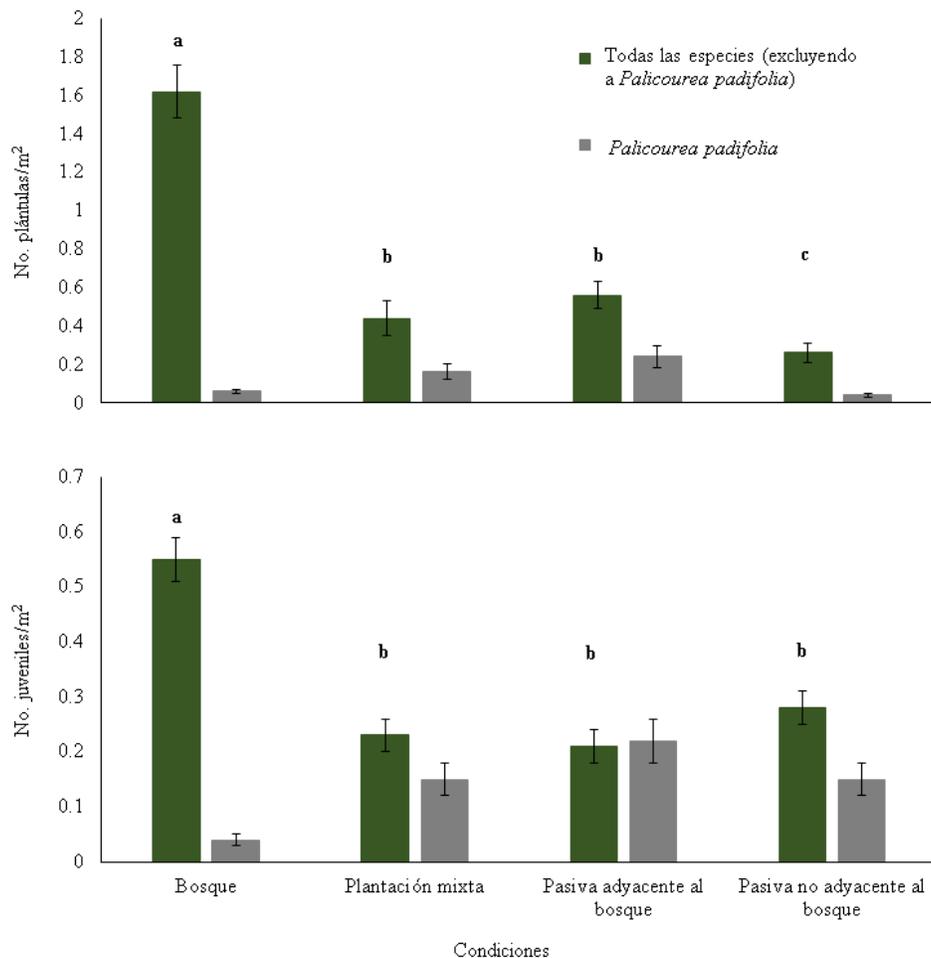


Figura 11. Efecto de diferentes estrategias de restauración sobre la densidad (promedio \pm 1EE) de plántulas (≥ 0.3 m a 1.5 m de altura) y juveniles (> 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) de árboles del bosque mesófilo de montaña en Las Cañadas, Veracruz, México. Letras distintas denotan diferencias en contrastes ($P \leq 0.05$).

Considerando únicamente al género *Quercus*, la densidad de plántulas y juveniles en la plantación mixta presentó valores similares al bosque (Fig. 12). Sin embargo, la mayor contribución a la densidad en la plantación mixta fue por individuos de la especie *Quercus sapotifolia* (plántulas= 74% y juveniles= 56%), mientras que en el bosque fue por *Quercus paxtalensis* (plántulas= 75%) y *Quercus lancifolia* (juveniles= 52%).

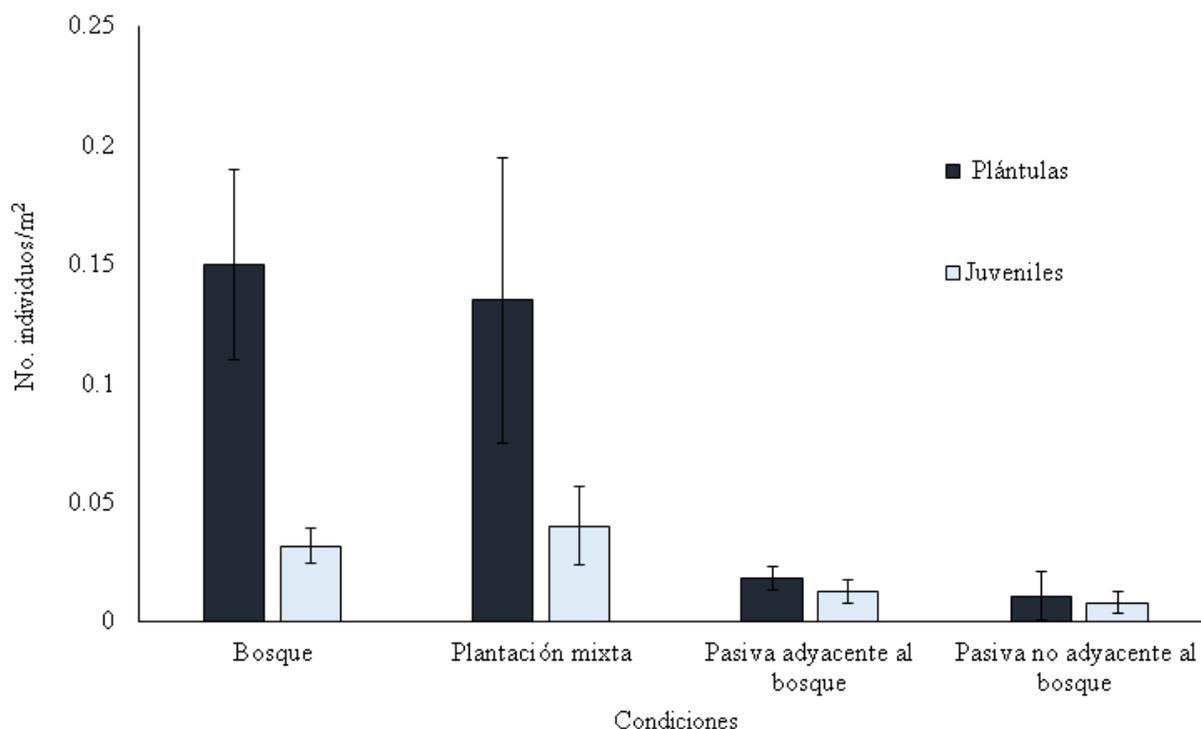


Figura 12. Densidad de plántulas (≥ 0.3 m a 1.5 m de altura) y juveniles (> 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) de árboles del género *Quercus* en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México.

Diversidad y composición de la regeneración arbórea (plántulas y juveniles)

Se registró un total de 78 especies de plántulas y de árboles juveniles, y la cobertura del muestreo fue cercana al 90% en todas las condiciones (Apéndice C). No se encontraron diferencias en la riqueza y diversidad de plántulas entre todas las condiciones, con los intervalos de confianza al 95% (Fig. 13). En el caso de los árboles juveniles la riqueza fue mayor en la plantación mixta comparada con el bosque y la condición pasiva no adyacente al bosque. La diversidad fue baja en la condición pasiva adyacente al bosque comparada con el bosque y la plantación mixta.

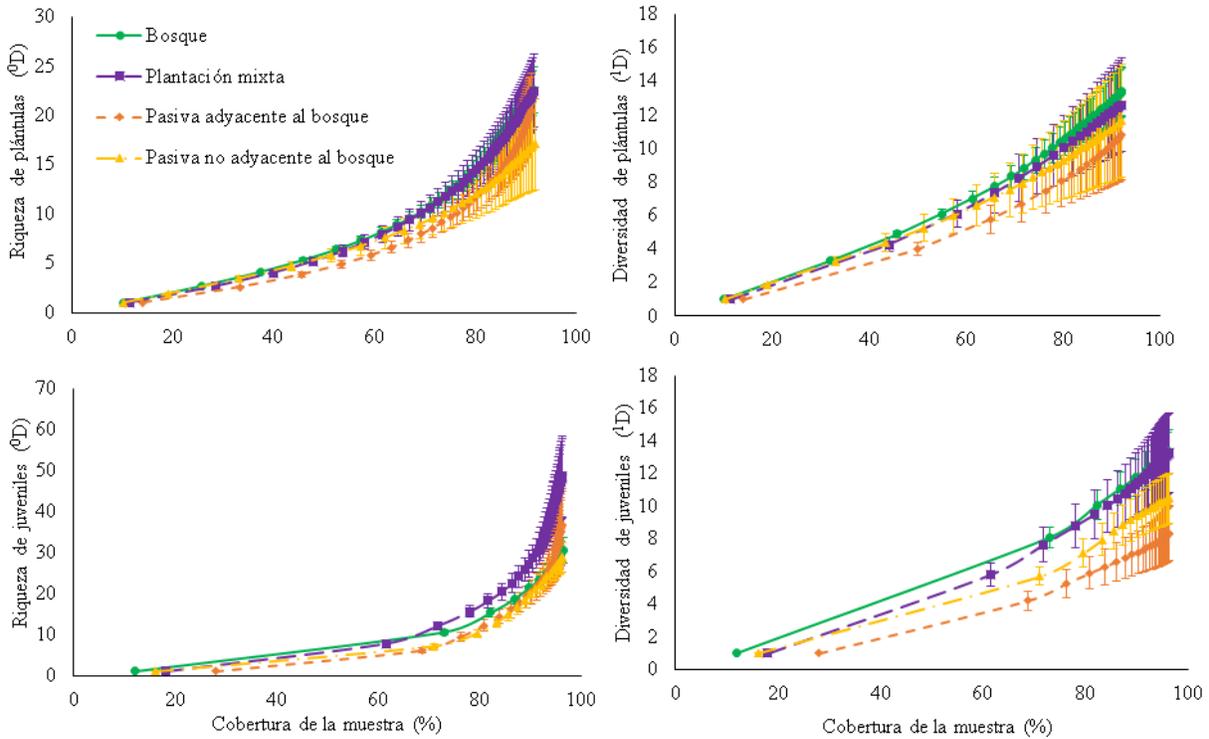


Figura 13. Comparación de la riqueza y diversidad de plántulas (≥ 0.3 m a 1.5 m de altura) y juveniles (> 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) de árboles entre diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Los valores de 0D (riqueza) y 1D (exponencial del índice de Shannon) de plántulas y juveniles están dados a un 92% y 96% de cobertura de la muestra (método de interpolación y extrapolación) respectivamente. Existen diferencias cuando los intervalos de confianza al 95% no se sobrelapan.

El análisis de la similitud en la composición de especies considerando plántulas y juveniles mostró que hubo diferencias entre todas las condiciones evaluadas ($Pseudo-F= 11.18$, $P \leq 0.001$; Fig. 14, Apéndice D). La plantación mixta y la condición pasiva adyacente al bosque presentaron mayor similitud en la composición de especies con el bosque de referencia que la condición pasiva no adyacente a este (Distancia al promedio del bosque: plantación mixta= 51.93, pasiva adyacente al bosque= 49.97, pasiva no adyacente al bosque= 57.52).

