



Siembra directa de árboles nativos para la restauración de la selva estacionalmente seca

Direct seeding of native tree species for dry forest restoration

Cristina Martínez-Garza^{1,3} , Julio Campo-Alves² , David Valenzuela-Galván¹ , Leslie Alba-García¹ ,
Alondra Nicolás-Medina² 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: La selva estacionalmente seca requiere de acciones de restauración dadas sus altas tasas de deforestación. Para su restauración se ha sugerido el uso de la siembra directa, que se refiere a la colocación de semillas directamente en el suelo. El objetivo de este trabajo fue evaluar el éxito de la siembra directa de semillas de árboles de nueve especies nativas.

Métodos: La emergencia se evaluó durante 30 días y la sobrevivencia después de un año para cuatro especies sucesionales tempranas y cinco tardías sembradas en hábitats con distinta cobertura de hierbas y árboles en dos áreas bajo restauración en Morelos y Puebla, México.

Resultados clave: Las especies más exitosas por su emergencia y sobrevivencia de plántulas fueron las sucesionales tempranas: *Spondias purpurea* (16.79%) en El Limón y *Senegalia macilenta* (20.38%) en Teotlalco; el resto de las especies presentaron porcentajes de éxito de <10%. En ambas localidades, el estatus sucesional de las especies no explicó el porcentaje de emergencia. La cobertura de hierbas y árboles favoreció la emergencia de las especies tardías, mientras que las tempranas no respondieron a la cobertura; lo opuesto se observó con la sobrevivencia de las plántulas: las tardías no respondieron a los cambios en la cobertura vegetal.

Conclusiones: La mayor mortalidad de plántulas se registró en los sitios sin intervención de restauración, debido en parte a la falta de cobertura vegetal. Dado que el éxito de las especies por estatus sucesional y entre coberturas fue altamente variable, se recomienda: 1) usar distintas combinaciones de semillas de especies tempranas y tardías para la siembra directa bajo coberturas contrastantes, 2) establecer una cobertura con árboles de rápido crecimiento bajo la cual se siembren las semillas de especies que se benefician de la sombra y, 3) favorecer la sucesión natural para aumentar el éxito de la siembra directa.

Palabras clave: El Limón de Cuauchichinola, especies no-pioneras, pioneras, selva baja caducifolia, Sierra de Huautla, Teotlalco.

Abstract:

Background and Aims: Dry forest is in extreme need of restoration given its high deforestation rates. For its restoration, direct seeding, which refers to the sowing of seeds directly in the soil, has been suggested. The objective of this study was to evaluate the success of direct seeding of nine native tree species.

Methods: Emergency was evaluated for 30 days and survival for one year for four early-successional and five late-successional tree species sown in habitats with different cover of herbs and trees in two areas under restoration in Morelos and Puebla, Mexico.

Key results: The most successful species given emergence and seedling survival were the early successional trees *Spondias purpurea* (16.79%) in El Limón, and *Senegalia macilenta* (20.38%) in Teotlalco; the other tree species had <10% of success. In both localities, successional status of the sown tree species was not a good predictor of emergence percentage. The cover of herbaceous and trees favored the emergence of late-successional species, while the early-successional species did not respond to plant cover; the opposite was true for seedling survival: late-successional species did not respond to plant cover changes.

Conclusions: The highest mortality was registered in those areas without restoration intervention due in part, to the lack of plant cover. Also, since tree performance varied greatly by successional status and among covers, we recommend: 1) using different combination of early and late-successional tree species for direct seeding under contrasting covers and 2) establishing a cover with fast-growing trees under which the seeds of species that benefit from shade are sown and 3) to favor natural succession to increase the success of direct seeding.

Key words: El Limón de Cuauchichinola, non-pioneer species, pioneer species, seasonally dry tropical forest, Sierra de Huautla, Teotlalco.

¹Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad 1001, Colonia Chamilpa, 62209 Cuernavaca, Morelos, México.

²Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, Circuito exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 4510 Cd. Mx., México.

³Autor para la correspondencia: cristina.martinez@uaem.mx

Editor de sección: Moisés Méndez Toribio.

Recibido: 17 de julio de 2021.

Revisado: 13 de octubre de 2021.

Aceptado por Pilar Angélica Gómez Ruiz: 28 de junio de 2022.