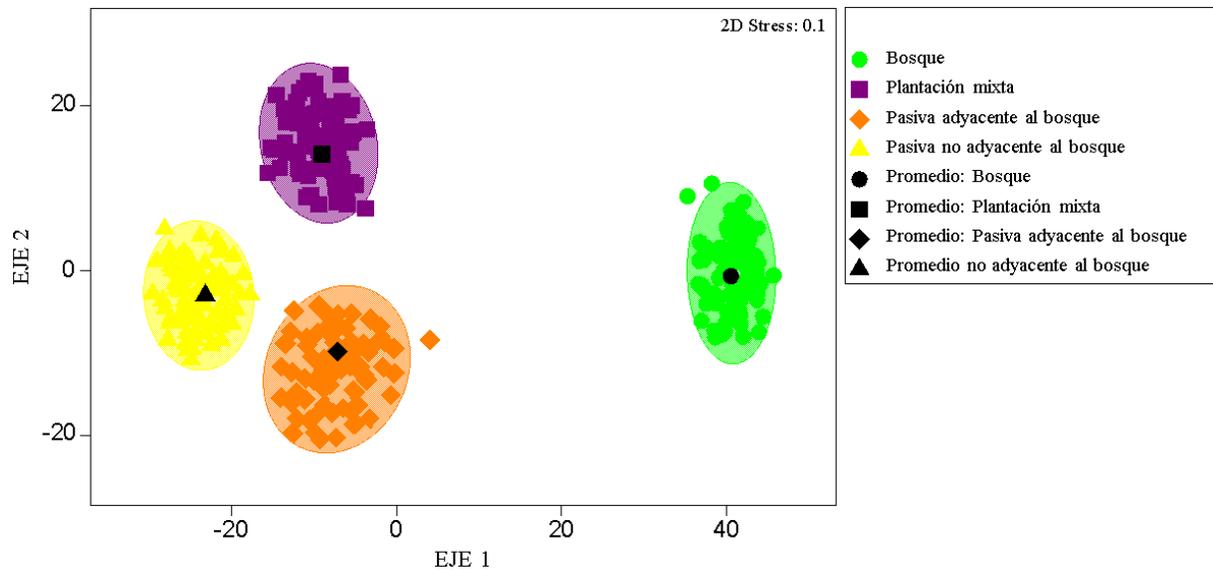


Figura 14. Análisis de escalamiento multidimensional métrico basado en similitud Bray-Curtis para la composición de especies de la regeneración de árboles (plántulas ≥ 0.3 m a 1.5 m de altura y juveniles > 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Las áreas sombreadas indican la variación entre promedios por Bootstrap.

Respecto a la dominancia y equidad de la comunidad de plántulas y juveniles (Fig. 15 y Fig. 16), la mayoría de las especies contribuyeron con menos del 5% a la abundancia total en todas las condiciones. En el bosque las especies con mayor abundancia de plántulas y juveniles fueron *Beilschmiedia mexicana* (plántulas: 19%; juveniles: 24%) y *Eugenia mexicana* (plántulas: 18%; juveniles: 19%). En todas las condiciones de restauración hubo alta dominancia de *Palicourea padifolia*, la cual se redujo en el estadio de plántulas en relación al de juveniles (plántulas= plantación mixta: 26%, pasiva adyacente al bosque: 30%, pasiva no adyacente al bosque: 17%; juveniles= plantación mixta: 40%, pasiva adyacente al bosque: 51%, pasiva no adyacente al bosque: 33%). En la plantación mixta las especies *Quercus sapotifolia* y *Ocotea psychotrioides* representaron el 16 % y 8% de la abundancia de plántulas.

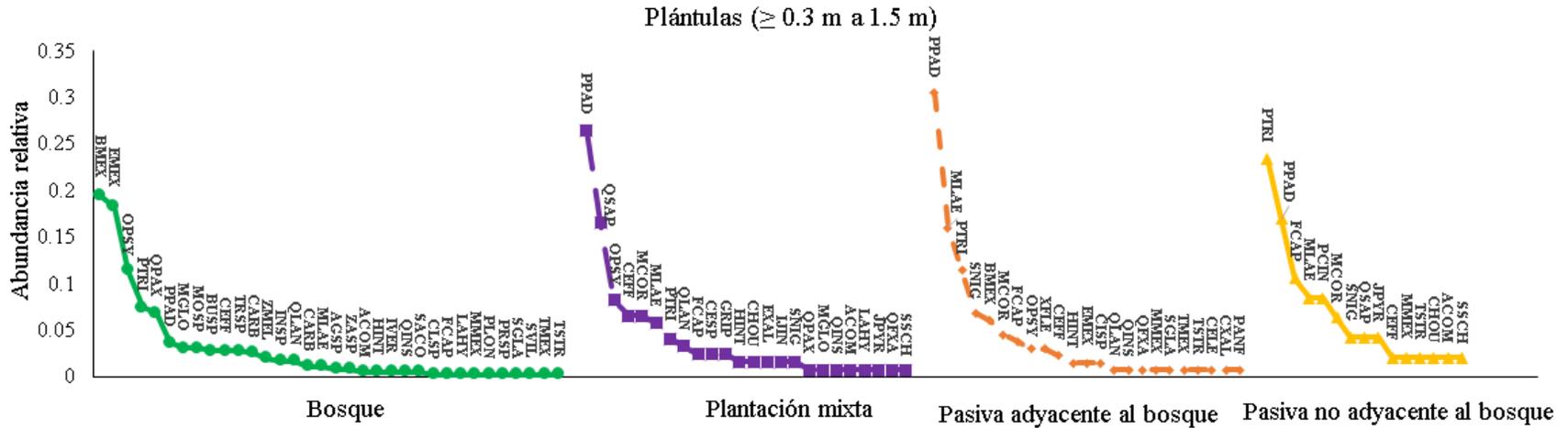


Figura 15. Diagrama de rango abundancia de plántulas (≥ 0.3 m a 1.5 m de altura) de árboles en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. ACHE: *Annona cherimola*, ACOM: *Ardisia compressa*, AGSP: *Ageratina* sp, ALAT: *Alchornea latifolia*, BMEX: *Beilschmiedia mexicana*, BUSP: *Bunchosia* sp, CARB: *Cojoba arborea*, CARB: *Conostegia arborea*, CEFF: *Cinnamomum effusum*, CELE: *Cestrum elegans*, CESP: *Cestrum* sp., CETO: *Cestrum tomentosum*, CFLO: *Cornus florida*, CHOU: *Calliandra houstoniana*, CILC: *Conostegia aff.icosandra*, CISP: *Citharexylon* sp, CLSP: *Clethra* sp, CMOC: *Citharexylon mocinnoi*, CNOC: *Cestrum nocturnum*, CXAL: *Conostegia xalapensis*, EMEX: *Eugenia mexicana*, EOER: *Eugenia oerstediana*, EXAL: *Eugenia xalapensis*, FCAP: *Frangula capreifolia*, FUHD: *Fraxinus uhdei*, GRIP: *Gymnanthes riparia*, HAPP: *Heliocarpus appendiculatus*, HINT: *Hampea integerrima*, HMEX: *Hedyosmum mexicanum*, IJIN: *Inga jinicuil*, ILSP: *Ilex* sp, INSP: *Inga* sp, IVER: *Inga vera*, JPYR: *Juglans pyriformis*, LAHY: *Lonchocarpus aff. hydrophilus*, LMYR: *Lippia myriocephala*, LSTY: *Liquidambar styraciflua*, MCOR: *Myrsine coriacea*, MGLO: *Miconia globulifera*, MLAE: *Miconia laevigata*, MMEX: *Miconia mexicana*, MOSP: *Mollinedia* sp, MOSP: *Moraceae* sp, NSAL: *Nectandra salicifolia*, OECH: *Oreopanax echinops*, OPSY: *Ocotea psychotrioides*, PANF: *Picramnia antidesma ssp. Fessonia*, PCIN: *Persea cinerascens*, PGUA: *Psidium guajava*, PLON: *Persea longipes*, PPAD: *Palicourea padifolia*, PRSP: *Prunus* sp, PSCH: *Persea schiedeana*, PTRI: *Psychotria trichotoma*, QFXA: *Quercus aff. xalapensis*, QINS: *Quercus insignis*, QLAN: *Quercus lancifolia*, QPAX: *Quercus paxtalensis*, QSAP: *Quercus sapotifolia*, SACO: *Sideroxylon aff. contrerasii*, SGLA: *Styrax glabrescens*, SISP: *Siparuna* sp, SLIM: *Symplocos limoncillo*, SNIG: *Solanum nigricans*, SPED: *Saurauia pedunculata*, SSCH: *Solanum schlechtendalianum*, SVIL: *Saurauia villosa*, TGRA: *Telantophora grandifolia*, TMEX: *Tapirira mexicana*. TRSP: *Trophis* sp, TSTR: *Toxicodendron striatum*, VBAC: *Vismia baccifera*, VPAT: *Vernonanthura patens*, XFLE: *Xylosma flexuosa*, ZASP: *Zanthoxylum* sp, ZINT: *Zinowiewia integerrima*, ZMEL: *Zanthoxylum melanostictum*.

Discusión

Recuperación de la estructura del bosque mésofilo de montaña

La estructura del bosque conservado en términos de área basal y densidad encontrada en este estudio se encuentra dentro del intervalo de los valores reportados para otros bosques tropicales de montaña conservados en México, Costa Rica y Colombia (Cuadro 3). Estudios previos en estos ecosistemas reportan que después del abandono de potreros el área basal puede tardar aproximadamente 80 años en recuperar valores similares a los de bosques maduros, por medio de la regeneración natural (Kappelle et al. 1996; Rüger et al. 2011; Muñiz-Castro et al. 2012). De acuerdo a los resultados de este estudio, después de 21 años las condiciones de regeneración natural (incluyendo las condiciones con restauración pasiva adyacente y no adyacente al bosque) sólo han desarrollado ~27% del área basal del bosque conservado. En comparación, Muñiz-Castro et al. (2012) encontraron que un BMM secundario de 23 años en México había desarrollado 57% del área basal del bosque maduro (bosque maduro: 46.6 m²/ha, bosque secundario: 26.7 m²/ha; árboles ≥ 5 cm DN). Por otro lado, en bosques de *Quercus* a mayor altitud en Costa Rica se reportan valores menores de área basal en bosques secundarios con respecto a bosques maduros. Kappelle et al (1996) en bosques montanos de 8 a 20 años encontró el 16% (bosque maduro: 60.3 m²/ha, bosque secundario: 9.8 m²/ha; árboles ≥ 3 cm DN) y en la misma región en bosques secundario de 10 a 15 años se registró 8% (bosque maduro: 57.4 m²/ha, bosque secundario: 4.8 m²/ha; árboles ≥ 3 cm DN; Hölscher et al. 2011). La amplia variación en los patrones de recuperación de los bosques tropicales secundarios es atribuida a múltiples factores locales y de paisaje que incluyen: el tipo e intensidad del manejo previo (uso agrícola o ganadero, uso de fuego, años de uso), la competencia interespecífica (Aide et al. 2010), la altitud (Guariguata y Ostertag, 2001), la disponibilidad de fuentes de propágulos (Holl, 2000), entre otros. Un metaanálisis reciente reporta que existen altos niveles de incertidumbre para predecir la trayectoria sucesional de bosques neotropicales, y que los factores propios de cada sitio y del paisaje que lo rodea ejercen influencia importante (Norden et al. 2015) que generan escenarios y trayectorias alternas.