Publicado Primero en línea: 18 de agosto de 2022.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 129 (2022).

 Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

Citar como: Martínez-Garza, C., J. Campo-Alves, C. Valenzuela-Galván L. Alba-García y A. Nicolás-Medina. 2022. Siembra directa de árboles nativos para la restauración de la selva estacionalmente seca. Acta Botanica Mexicana 129: e1917. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.1917>



Introducción

En México, la selva estacionalmente seca (*sensu Bullock et al., 1995*), también llamada bosque tropical caducifolio (*sensu Rzedowski, 2006*) o selva baja caducifolia (*sensu Miranda y Hernández, 1963*) ocupaba originalmente 33.5 millones de hectáreas, según la carta de vegetación potencial para México elaborada por el Instituto Nacional de Estadística y Geografía (*Challenger y Soberón, 2008*). Este ecosistema ha presentado altas tasas de deforestación y degradación debido a actividades antropogénicas (*Trejo y Dirzo, 2000*). Además, muchas comunidades humanas establecidas en este ecosistema utilizan los recursos que en ellos se generan (p. ej., *Maldonado et al., 2013*). Para 2003, en los estados de su distribución original, solo quedaba 20% de selva conservada (8 millones de hectáreas; *Challenger y Soberón, 2008*). Estas cifras revelan la necesidad urgente de restaurar este ecosistema.

En 2016 se llevó a cabo una búsqueda exhaustiva de proyectos de restauración en ecosistemas terrestres de México; para esto, se utilizaron sistemas informáticos y también se consultó a personas e instituciones académicas, gubernamentales y no gubernamentales (*Méndez-Toribio et al., 2018*). Esta revisión localizó proyectos realizados entre 1979 a 2016, y reveló que había menos proyectos de restauración en la selva estacionalmente seca en comparación con los realizados en la selva húmeda y en el bosque templado (*Martínez-Garza et al., 2021*). Para la restauración ecológica se pueden emplear acciones de intervención mínima o máxima que requieren diferentes niveles de inversión y de conocimiento: la llamada intervención mínima (*Martínez-Garza et al., 2016*), o regeneración natural no asistida (*Chazdon y Guariguata, 2016*), se refieren a favorecer la recuperación natural de los ecosistemas (i.e., sucesión natural) mediante la exclusión de la fuente de perturbación antrópica; la intervención máxima o regeneración asistida involucra el establecimiento de plántulas de especies nativas propagadas en viveros y trasplantadas al sitio que se pretende restaurar (*Lamb et al., 2005*). En sitios alejados de una fuente de semillas, se espera que la cobertura vegetal se establezca más rápidamente en la intervención máxima que en la mínima (*Martínez-Garza et al., 2016*). Para establecer los niveles mínimos de restauración se requiere menos inversión en presupuesto y menos cono-

cimientos en comparación con lo requerido para establecer los niveles máximos de restauración (*Zahawi et al., 2014*). Finalmente, *Martínez-Garza et al. (2022)* revelaron que las limitaciones ecológicas mencionadas con mayor frecuencia para hacer restauración en la selva estacionalmente seca de México, estaban relacionadas al conocimiento para establecer especies nativas en sitios perturbados.

La siembra directa involucra el establecimiento de especies que no se dispersan ni establecen naturalmente en los sitios perturbados, o que lo hacen muy escasamente; esta técnica consiste en colocar semillas directamente en el suelo para favorecer su germinación y establecimiento (p. ej., *Cabin et al., 2002; Lamb et al., 2005; Cole et al., 2011*). La siembra directa implica una menor inversión económica en comparación con el establecimiento de plantaciones, porque no se necesita infraestructura para propagar las plantas, ni mantenimiento antes del trasplante (*Cole et al., 2011; Meli et al., 2018*). Además, la siembra directa evita la mortalidad causada por el estrés del trasplante (*transplant shock*; *Guzmán-Luna y Martínez-Garza, 2016*). Las revisiones de *Ceccon et al. (2016)* y *Grossnickle e Ivetić (2017)* ponen en duda la efectividad de esta técnica, ya que como resultado de condiciones microambientales no óptimas o de la depredación de semillas se ha tenido un bajo porcentaje de emergencia y establecimiento de las especies hasta ahora evaluadas. La revisión de *Palma y