Cuadro 3. Comparación de la estructura de árboles en diferentes regiones en bosques tropicales de montaña. DN = diámetro a 1.3 m de altura.

País	Área basal (m²/ha)	Densidad (individuos/ha)	Mínimo DN (cm) medido	Referencia
México	44	615	≥ 10	Este estudio
México	53	590	≥ 5	Williams-Linera, 1991
Costa Rica	48.9	505	≥ 10	Jiménez et al. 1988
Colombia	27.9	509	≥ 5	Bazuin et al. 1993

Al comparar los efectos de la restauración activa y pasiva, los resultados indican que la plantación de árboles nativos puede ser una estrategia efectiva para acelerar la recuperación de la estructura del BMM. La plantación mixta contribuyó a alcanzar valores más altos de área basal y altura promedio de árboles adultos que las dos condiciones de restauración pasiva en relación al bosque conservado. El éxito en la recuperación de estas características estructurales en la plantación mixta podría deberse en parte a la selección de las especies sembradas. Estudios previos reportan que *Liquidambar styraciflua* muestra altas tasas de crecimiento y se logra establecer en sitios dominados por especies invasoras (p. ej. *Pteridium* y pastos). *Juglans pyriformis* y especies de *Quercus* presentan alta supervivencia durante los primeros años en plantaciones en sitios abiertos (Pedraza y Williams-Linera, 2003; Alvarez-Aquino et al, 2004; Williams-Linera et al. 2010; López-Barrera et al. 2016). Si bien no se tienen registros de la supervivencia de los individuos sembrados, nuestros resultados sugieren que estas especies pueden ser adecuadas para la restauración del BMM en potreros abandonados.

En cuanto a la densidad de árboles todas las condiciones de restauración alcanzaron aproximadamente 65% de la densidad en relación al bosque conservado. Otros estudios reportan mayor, menor e igual densidad de árboles en bosques secundarios en comparación con los bosques maduros (Aide y Cavelier, 1994; Kappelle et al. 1996; Hölscher et al. 2010). La baja densidad de árboles adultos en este estudio, puede deberse a que los potreros se mantuvieron por más de 30 años, lo cual pudo haber eliminado el banco de semillas de especies arbóreas, así como

los rebrotes y plántulas que llegaron a establecerse cuando aún era potrero activo; estas tres vías de regeneración podrían ser afectadas después del uso continuo como potrero (Uhl y Clark, 1983; Aide y Cavelier, 1994; López-Toledo y Martínez-Ramos, 2011, pero ver Sampaio et al. 2007). Además, se ha reportado que la presencia de los pastos sembrados para alimentar el ganado como *Cynodon plectostachyus*, podría impedir la capacidad del banco de semillas para iniciar la sucesión (Williams-Linera et al. 2016). Por otro lado, el uso ganadero pudo haber provocado la compactación y pérdida de nutrientes en el suelo, dificultando el proceso de sucesión (Rasiah et al. 2004; Aide et al. 2010). La densidad de árboles fue la única variable estructural similar en las tres condiciones de restauración. Si bien, en la plantación mixta el proceso de restauración inició con 39,256 árboles sembrados, una posible causa de la baja densidad encontrada son la alta mortalidad de los árboles plantados; sin embargo, no se tienen registros de la supervivencia de los árboles sembrados y aproximadamente el 41% de la densidad de adultos estuvo representado por las especies sembradas. Williams-Linera et al. (2010) reportan alta supervivencia (70%) en dos plantaciones mixtas de especies nativas de BMM en potreros abandonados después de 5 a 10 y 9 a 14 años, en la misma región. Otra posible causa es que algunas de las especies sembradas en la plantación son de lento crecimiento y algunos árboles podrían estar suprimidos, por lo que aún no alcanzan ≥ 10 cm DN. Se ha reportado que *Quercus sapotifolia* tiene diámetros entre 10.5 a 14.4 a una edad promedio de 30 años (Suyapa, 2006). Aunque *Fraxinus uhdei* es una especie de medio a rápido crecimiento (Benítez et al. 2004), la mayoría de los individuos presentaron diámetros < 10 cm DN por lo que es probable que hayan quedado suprimidos.

La cobertura es considerada un indicador importante del éxito de la restauración dado que tiene una relación directa con la recuperación de la biomasa y por su influencia en generar condiciones microclimáticas que favorecen el establecimiento de especies de estadios sesionales avanzados, además de proveer refugio a la fauna dispersora (Suganuma y Durigan, 2015). La cobertura del dosel tuvo menor recuperación en la condición de restauración pasiva no adyacente al bosque, en donde se registraron áreas dominadas por herbáceas que incluyen a la especie invasora *Pteridium arachnoideum* en las cuales no hay presencia de árboles adultos que den sombra, indicando que la regeneración puede estar arrestada en estas áreas. Este helecho inhibe la regeneración, porque forma una densa capa de hojarasca que entierra las semillas y plántulas de otras especies, además produce compuestos alelopáticos que suprimen la germinación (Marrs y Watt, 2006). Para

facilitar el establecimiento arbóreo se pueden realizar acciones de restauración como la corta y el sombreado del *Pteridium* (Aguilar-Dorantes et al. 2014).

Al comparar las dos condiciones de restauración pasiva, en general, no se encontraron diferencias estructurales, lo cual sugiere que en el sistema estudiado la distancia al bosque no ha sido un factor determinante en la recuperación de la estructura y que los factores de paisaje (p. ej. la presencia de otras fuentes de propágulos) actúan en forma sinérgica con factores del sitio que operan a nivel local (p. ej. competencia con pastos). Muñiz-Castro et al. (2006) en potreros abandonados en el centro de Veracruz, reportaron que no hubo un efecto de la distancia al borde del bosque (0-10 m y 40-50 m) en el área basal, densidad y altura en el BMM secundario, y sólo la altura máxima fue superior a menor distancia.

Recuperación de la diversidad y composición de especies de árboles adultos

Los resultados de este estudio muestran que después de 21 años áreas donde se establecen plantaciones mixtas y áreas de exclusión de ganado pueden mostrar valores de riqueza y diversidad de especies arbóreas similares al del BMM. Muñiz Castro et al. (2012) también reportaron rápida recuperación de la riqueza y diversidad en potreros abandonados en BMM; la riqueza de árboles (árboles ≥ 5 cm DN) alcanzó valores similares a los del bosque maduro en tan solo 15 años y la diversidad en 25 años. En contraste, otros estudios en bosque húmedo tropical secundario reportan que la recuperación de la riqueza de árboles adultos después de 20 años no alcanzó valores similares a los de bosques maduros en Colombia y Venezuela (árboles ≥ 10 cm DN; Saldarriaga et al. 1988) y en 16-18 años en Costa Rica (árboles ≥ 10 cm DN; Guariguata et al. 1997). Si bien, la poca información sobre la intensidad de uso previo o de la matriz del paisaje en otros sitios de estudio dificulta las comparaciones, la mayor recuperación de la riqueza encontrada en este estudio puede deberse a la cercanía de fuentes de propágulos, así como a factores específicos de las diferentes condiciones de restauración (Guariguata y Ostertag, 2001). Por otro lado, la mayor riqueza y diversidad encontradas en la condición pasiva adyacente al bosque en comparación con el bosque, podría deberse a la mayor disponibilidad de luz al inicio de la sucesión que favorece la colonización de especies pioneras, mientras que su cercanía al bosque pudo favorecer la llegada de semillas de especies de tolerancia intermedia o tolerantes a la sombra, que con el tiempo lograron establecerse. Otros trabajos han encontrado alta riqueza de

especies en bosques secundarios debido a la confluencia de especies primarias y secundarias (Kappelle et al. 1996; Guariguata y Ostertag, 2001; Muñiz-Castro et al. 2006).

Si bien todas las condiciones presentaron valores similares en la riqueza y diversidad de especies, existen diferencias en la similitud de la composición de especies entre las condiciones de restauración con respecto al bosque de referencia. La condición pasiva adyacente al bosque tuvo mayor similitud al bosque, mientras que la pasiva no adyacente al bosque presenta mayor diferencia en la composición de especies. Estos resultados coinciden con lo reportado por Muñiz-Castro et al. (2006) para BMM, en donde la distancia al borde del bosque no fue una limitante para recuperar la riqueza, pero sí para la similitud en la composición; los bosques secundarios a menor distancia presentaron una mayor similitud de especies con el bosque maduro. Los valores de riqueza y diversidad en la condición pasiva no adyacente al bosque, y su baja similitud en la composición de especies respecto al bosque, podría deberse a que las semillas de las especies establecidas pueden provenir de fuentes de propágulos diferentes al bosque, tales como árboles que dan sombra en los cafetales, las cercas vivas, o de árboles remanentes presentes en el paisaje (Rüger et al. 2010). La distancia puede ser la causa de la baja similitud en la composición de especies en esta condición, ya que generalmente la dispersión de las semillas características de los bosques maduros disminuye con la distancia (Aide y Cavelier, 1994; Holl, 1999; Muñiz-Castro et al. 2006). Otros factores que pudieron influir en este proceso son la alta intensidad lumínica y la presencia de pastos sembrados (Holl et al. 2000; Ortega-Pieck et al. 2011; Aide et al. 2010) y plantas invasoras como *Pteridium* (López-Barrera et al. 2016), de forma que aun si las semillas del bosque lograron llegar quizá no tuvieron las condiciones necesarias para establecerse.

La similitud en la composición de especies de árboles adultos entre la plantación mixta y el bosque de referencia fue baja. Una de las causas de este resultado es que las especies sembradas si bien son nativas del BMM de la región, cuatro de ellas no han sido registradas en el ecosistema de referencia (*Quercus sapotifolia*, *Platanus mexicana*, *Juglans pyriformis* y *Fraxinus uhdei*). Cabe resaltar que el BMM presenta un alto recambio en el ensamble de especies de árboles entre fragmentos (Nadkarni et al. 1995; Williams-Linera, 2002; Häger, 2010; Williams-Linera et al. 2013), por lo cual no cabe esperar elevada similitud en la composición de especies. El tiempo transcurrido también es un factor que puede explicar la baja similitud entre la plantación y el

bosque de referencia; en bosque subtropical húmedo en Puerto Rico, Lugo (1992) reportó que en plantaciones de *Pinus caribaea* y *Swietenia macrophylla* las especies sembradas dominaron el dosel durante los primeros años y hasta los 17 años las especies nativas comenzaron a estar mejor representadas.

Aunque en general la dominancia y equidad fueron similares en todas las condiciones evaluadas, las especies con mayor valor de importancia relativa son distintas entre el bosque y las condiciones de restauración. En el bosque dominan las especies del género *Quercus*, las cuales son de tolerancia intermedia o tolerantes a la sombra y características de bosque maduros (Muñiz-Castro et al. 2012), mientras que en todas las condiciones de restauración dominan *Trema micrantha* y *Myrsine coriacea*, ambas especies pioneras, heliófilas y de rápido crecimiento. Este patrón concuerda con lo reportado por otros estudios en los que las especies heliófilas dominan durante los primeros años de sucesión (Aide et al. 2000; Muñiz-Castro et al. 2012).

Cobertura de especies pioneras en el sotobosque

La mayor cobertura de especies pioneras en el sotobosque (trepadoras, pastos, *Piper*, *Selaginella* y *Pteridium*) en todas las condiciones de restauración en comparación con el bosque, coincide con lo encontrado en otros estudios en bosques tropicales (Aide y Cavelier, 1994; Holl, 1999). La cobertura de pastos similar en las condiciones de la plantación mixta y pasiva no adyacente al bosque, y menor en pasiva adyacente al bosque después de 21 años, coincide con lo encontrado en un bosque tropical de Puerto Rico, donde las plantaciones de *Swietenia macrophylla* de 17 años y *Pinus caribaea* de 18.5 años tenían mayor cobertura de pastos que los bosques secundarios de edad similar (Lugo, 1992) y con lo reportado en bosques secundarios 15 años en donde la cobertura de pastos disminuyó con la cercanía al bosque (Aide y Cavelier, 1994). Si bien, la plantación mixta no redujo la cobertura total de las plantas pioneras, sí contribuyó a la eliminación de los pastos que fueron sembrados para alimentar al ganado (*Brachiaria* sp. y *Cynodon* sp.) y a una menor cobertura del helecho invasor *Pteridium* y trepadoras; esto se puede deber a los dos chapeos realizados antes de la siembra y dos años posterior a esta, además a la sombra generada por los árboles sembrados, que inhibe la dominancia de estos grupos (Marrs y Watt, 2006). Por otro lado, la condición de restauración pasiva no adyacente al bosque presenta áreas dominadas por el pasto exótico *Cynodon* sp. (observaciones en campo), *Pteridium* y

trepadoras. Otros estudios también reportan que la siembra de árboles disminuye la cantidad de pastos, helechos, trepadoras y otras hierbas en comparación con la restauración pasiva (pastos, helechos y lianas: Parrota, 1992; pastos, lianas y hierbas: Ruiz-Jaen y Aide, 2005a; pastos y hierbas: Zahawi et al., 2013; helechos: Douterlungne et al., 2010 y Williams-Linera et al., 2016).

En cuanto al género *Piper*, fue dominante en algunas áreas del sotobosque de la plantación y las condiciones con restauración pasiva; este es un género característico en la sucesión secundaria y también se ha reportado en el sotobosque de plantaciones y en sitios con regeneración natural de 15 a 16 años en Costa Rica (Butler et al. 2008).

Regeneración arbórea (plántulas y juveniles) como indicador de éxito de la restauración

Estructura de la regeneración (plántulas y juveniles)

La densidad de plántulas y juveniles registrada en el bosque están dentro del intervalo reportado en BMM con tala selectiva baja a moderada en el centro de Veracruz (plántulas= 0.79-1.17 individuos/m², juveniles= 0.39-0.53 individuos/m²; Ortiz-Colín, 2015), en BMM con diferente grado de disturbio (plántulas= 0.72-4.73 individuos/m², juveniles= 0.15-0.35 individuos/m²; Álvarez-Aquino, 2002 y Álvarez-Aquino et al, 2005) y en bosques de montaña de Chiapas, México (plántulas= 1.3-3.9 individuos/m², juveniles= 1.3 a 2.1 individuos/m²; Ramírez-Marcial et al. 2001).

Los resultados de este estudio indican baja regeneración de plántulas (incluyendo y excluyendo a *Palicourea padifolia*) y juveniles (excluyendo a *Palicourea padifolia*) en las tres condiciones de restauración después de 21 años en relación al bosque conservado. Contrario a lo esperado, la plantación mixta no aceleró el reclutamiento de una mayor densidad de árboles con respecto a restauración pasiva. Otros estudios de restauración reportan una mayor recuperación de la densidad de la regeneración de especies leñosas en plantaciones que en sitios control (sin siembra de árboles) (Carnevale y Montagnini, 2002; Cusack y Montagnini, 2004; Butler et al. 2008; Zahawi et al. 2013). Sin embargo, existe una amplia variación en la recuperación de la vegetación leñosa tanto en plantaciones como por medio de la regeneración natural en bosques tropicales; algunos estudios encuentran una mayor densidad de la regeneración en bosques regenerados naturalmente con respecto a los bosques maduros (Muñiz-Castro, 2008; Hölscher et al. 2010), y

otros estudios reportan escasa o nula densidad de regeneración (Aide y Cavelier, 1994, Zanne y Chapman, 2001). En el caso de las plantaciones se ha encontrado que la recuperación de la densidad de la regeneración puede variar dependiendo de múltiples factores que incluyen, la identidad y el número de especies sembradas, manejo de la plantación, edad de la plantación y la distancia al ecosistema de referencia, entre otros (Zanne y Chapman, 2001; Kanowski et al. 2003; Thijs et al. 2014). Además, se debe considerar que el proceso de regeneración arbórea presenta variación temporal y espacial importante; en la regeneración se presentan varias fases (producción y dispersión de semillas, germinación y establecimiento) que tienen un efecto en la distribución espacial y temporal de plántulas y juveniles, y por lo tanto en la demografía de las distintas especies (Norden, 2014).

Los principales factores que podrían explicar la baja densidad de plántulas y juveniles en las condiciones de restauración en este estudio son: (1) La alta cobertura de *Piper*, *Selaginella*, *Pteridium*, pastos, y trepadoras. Se ha reportado que la alta abundancia de estos grupos y de arbustos puede reducir el establecimiento de plántulas de árboles debido a la competencia por espacio, luz y nutrientes (Guariguata et al. 1997; Shono et al. 2006; Toledo-Aceves y Swaine 2008; Ortega-Pieck et al. 2011; López-Barrera et al. 2016). (2) Baja producción y/o dispersión de semillas. Aunque no se tienen registros de la producción ni dispersión de semillas, el menor número de árboles adultos en las condiciones de restauración podría limitar la producción de propágulos y la distancia con el bosque la llegada de un mayor número de semillas. (3) Desacople en la producción de semillas y las condiciones de microhábitat. Dado que la cobertura del dosel ha aumentado a lo largo de la sucesión, es posible que las semillas de especies heliófilas no encuentren las condiciones de luz necesarias para establecerse. La evaluación de los factores bióticos y abióticos (p.ej. competencia y condiciones de microhábitat), que pueden estar limitando los procesos de regeneración (producción de propágulos, dispersión, germinación, y establecimiento temprano) generaría información útil para el manejo de los bosques resultado de diferentes estrategias de restauración en BMM.

Si bien la plantación mixta no mostró mayor densidad de árboles juveniles y plántulas que la restauración pasiva, la plantación sí favoreció mayor densidad del género *Quercus*, incluso alcanzando valores similares al bosque. Dado que no se tiene información sobre la producción de semillas, se desconoce la influencia de los árboles de la plantación sobre la regeneración, pero se

ha observado que algunos árboles de *Quercus sapotifolia* ya producen semillas. Por otro lado, los resultados sugieren que la plantación ha contribuido a generar las condiciones microambientales propicias para el establecimiento de este género.

Referente a *Palicourea padifolia*, es una especie importante debido a su dominancia en el sotobosque de todas las condiciones de restauración, y a que proporciona alimento para colibrís, mariposas, abejas y abejorros (Contreras y Ornelas, 1999). Su alta dominancia se puede deber a su capacidad de rebrote. La alta densidad de tallos que rebrotan en relación a la cantidad de tallos establecidos por semillas, ha sido reportada en bosques secundarios tropicales de Paraguay (Kammesheidt, 1998, 1999). Cabe mencionar que la contribución en la estructura por tallos que rebrotan en la sucesión de los bosques ha sido poco estudiada (Guariguata y Ostertag 2001).

Diversidad y composición de la regeneración (plántulas y juveniles)

La riqueza de especies en todas las condiciones de restauración se puede deber a la existencia de diferentes fuentes de propágulos en el paisaje como cercas vivas y árboles remanentes, además de la presencia de fauna dispersora; en el bosque de referencia se han registrado 32 especies de aves (Tejada-Cruz y Gordon, 2008) y 35 especies de mamíferos de las cuales 12 son murciélagos (Gallina et al. 2008; Sosa et al. 2008); también, se han reportado 23 especies de aves frugívoras para sitios aledaños a la zona de estudio (Hernández-Ladrón et al., 2012). Además de los árboles sembrados, los árboles adultos que se han desarrollado por medio de la regeneración natural pueden estar atrayendo a la fauna dispersora. El análisis de la influencia de los elementos del paisaje en la recuperación de las diferentes condiciones de restauración sería de gran utilidad para una planificación integral de la restauración a escala de paisaje. Por otro lado, la mayor riqueza de árboles juveniles en las condiciones de la plantación mixta y en la pasiva adyacente al bosque se puede deber a que en ellas existe una cobertura del dosel intermedia entre los valores del bosque y la condición pasiva no adyacente al bosque, lo cual puede favorecer el establecimiento de una mayor gama de especies con diferentes requerimientos lumínicos. La rápida recuperación de la riqueza de la regeneración también ha sido encontrada en otros bosques tropicales secundarios respecto a bosques maduros en Colombia y Venezuela (30 a 40 años, árboles ≥ 1 cm DN; Saldarriaga et al. 1988), Costa Rica (16-18 años, vegetación leñosa < 10 cm DN, Guariguata

et al. 1997) y Panamá (20 años; vegetación leñosa 0.2- 1 m; Denslow y Guzmán, 2000) y en plantaciones en bosque húmedo de montaña en Kenya (50 años; árboles < 1 m; Thijs et al. 2014).

Aunque en general la dominancia y equidad de especies de plántulas y juveniles fue similar entre todas las condiciones estudiadas, difieren en las especies más abundantes. En el bosque dominaron especies de la familia Lauraceae y Myrtaceae, familias características del sotobosque del BMM en el centro de Veracruz (Williams-Linera, 2002). En la plantación mixta en el estadio de plántulas dominaron especies de Rubiaceae y Fagaceae, mientras que en general en las condiciones con restauración pasiva dominaron Rubiaceae y Melastomataceae. Árboles pequeños de estas familias también han dominado en bosques secundarios subtropicales húmedos de menos de 25 años en Puerto Rico (Aide et al. 1995).

Al igual que ocurrió con los árboles adultos, en la condición pasiva no adyacente al bosque se encontraron valores de riqueza y diversidad de especies de plántulas y juveniles similares al bosque, pero la similitud de especies respecto al bosque es baja. Esto puede estar asociado a la menor cobertura del dosel en esta condición, lo que favorece la presencia de especies heliófilas en comparación con el bosque, y como se ha mencionado antes, su mayor distancia al bosque puede estar limitando la llegada de semillas (Aide y Cavelier, 1994; Holl, 1999; Muñoz-Castro et al. 2006). La lenta recuperación en la composición de especies leñosas por medio de la regeneración natural en bosques tropicales ha sido ampliamente documentada (Aide et al. 1996; Aide et al. 2000; Pascarella et al. 2000; Marín-Spiotta et al. 2007). Nuestros resultados indican que en potreros abandonados de BMM se puede recuperar parcialmente la composición de especies por vía de la regeneración natural en las zonas más cercanas al ecosistema de referencia; la condición con restauración pasiva adyacente al bosque tuvo mayor similitud con el bosque que la pasiva no adyacente a este. No obstante, también se han reportado casos en los que la composición no logra recuperarse aun estando adyacentes o cercanos al ecosistema de referencia o bosque maduro (Aide y Cavelier, 1994; Zanne y Chapman, 2001). Una posible causa de la recuperación en este estudio comparada con otros, es la ausencia de otras fuentes de disturbio como la ocurrencia de fuego, lo que aumenta la probabilidad del establecimiento de la vegetación arbórea. Otros factores que pueden modificar la trayectoria de recuperación incluyen, alta degradación del suelo, pérdida de la fauna dispersora, pérdida de polinizadores, presencia de

especies invasoras y alta herbivoría (Holl et al. 2000; Guariguata y Ostertag, 2001; Aide et al. 2010).

La plantación mixta ha favorecido la recuperación de la composición de especies de plántulas y juveniles del ecosistema de referencia, en comparación con la restauración pasiva no adyacente al bosque. Los resultados sugieren que la plantación ha contribuido a generar las condiciones microambientales propicias para el establecimiento de algunas especies de sucesión tardía, por ejemplo, la sombra generada por el dosel de la plantación disminuye la radiación solar y permite el establecimiento de especies de tolerancia intermedia o tolerantes a la sombra. Otra posible causa es que las especies sembradas han favorecido la recuperación de las condiciones del suelo, Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial (2009) han propuesto que *Liquidambar styraciflua* puede contribuir a la restauración por la incorporación de biomasa foliar a los suelos y que *Quercus sapotifolia* puede ayudar a disminuir la pérdida de elementos en el sistema por lixiviación y aumenta las posibilidades de almacenar nutrientes por sus hojas lignificadas. Nuestros resultados coinciden con lo reportado en otros bosques tropicales, en donde encuentran que las plantaciones aceleran la recuperación de especies de sucesión tardía (Thijs et al. 2014; De la Peña-Domene et al. 2013; Wilson y Rhemtulla, 2016), a través de generar el microambiente para el establecimiento de especies características de los bosques maduros y albergar a la fauna dispersora.

Dependiendo de los objetivos de la restauración, la matriz del paisaje, condiciones del microhábitat, factores socioeconómicos (Holl y Aide, 2011) en un mismo sistema se pueden aplicar distintas estrategias de restauración para el BMM; considerando además la alta heterogeneidad ambiental y biótica características de este sistema (Williams-Linera, 2002; Williams-Linera et al. 2013). Nuestros resultados muestran que en las zonas más distantes de las fuentes de propágulos la siembra de especies nativas es una buena estrategia para recuperar la estructura y algunas especies de BMM. Además, a través de esta estrategia se puede contribuir a recuperar funciones como la captura de carbono, regulación de ciclos hidrológicos, retención de suelo y provisión de alimento y refugio a la fauna. Por otro lado, en las zonas adyacentes a los bosques maduros la recuperación de algunas características estructurales y especies del ecosistema de referencia puede ocurrir con la sola exclusión del disturbio. Ambas estrategias de restauración requieren evaluaciones a mediano y largo plazo para determinar si se sigue la

trayectoria deseada y si existen barreras que limiten la sucesión. Por ejemplo, se ha reportado que las barreras para la dispersión de semillas en áreas restauradas de bosques tropicales se modifican con el tiempo (Reid et al. 2015). Por otro lado, mientras algunas características pueden mostrar mayor recuperación durante los primeros años (p. ej. cobertura del dosel), nuestros resultados indican que procesos como el establecimiento de la regeneración arbórea puede ser limitado, lo cual afectaría el automantenimiento del ecosistema a largo plazo. El monitoreo de los cambios en el sistema es necesario para diseñar o ajustar intervenciones adecuadas para asistir la recuperación de los procesos y funciones del sistema.

Recomendaciones

Considerando la baja densidad de plántulas y juveniles en todas las condiciones de restauración, a continuación, se mencionan algunas acciones que se podrían implementar, de forma individual o combinada, para incrementar la densidad y diversidad de la regeneración arbórea:

- 1) Plantaciones de enriquecimiento con especies tolerantes a la sombra del BMM maduro. Dada la ausencia o baja densidad de las especies características del dosel del bosque de referencia (p. ej. *Quercus paxtalensis*, *Quercus lancifolia*, *Quercus insignis*, *Beilschmiedia mexicana*, *Zanthoxylum melanostictum*) y del sotobosque (*Eugenia mexicana* y *Ocotea psychotrioides*), se sugiere la siembra directa de semillas (que puede ser menos costoso) o a partir de plántulas, en las áreas donde ya existe un dosel establecido (Cole et al. 2011, Muñoz et al. 2015, Atondo-Bueno 2015). Dada la abundancia de la regeneración de *Beilschmiedia mexicana*, *Ocotea psychotrioides* (Lauraceae) y *Eugenia mexicana* (Myrtaceae) en el bosque, algunas plantas podrían ser extraídas de éste para su trasplante en las condiciones de restauración. También se pueden propagar las especies en vivero.
- 2) Eliminación o reducción de especies herbáceas o arbustivas. Es posible que las semillas de los árboles no encuentren las condiciones adecuadas para su germinación y establecimiento temprano, debido a la competencia con el estrato herbáceo y arbustivo (pastos, *Pteridium*, trepadoras, *Selaginella* y *Piper*) aun en zonas con un dosel establecido, por lo que la corta periódica y monitoreo de las áreas con mayor cobertura de

estos grupos es necesaria para lograr el establecimiento de las especies arbóreas deseables.

- 3) Introducción de plántulas y/o de semillas de especies heliófilas. En las dos condiciones con restauración pasiva se detectaron áreas con dominancia de *Pteridium*, pastos y trepadoras y con ausencia de árboles. En estas zonas se sugiere sembrar árboles heliófilos y de rápido crecimiento (p. ej. *Heliocarpus appendiculatus*, *Alchornea latifolia*, y *Liquidambar styraciflua*) o una combinación de especies heliófilas y de tolerancia intermedia a la sombra, que provean de un dosel que inhiba el crecimiento de especies que forman parches monodominados por *Pteridium*, trepadoras y pastos.
- 4) Mayor intervención en las áreas más distantes a las fuentes de propágulos. La condición con restauración pasiva no adyacente al bosque presentó menor recuperación en la estructura y composición de especies. Si bien, esta zona requerirá de mayor intervención y por tanto de una mayor inversión de costos y tiempo, la generación de núcleos de árboles (plantaciones en parches de ~100 m²; Zahawi et al. 2013) con especies clave podrían funcionar como fuentes de propágulos a largo plazo, beneficiando las áreas circundantes.

Conclusiones

La evaluación de estrategias de restauración del bosque mesófilo de montaña en un sistema con condiciones ambientales e históricas similares, muestra que el establecimiento de plantaciones mixtas (restauración activa) en potreros abandonados acelera la recuperación de la estructura de la vegetación en comparación con la regeneración natural (restauración pasiva). Si bien, la restauración activa y pasiva no difirieron en sus efectos sobre los valores de riqueza y diversidad; la plantación mixta ayudó a catalizar la similitud en la composición de especies de plántulas y juveniles del ecosistema de referencia, mientras que la restauración pasiva puede ser efectiva para recuperar parcialmente la composición de especies cuando está adyacente al ecosistema de referencia. Estos resultados muestran que si el objetivo de la restauración es recuperar la composición de especies del ecosistema de referencia, el valor de riqueza y diversidad no deben ser interpretados como indicadores de éxito por sí solos. La plantación no fungió como aceleradora de la densidad de plántulas y juveniles considerando todas las especies de árboles, pero sí contribuyó a acelerar el establecimiento temprano del género *Quercus*. La baja densidad de plántulas y juveniles en todas las condiciones de restauración podría deberse a la elevada

cobertura del estrato herbáceo y arbustivo. Sin embargo, se requiere de la evaluación experimental de los factores que limitan el establecimiento de la regeneración arbórea. Para contribuir a la restauración de los procesos y funciones del sistema se recomiendan nuevas intervenciones (p. ej. plantaciones de enriquecimiento a partir de semillas o plántulas y reducción de pioneras en el sotobosque) para fomentar una mayor densidad y similitud en la composición de especies arbóreas con el bosque de referencia.

Literatura citada

Aguilar-Dorantes, K., Mehltreter, K., Vibrans, H. Mata-Rosas, M., Esqueda-Esquivel, V. A., 2014. Repeated selective cutting controls neotropical bracken (*Pteridium arachnoideum*) and restores abandoned pastures. *Invasive Plant Science and Management* 7, 000-000.

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

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

Aide, T. M., Zimmerman, J. K., Rosario, M., Marcano H., 1996. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28, 537-548.

Aide, T. M., Zimmerman, J. K., Pascarella, J., Marcano-Vega, J., Rivera, L., 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8, 328-338.

Aide, T. M., Ruiz-Jaen, M. C., Grau, H. R., 2010. What is the state of tropical montane cloud forest restoration?. En: Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., Hamilton, L. S. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 101-110.

Alvarez-Aquino, C., 2002. Regeneration of tree species in mexican cloud forest. Tesis de doctorado. Universidad de Edimburgo, Edimburgo, UK, 193 p.

Alvarez-Aquino, C., Williams-Linera, G., Newton, A. C., 2004. Experimental native tree seedling establishment for the restoration of a Mexican cloud forest. *Restoration Ecology* 12, 412-418.

Álvarez-Aquino, C., Williams-Linera, G., Newton, A. C., 2005. Disturbance effects on the seed bank of Mexican cloud forest fragments. *Biotropica* 37, 337-342.

Anderson, M. J., Gorley, A. M. J., Clarke, K. R., 2008. PERMANOVA + for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E: Plymouth, UK. 214 p.

Atondo-Bueno, E., López-Barrera, F., Bonilla-Moheno, M., Williams-Linera, G., Ramírez-Marcial, N., 2016. Direct seeding of *Oreomunnea mexicana*, a threatened tree species from southeastern Mexico. *New Forests* 47, 845-860.

Bazuin, T., Gerritzen, E., Stelma, K., 1993. Structure analysis of an Andean oak forest in southwest Colombia. Tesis. Larenstein International School for Higher Agricultural Education, Velp. 64 p.

Benítez, G., Pulido-Salas, M. T. P., Equihua, M., 2004. Árboles multiusos nativos de Veracruz para reforestación, restauración y plantaciones. Instituto de Ecología, A.C, SIGOLFO, CONAFOR, Xalapa, Veracruz, México. 288 p.

Bremer, L. L., Farley, K. A., 2010. Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation* 19, 3893-3915.

Butler, R., Montagnini, F., Arroyo, P., 2008. Woody understory plant diversity in pure and mixed native tree plantations at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 255, 2251- 2263.

Carnevale, N., Montagnini, F., 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology Management* 163, 217–227.

- Challenger, A., Dirzo, R., 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En: Capital natural de México vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pp. 37-73.
- Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533–2547.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A. M., 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84, 45–67.
- Chazdon, R. L., 2003. Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6, 51-71.
- 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.
- Contreras, P. S., Ornelas, J. F., 1999. Reproductive conflicts of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) a distylous shrub of a tropical cloud forest in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 219, 225-241.
- Crawley, M. J., 2013. *The R Book*. Segunda edición. John Wiley and Sons Ltd, 1076 p.
- Cubiña, A., Aide, T. M. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33, 260-267.
- Cusack, D., Montagnini, F., 2004. The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 188, 1–15.
- da Silva, G.F., Curto, R.D.A., Soares, C.P.B. y Piassi, L.C., (2012) Evaluation of height measurement methods in natural forests. *Revista Arvore* 36, 341–348.

De la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Howe, H. F., 2013. Early recruitment dynamics in tropical restoration. *Ecological applications* 23, 1124-1134.

Denslow, J. S., Guzman, S., 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of vegetation Science* 11, 201-212.

Douterlungne, D., Levy-Tacher, S. I., Golicher, D. J., Dañobeytia, F. R., 2010. Applying indigenous knowledge to the restoration of degraded tropical rain forest clearings dominated by bracken fern. *Restoration Ecology* 18, 322-329.

Flores, C., 2011. Cartografía de la vegetación y relaciones vegetación-ambiente en la microcuenca del río Citlalapa, Huatusco, Veracruz. Tesis de Maestría, Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Veracruz, México, 84 p.

Gallina S., Gonzáles-Romero A., Manson R. H., 2008. Mamíferos pequeños y medianos. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehlreter, K (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, pp. 161-180.

García, J. G., Toledo, T., 2008. Epífitas vasculares: bromelias y orquídeas. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehlreter, K (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, pp. 69-82.

Geissert, D., Ibáñez, A., 2008. Calidad y ambiente físico-químico de los suelos. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehlreter, K (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, pp. 213-222.

González-Romero, A., Murrieta-Galindo, R., 2008. Anfibios y reptiles. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehlreter, K (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, pp.135-147.

Grau, H. R., Carilla, J., Gil-Montero, R., Villalba, R., Araoz, E., Masse, G., de Membiela, M., 2010. Environmental history and forest regeneration dynamics in a degraded valley of north-west Argentina's cloud forests. En: Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., Hamilton, L. S. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 597-604.

Guariguata, M. R., Chazdon, R. L., Denslow, J. S., Dupuy, J. M., Anderson, L., 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132, 107-120.

Guariguata, M. R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148, 185-206.

Häger, A. 2010. The effect of climate and soil conditions on tree species turnover in a tropical montane cloud forest in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 8, 1489-1506.

Hamilton, L. S., 1995. Mountain Cloud Forest Conservation and Research: A Synopsis. *Mountain Research and Development* 15, 259-266.

Hernández-Ladrón de Guevara, I., Rojas-Soto, O. R., López-Barrera, F., Puebla-Olivares, F., Díaz-Castelazo, C., 2012. Dispersión de semillas por aves en un paisaje de bosque mesófilo en el centro de Veracruz, México: Su papel en la restauración pasiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 85, 89-100.

Holl, K. D., 1999. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, Microclimate, and Soil. *Biotropica* 31, 229-242.

Holl, K. D., 2002. Tropical moist forest. En: Perrow, M. R., Davy, A. J. (Eds.), *Hand-book of ecological restoration*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 539-558.

Holl, K. D., 2007. Old field vegetation succession in the neotropics. En: Hobb, R. J., Cramer, V. A. (Eds.), *Old Fields*. Island Press, Washington, DC, pp. 93-117.

Holl, K. D., Loik, M. E., Lin, E. H. V., Samuel, I. A., 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8, 339–349.

Holl, K. D., Crone, E. E., Schultz, C. B., 2003. Landscape restoration: moving from generalities to methodologies. *BioScience* 53, 491-502.

Holl, K. D., Aide, T. M., 2011. When and where to actively restore ecosystems?. *Forest Ecology and Management* 261, 1558-1563.

Holl, K. D., Reid, J. L., Chaves-Fallas, J. M., Oviedo-Brenes, F. y Zahawi, R. A., 2017. Local tropical forest restoration strategies affect tree recruitment more strongly than does landscape forest cover. *Journal of Applied Ecology* 54:1091-1099.

Hölscher, D., Köhler, L., Kappelle, M., Leuschner, Ch., 2010. Ecology and use of old-growth and recovering montane oak forests in the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. En: Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., Hamilton, L. S. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 610-617.

Hsieh, T.C., Ma, K. H., Chao, A., 2016. iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7, 1451-1456.

Jimenez, W., Chaverri, A., Miranda, R., Rojas, M. I., 1988. Aproximaciones silviculturales al manejo de un robledal (*Quercus* spp.) en San Gerardo de Dota, Costa Rica. *Turrialba* 38, 208-214.

Joseph, M., Wunderle, Jr., 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99, 223-235.

Kammesheidt, L., 1998. The role of tree sprouts in the restoration of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash- and-burn agriculture in eastern Paraguay. *Plant Ecology* 139, 155-165.

Kammesheidt, L., 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash and burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Journal of tropical Ecology* 15, 143-157.

Kanowski, J., Catterall, C. P., Wardell-Johnson, G. W., Proctor, H., Reis, T., 2003. Development of forest structure on cleared rainforest land in eastern Australia under different styles of reforestation. *Forest Ecology and Management* 183, 265-280.

Kappelle, M., Geuze, T., Leal, M. E., Cleef, A. M., 1996. Successional age and forest structure in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Journal of Tropical Ecology* 12, 681-698.

Lamb, D., Erskine, P. D., Parrotta, J. A., 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310, 1628-1632.

Letcher, S. G., Chazdon, R. L., 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41, 608-617.

López-Barrera, F., Landgrave, R. 2008. Variación de la biodiversidad a nivel paisaje. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehlreter, K (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, pp. 259-269.

López-Barrera, F., García-Franco, J.G., Mehlreter, K., Rojas-Soto, O., Aguirre A., Landgrave R., Ortega-Pieck, A., Montes-Hernández, B., Aguilar-Dorantes, K., Díaz-Sánchez, A. A., Vázquez-Carrasco, G., Rojas Santiago, B. B., 2016. Ecología de la restauración del bosque nublado en el centro de Veracruz. En: Ceccon, E., Martínez-Garza, C. (eds.), *Experiencias mexicanas en la restauración de los ecosistemas*. CONABIO-CRIM-UNAM, México, pp. 103-129.

López-Toledo, L., Martínez-Ramos, M., 2011. The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasión?. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82, 663-678.

Lugo, A. E., 1992. Comparison of Tropical Tree Plantations with Secondary Forests of Similar Age. *Ecological Monographs* 62, 1-41.

- Magurran, A. E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, 256 p.
- Manson, R. H., Sosa, V. J., Contreras, A., 2008. Efectos del manejo sobre la biodiversidad: síntesis y conclusiones. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehltreter, K (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, pp.279-302.
- Marín-Spiotta, E. M., Ostertag, R., Silver, W. L., 2007. Long-term patterns in tropical reforestation: plant community composition and aboveground biomass accumulation. *Ecological applications* 17, 828-839.
- Marrs, R. H., Watt, A. S., 2006. Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology* 94, 1272-1321.
- Mehlreter, K., 2008. Helechos. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehlreter, K (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, pp.83-93.
- Meli, P., Holl, K. D., Rey Benayas, J. M., Jones, H. P., Jones, P. C., Montoya, D., Mateos, D. M., 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PLoS ONE* 12, 1-17.
- Montagnini, F., 2008. Management for Sustainability and Restoration of Degraded Pastures in the Neotropics. En: Myster, R. W. (Ed.), *Post-Agricultural Succession in the Neotropics*. Springer, New York, USA, pp. 265- 295.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley, New York, 547 p.
- Muñiz-Castro, M. A., 2008. Sucesión secundaria y establecimiento de especies arbóreas nativas para restauración de bosque mesófilo de montaña en potreros abandonados del centro de Veracruz. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 174 p.

Muñiz-Castro, M. A., Williams-Linera, G., Benayas, J. M., 2006. Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 22, 431-440.

Muñiz-Castro, M. A., Williams-Linera, G., Martinez-Ramos, M., 2012. Dispersal mode, shade tolerance, and phytogeographical affinity of tree species during secondary succession in tropical montane cloud forest. *Plant Ecology* 213, 339-353.

Muñiz-Castro, M. A., Williams-Linera, G., Benítez-Malvido, J., 2015. Restoring montane cloud forest: establishment of three Fagaceae species in the old fields of central Veracruz, México. *Restoration Ecology* 23, 26-33.

Murcia, C. 1997. Evaluation of Andean alder as a catalyst for the recovery of tropical cloud forests in Colombia. *Forestry Ecology and Management* 99, 163-170.

Nadkarni, N. M., Matelson, T. J., Haber, W. A., 1995. Structural characteristics and floristic composition of a Neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. 11, 481-495.

Norden, N., 2014. Del porqué la regeneración natural es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia Forestal* 17, 247-261.

Norden, N., Angarita, H. A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., Van Breugel, M., Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Vandermeer, J., Williamson, G. B., Finegan, B., Mesquita, R., Chazdon, R. L., 2015. Successional dynamics in neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112, 8013-8018.

Orozco-Zamora, C., Montagnini, F., 2007. Lluvia de semillas y sus agentes dispersores en plantaciones forestales de nueve especies nativas en parcelas puras y mixtas en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente (Costa Rica)* 49, 131-140.

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.

Ortiz-Cólin P. N., 2015. Regeneración arbórea en bosque mesófilo de montaña con tala selectiva crónica en Veracruz, México. Tesis de maestría, Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México. 46 p.

Pedraza, R. A., Williams-Linera, G., 2003. Evaluation of native tree species for the rehabilitation of deforested areas in a Mexican cloud forest. *New Forests* 26, 83–99.

Parrota, J. A., 1992. The role of plantation forest in rehabilitating degraded tropical ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 41, 115-133.

Parrota, J. A., Turnbull, J. W., Jones, N., 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99, 1–7.

Pascarella, J. B., Aide, T. M., Serrano, M. I., Zimmerman, J. K., 2000. Land-Use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3, 217-228.

Ramírez-Marcial, N., González-Espinoza, M., Williams-Linera, G., 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154, 311-326.

Rasiah, V., Florentine, S. K., Williams, B. L., Westbrook M. E., 2004. Soil properties dynamics under abandoned pasture in deforested tropical rainforest in Aaustrialia. *Geoderma* 120, 35-45.

Reid, J. L., Holl, K. D., Zahawi, R. A., 2015. Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. *Ecological applications* 25, 1072-1082.

Rocha-Loredo, A., Ramírez-Marcial, N., 2009. Producción y descomposición de hojarasca en diferentes condiciones sucesionales del bosque de pino-encino en Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 84, 1-12.

Ruiz-Jaen M. C., Aide, T. M., 2005a. Vegetation structure, species diversity, and ecosystem processes as measures of restoration success. *Forest Ecology and Management* 218, 159-173.

- Ruiz-Jaen M. C., Aide, T. M., 2005b. Restoration success: How is it being measured?. *Restoration Ecology* 13, 569-577.
- Rüger, N., Williams-Linera, G., Huth, A., 2010. Modeling the dynamics of tropical montane cloud forest in central Veracruz, Mexico. En: Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., Hamilton, L. S. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 584-593.
- Saldarriaga, J. G., West, D. C., Tharp, M. L., Uhl, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper rio negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76, 938-958.
- Sampaio, A. B., Holl, K. D., Scariot, A., 2007. Does restoration Enhance regeneration of seasonal deciduous forests in pastures in central Brazil? *Restoration Ecology* 15, 462-471.
- Scatena F. N., Bruijnzeel, L. A., Bubb P., Das, S., 2010. Setting the stage. En: Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., Hamilton, L. S. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 3-13.
- SER (Society for Ecological Restoration), 2004. Society for ecological restoration international's primer of ecological restoration. <http://www.ser.org/resources/resources-detail-view/ser-internationalprimer-on-ecological-restoration>.
- Shono, K., Davies, S. J., Kheng, C. Y., 2006. Regeneration of native plant species in restored forests on degraded lands in Singapore. *Forest Ecology and Management* 237, 574-582.
- Sosa, V., Hernández-Salazar, E., Hernández-Conrique, D., Castro-luna, A. A., 2008. Murciélagos. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehlreter, K (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, pp. 181-192.
- Suganuma, M. S., Durigan, G., 2015. Indicators of restoration success in riparian tropical forests using multiple reference ecosystems. *Restoration Ecology* 23, 238–251.

Suyapa, L. 2006. Validación de modelos de crecimiento obtenidos a partir de un análisis fustal en bosques naturales de *Quercus sapotifolia* en tres municipios de La Paz, Honduras. Tesis de ingeniería, Escuela Nacional de Ciencias Forestales, Siguatepeque, Comayagua, Honduras, 108 p.

Tejada-Cruz, C., Gordon, C. E., 2008. Aves. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehlreter, K (Eds.), Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, pp. 149-160 .

Thijs, K. W., Aerts, R., Van de Moortele, P., Musila, W., Gulinck, H., Muys, B., 2014. Contrasting Cloud Forest Restoration Potential between Plantations of Different Exotic Tree Species. *Restoration Ecology* 22, 472- 479.

Toledo-Aceves, T., Swaine, M. D., 2008. Effect of lianas on tree regeneration in gaps and forest understory in a tropical forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* 19, 717–728.

Toledo-Aceves, T., Meave, J. A., González-Espinoza, M., Ramírez-Marcial, N., 2011. Tropical montane cloud forests: Current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management* 92, 974-981.

Uhl, C., Clark, K., 1983. Seed ecology of selected Amazon basin successional species. *Botanical Gazette* 144, 419-425.

Wikum, D. A., Shanholtzer, G. F., Application of the Bran-Blanquet cover-abundance scale for vegetation analysis in land development studies. *Environmental Management* 2, 323-329.

Williams-Linera, G., 1991. Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento “El Triunfo”, Chiapas. *Acta Botanica Mexicana* 13, 1-7.

Williams-Linera, G., 1993. Soil seed banks in four lower montane forests of México. *Journal of Tropical Ecology* 9, 321-337.

Williams-Linera, G., 2002. Tree species richness, complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 11, 1825–1843.

Williams-Linera, G., López-Gómez, A., 2008. Estructura y diversidad de la vegetación leñosa. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehltreter, K (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, pp. 55-69.

Williams-Linera, G., Álvarez-Aquino, C., Pedraza, R. A., 2010. Forest restoration in the tropical montane cloud forest belt of central Veracruz, Mexico. En: Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., Hamilton, L. S. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 618-627.

Williams-Linera, G., Toledo-Garibaldi, M., Hernández, C.G., 2013. How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico?. *Plant Ecology* 214, 685-701.

Williams-Linera, G., Bonilla-Moheno, M., López-Barrera, F., 2016. Tropical cloud forest recovery: The role of seed Banks in pastures dominated by an exotic grass. *New Forests* 47, 481-496.

Wilson, S. J., Rhemtulla, J. M. 2016. Acceleration and novelty: community restoration speeds recovery and transforms species composition in Andean cloud forest. *Ecological Applications* 26, 203-218.

Wortley, L., Hero, J. M., Howes, M., 2013. Evaluating Ecological Restoration Success: A Review of the Literature. *Restoration Ecology* 21, 537-543.

Zahawi, R. A., Holl, K. D., Cole, R. J., Leighton, R., 2013. Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Journal of Applied Ecology* 50, 88-96.

Zanne, A. E., Chapman, C. A., 2001. Expediting reforestation in tropical grasslands: distance and isolation from seed sources in plantations. *Ecological Applications* 11, 1610-1621.

Apéndices

Apéndice A. Efecto de diferentes estrategias de restauración sobre características estructurales (promedio \pm 1EE) del bosque mesófilo de montaña en Las Cañadas, Veracruz, México. Letras distintas denotan diferencias en contrastes ($P \leq 0.05$). La variable densidad fue analizada con el número de individuos en 200 m² para adultos (≥ 10 cm DN), 25 m² para juveniles (> 1.5 m de altura y < 10 cm DN) y 6.25 m² para plántulas (≥ 0.3 m a 1.5 m de altura). Las diferencias en cobertura del dosel están determinadas a partir de valores transformados con arcoseno. DN =diámetro a 1.3 m de altura. E-PP= Densidad excluyendo a la especie *Palicourea padifolia*.

Variable	Boque conservado	Restauración activa plantación mixta	Restauración pasiva adyacente al bosque	Restauración pasiva no adyacente al bosque
Área basal (m ² /ha)	44.27 ^a \pm 4.73	19.70 ^b \pm 2.10	12.44 ^c \pm 1.47	11.83 ^c \pm 1.30
Altura (m)	24.52 ^a \pm 1.15	18.97 ^b \pm 1.18	14.10 ^c \pm 1.32	13.95 ^c \pm 1.22
Densidad (No. adultos/ha)	614.7 ^a \pm 50.3	462.5 ^b \pm 31.8	350 ^b \pm 48.7	350 ^b \pm 38.1
DN (cm)	24.65 ^a \pm 1.21	20.23 ^b \pm 0.89	17.96 ^{bc} \pm 0.79	17.02 ^c \pm 0.64
Cobertura dosel (%)	77.97 ^a \pm 1.28	70.91 ^b \pm 1.56	67.70 ^b \pm 1.86	57.40 ^c \pm 1.90
Densidad (No. plántulas/m ²)	1.68 ^a \pm 0.15	0.60 ^b \pm 0.10	0.80 ^b \pm 0.10	0.30 ^c \pm 0.06
Densidad E-PP (No. plántulas/m ²)	1.62 ^a \pm 0.14	0.44 ^b \pm 0.09	0.56 ^b \pm 0.07	0.26 ^c \pm 0.05
Densidad (No. juveniles /m ²)	0.59 \pm 0.04	0.38 \pm 0.04	0.44 \pm 0.05	0.43 \pm 0.05
Densidad E-PP (No. juveniles /m ²)	0.55 ^a \pm 0.04	0.23 ^b \pm 0.03	0.21 ^b \pm 0.03	0.28 ^b \pm 0.03
Cobertura total pioneras (%)	8 ^a \pm 2.24	76.42 ^b \pm 4.34	5.15 ^b \pm 5.01	84.17 ^b \pm 4.22
<i>Pteridium</i> (%)	0	1.15 \pm 0.64	3.88 \pm 2.19	13.77 \pm 3.88
<i>Selaginella</i> (%)	5.56 \pm 1.94	22.23 \pm 3.53	33.83 \pm 5.37	29.20 \pm 4.15
Pastos (%)	0.36 \pm 0.36	35.89 \pm 3.78	19.33 \pm 4.69	30.50 \pm 2.59
<i>Piper</i> (%)	2.20 \pm 0.83	17.39 \pm 3.42	10.27 \pm 4.25	6.48 \pm 2.41
Trepadoras (%)	0	0	7.96 \pm 3.81	4.37 \pm 1.24

Apéndice B. Resultados de la prueba de contrastes para evaluar diferencias en la estructura entre diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña en Las Cañadas, Veracruz, México. BC= Bosque conservado, RAN= Restauración activa con plantación mixta de especies nativas, RP1= Restauración pasiva adyacente al bosque conservado y RP2= Restauración pasiva no adyacente al bosque conservado. Adultos ≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura, juveniles > 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura y plántulas ≥ 0.3 m a 1.5 m de altura. Las diferencias en cobertura del dosel están determinadas a partir de valores transformados con arcoseno. E-PP= Densidad excluyendo a la especie *Palicourea padifolia*.

Variable	BC - RAN		BC - RP1		BC - RP2		RAN - RP1		RAN - RP2		RP1 - RP2	
	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Área basal (m ² /ha)	4.798	< 0.001	5.944	< 0.001	6.501	< 0.001	2.729	0.008	3.165	0.002	0.318	0.751
Altura (m)	3.356	< 0.001	5.941	< 0.001	6.287	< 0.001	2.74	0.009	2.944	0.005	0.084	0.932
Densidad (No. adultos /200m ²)	2.36	0.021	4.005	< 0.001	4.205	< 0.001	1.868	0.066	1.95	0.056	1.02E-09	1
DN (cm)	2.936	0.005	4.604	< 0.001	5.537	< 0.001	1.895	0.065	2.902	0.005	0.907	0.369
	<i>Z</i>	<i>P</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>
Densidad (No. plántulas/6.25m ²)	5.42	< 0.001	3.65	< 0.001	7.81	< 0.001	1.52	0.34	2.86	0.01	4.17	< 0.001
Densidad (E-PP) (No. plántulas/6.25m ²)	7.08	< 0.001	5.66	< 0.001	9.76	< 0.001	1.22	0.59	4.03	< 0.001	4.87	< 0.001
Densidad (E-PP) (No. juveniles /25m ²)	4.59	< 0.001	4.68	< 0.001	3.75	< 0.001	0.37	0.97	0.76	0.81	1.08	0.61
Cobertura dosel (%)	3.5	< 0.001	4.646	< 0.001	8.948	< 0.001	1.32	0.459	5.46	< 0.001	3.881	< 0.001
Cobertura de plantas pioneras (%)	8.508	< 0.001	7.762	< 0.001	9.642	< 0.001	0.291	0.987	1.491	0.365	1.698	0.258

Apéndice C. Diversidad de adultos (≥ 10 m de diámetro a 1.3 m de altura), plántulas (≥ 0.3 m a 1.5 m) y juveniles (> 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) en condiciones con diferentes estrategias de restauración y bosque mesófilo de montaña en Las Cañadas, Veracruz, México. Los valores de 0D (riqueza) y 1D (exponencial del índice de Shannon) de plántulas y juveniles están dados a un 92% y 96% de cobertura de la muestra (método de interpolación y extrapolación) respectivamente. Entre paréntesis intervalos de confianza al 95%. Las letras denotan diferencias significativas de acuerdo a los intervalos de confianza.

Variable	Bosque conservado	Restauración activa Plantación mixta	Restauración pasiva adyacente al bosque	Restauración pasiva no adyacente al bosque
Adultos				
Cobertura de la muestra	95.7%	93.96%	88.03%	92.44%
Riqueza observada	26	23	26	21
Diversidad (0D)	18.90 ^a (16.68-21.13)	20.09 ^{ab} (16.61-23.57)	30.12 ^b (23.30-36.93)	20.45 ^{ab} (16.47-24.43)
Diversidad (1D)	11.36 ^a (9.88-12.83)	10.77 ^a (8.68-12.87)	17.47 ^b (14.01-21.93)	11 ^a (8.54-13.45)
Plántulas				
Cobertura de la muestra	97.14%	93.46%	92.40%	87.51%
Riqueza observada	34	24	23	15
Riqueza (0D)	22.53 (20.19-24.86)	22.45 (18.75-26.14)	20.45 (16.62-24.28)	17.05 (12.38-21.72)
Diversidad (1D)	13.37 (11.91-14.83)	12.59 (9.80-15.38)	10.81 (8.11-13.50)	11.61 (8.26-14.97)
Juveniles				
Cobertura de la muestra	98.23%	94.53%	95.46%	97.42%
Riqueza observada	37	41	32	31
Riqueza (0D)	30.51 ^a (27.36-33.65)	48.68 ^b (38.73-58.62)	36.87 ^{ab} (28-45.75)	28.89 ^a (25.40-32.38)
Diversidad (1D)	13.33 ^a (12-14.65)	13.27 ^a (10.83-15.71)	8.34 ^b (6.66-10.03)	10.48 ^{ab} (8.93-12.02)

Apéndice D. Resultados de la prueba pareada para evaluar diferencias en la composición de especies entre diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México. Árboles adultos (≥ 10 m de diámetro a 1.3 m de altura), Regeneración (plántulas ≥ 0.3 m a 1.5 m y juveniles > 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura). Los valores de probabilidad fueron ajustados con Bonferroni.

Condiciones	Adultos		Regeneración	
	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Bosque-Plantación Mixta	4.31	< 0.001	4.28	< 0.001
Bosque conservad-Pasiva adyacente al bosque	3.39	< 0.001	4.22	< 0.001
Bosque-Pasiva no adyacente al bosque	4.35	< 0.001	4.81	< 0.001
Plantación mixta-Pasiva adyacente al bosque	2.23	< 0.001	1.69	0.009
Plantación mixta- Pasiva no adyacente al bosque	2.40	< 0.001	1.71	0.009
Pasiva adyacente al bosque- Pasiva no adyacente al bosque	1.33	0.38	1.65	0.013

Apéndice E. Valor de importancia relativa de las especies de árboles adultos (≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México.

Especie	Bosque conservado	Restauración activa Plantación mixta	Restauración pasiva Adyacente al bosque	Restauración pasiva no adyacente al bosque
<i>Acacia angustissima</i>			1.00	3.79
<i>Acacia pennatula</i>		2.25	1.01	
<i>Alchornea latifolia</i>	4.44		4.52	
<i>Annona cherimola</i>				2.56
<i>Beilschmiedia mexicana</i>	7.54		1.44	
<i>Brunellia mexicana</i>		2.13	3.78	7.25
<i>Bunchosia</i> sp.	2.36		2.68	
<i>Cestrum tomentosum</i>			2.21	
<i>Cinnamomum effusum</i>	2.13	1.51		0.93
<i>Citharexylum</i> sp.			5.63	
<i>Clethra alcoceri</i>		0.76		
<i>Clethra</i> sp.	3.46	3.72	9.93	8.78
<i>Cojoba arborea</i>	3.37			
<i>Eugenia mexicana</i>	3.40			
<i>Frangula capreifolia</i>		1.48	4.64	2.92
<i>Fraxinus uhdei</i>		2.48		
<i>Hampea integerrima</i>		0.71	1.76	
<i>Hedyosmum mexicanum</i>			1.11	0.98
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	0.61			
<i>Ilex</i> sp.	3.86			
<i>Ilex tolucana</i>	0.60			
<i>Juglans pyriformis</i>		8.00		
<i>Lippia myrioccephala</i>		1.56	1.45	0.98
<i>Liquidambar styraciflua</i>	0.57	18.98	1.79	3.09
<i>Lonchocarpus</i> aff. <i>Hydrophilus</i>			1.01	
<i>Lonchocarpus</i> sp.				0.93
<i>Meliosma alba</i>		0.76	1.37	
<i>Myrsine coriacea</i>		14.93	17.37	24.11
<i>Ocotea psychotrioides</i>				0.94
<i>Persea longipes</i>	0.52			
<i>Platanus mexicana</i>		2.04		
<i>Quercus</i> aff. <i>xalapensis</i>		0.77		
<i>Quercus insignis</i>	9.42	0.86	3.14	
<i>Quercus lancifolia</i>	11.34	5.76		

<i>Quercus paxtalensis</i>	30.53			1.44		
<i>Quercus sapotifolia</i>		11.04			9.78	
<i>Saurauia pedunculata</i>				2.45	6.11	
<i>Sideroxylon aff. contrerasii</i>	0.57					
<i>Siparuna sp.</i>	0.72					
<i>Solanum nigricans</i>		1.47		6.27	0.99	
<i>Styrax glabrescens</i>	3.76					
<i>Symplocos limoncillo</i>	1.06				1.11	
<i>Tapirira mexicana</i>	0.56					
<i>Telantophora grandifolia</i>	0.50			1.26		
<i>Toxicodendron striatum</i>	0.55			4.10	2.66	
<i>Trema micrantha</i>	0.72	15.61		14.09	11.96	
<i>Turpinia insignis</i>	2.02	0.73				
<i>Vernonanthura patens</i>					4.87	
<i>Vismia baccifera</i>	1.42	0.73		1.08	2.03	
<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	3.98	1.70		3.48	3.23	

Apéndice F. Lista de abundancias y especies de árboles adultos (A: ≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura), juveniles (J: > 1.5 m de altura y < 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura) y plántulas (P: ≥ 0.3 m a 1.5 m) en diferentes condiciones de restauración y bosque mesófilo de montaña conservado en Las Cañadas, Veracruz, México.

Familia / Especie	Bosque conservado			Restauración activa Plantación mixta			Restauración pasiva adyacente al bosque			Restauración pasiva no adyacente al bosque		
	<u>A</u>	<u>J</u>	<u>P</u>	<u>A</u>	<u>J</u>	<u>P</u>	<u>A</u>	<u>J</u>	<u>P</u>	<u>A</u>	<u>J</u>	<u>P</u>
Actinidiaceae												
<i>Saurauia villosa</i>			1									
<i>Saurauia pedunculata</i>					2		2			7		
Anacardiaceae												
<i>Tapirira mexicana</i>	1	5	1							1		
<i>Toxicodendron striatum</i>	1	1	1		1		3	4	1	2	5	1
Annonaceae												
<i>Annona cherimola</i>					1					1	1	
Aquifoliaceae												
<i>Ilex sp.</i>	10	10										
<i>Ilex toluicana</i>	1											
Araliaceae												

<i>Oreopanax echinops</i>			1										
Asteraceae													
<i>Ageratina</i> sp.			16	3									
<i>Telantophora grandifolia</i>	1				1		1	1					3
<i>Vernonanthura patens</i>												6	4
Cannabaceae													
<i>Trema micrantha</i>	1				22			12				8	
Chloranthaceae													
<i>Hedyosmum mexicanum</i>								1				1	3
Clethraceae													
<i>Clethra alcoceri</i>					1								
<i>Clethra</i> sp.	6		1	7	3		8	3				10	3
Cornaceae													
<i>Cornus florida</i>			1										
Euphorbiaceae													
<i>Gymnanthes riparia</i>					5	3							3
<i>Alchornea latifolia</i>	9	1					4						1
<i>Cnidoscoulus</i> sp.													
Fabaceae													
<i>Cojoba arborea</i>	7	5	9										
<i>Inga jinicuil</i>								2					
<i>Inga</i> sp.		1	6										
<i>Inga vera</i>		5	2										
<i>Lonchocarpus</i> aff.		3	1		1	1	1						
<i>Hydrophilus</i>													
<i>Lonchocarpus</i> sp.												1	
<i>Acacia pennatula</i>				3			1						
<i>Calliandra houstoniana</i>					1	2		1				32	1
<i>Acacia angustissima</i>							1					4	
Fagaceae													
<i>Quercus</i> aff.		1		1	9	1				1			1
<i>xalapensis</i>													
<i>Quercus insignis</i>	12	2	2	1	1	1	2	5	1				2
<i>Quercus lancifolia</i>	22	14	6	5	4	4		1	1				1
<i>Quercus sapotifolia</i>				17	18	20						10	2
<i>Quercus paxtalensis</i>	63	10	24			1	1	2					2
Hamamelidaceae													
<i>Liquidambar styraciflua</i>	1			29	5		1					2	3
Hypericaceae													
<i>Vismia baccifera</i>	4			1			1	1				2	2
Juglandaceae													

<i>Juglans pyriformis</i>				9	4	1						2
Lauraceae												
<i>Beilschmiedia mexicana</i>	23	123	68		2		1	6	8			
<i>Cinnamomum effusum</i>	4	18	10	2	12	8		4	3	1	2	1
<i>Nectandra salicifolia</i>		2										
<i>Ocotea psychotrioides</i>		58	40		5	10		9	4	1		
<i>Persea cinerascens</i>	1				1						1	4
<i>Persea longipes</i>			1		2			1				
<i>Persea schiedeana</i>												
Malpighiaceae												
<i>Bunchosia</i> sp.	7	5	19				2					
Malvaceae												
<i>Hampea integerrima</i>		2	2	1	2	2	1	1	2			
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	1	1										
Melastomataceae												
<i>Conostegia aff.icosandra</i>					1							
<i>Conostegia arborea</i>		7	4									
<i>Conostegia xalapensis</i>					1			1			2	
<i>Miconia globulifera</i>		10	11		1	1						
<i>Miconia laevigata</i>		3	4		28	7		31	21		46	4
<i>Miconia mexicana</i>			1		10				1		16	1
Monimiaceae												
<i>Mollinedia</i> sp.		5	11									
Moraceae												
<i>Moraceae</i> sp.								1				
<i>Trophis</i> sp.		11	10									
Myrsinaceae												
<i>Myrsine coriacea</i>				31	13	8	19	7	6	35	40	3
<i>Ardisia compressa</i>		7	2			1					4	1
Myrtaceae												
<i>Eugenia mexicana</i>	8	95	64		1				2			
<i>Eugenia oerstediana</i>		3										
<i>Eugenia xalapensis</i>					1	2					1	
<i>Psidium guajava</i>					2			1				
Oleaceae												
<i>Fraxinus uhdei</i>				4	18							
Platanaceae												
<i>Platanus mexicana</i>				1								
Pricamniaceae												
<i>Picramnia antidesma</i> ssp. <i>fessonia</i>								1	1			

Rhamnaceae												
<i>Frangula capreifolia</i>			1	2	7	3	5	6	5	3	7	5
Rosaceae												
<i>Prunus</i> sp.		1	1									
Rubiaceae												
<i>Palicourea padifolia</i>		39	13		124	32		146	40		114	8
<i>Psychotria trichotoma</i>		26	26		3	5		13	15			22
Rutaceae												
<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	9	7	7	4			3	4		3	6	
<i>Zanthoxylum</i> sp.			3									
Sabiaceae												
<i>Meliosma alba</i>				1			1					
Salicaceae												
<i>Xylosma flexuosa</i>								2	4			
Sapotaceae												
<i>Sideroxylon aff. contrerasii</i>	1		2									
Siparunaceae												
<i>Siparuna</i> sp.	2										1	
Solanaceae												
<i>Cestrum elegans</i>								3	1			
<i>Cestrum nocturnum</i>					1							
<i>Solanum nigricans</i>				2	5	2	7	17	9	1	5	2
<i>Cestrum</i> sp.					1	3						
<i>Cestrum tomentosum</i>					1		2	2				
<i>Solanum schlechtendalianum</i>					2	1		1			8	1
<i>Zinowiewia integerrima</i>					1							
Staphyleaceae												
<i>Turpinia insignis</i>	4	5		1	8			1			1	
<i>Brunellia mexicana</i>				1			3			5		
Styracaceae												
<i>Styrax glabrescens</i>	8	1	1					1	1			
Symplocaceae												
<i>Symplocos limoncillo</i>	2							5		1	4	
Verbenaceae												
<i>Citharexylon mocinnoi</i>		2			1		6		2			
<i>Citharexylum</i> sp.								4				
<i>Lippia myriocephala</i>				2			2	1		1		
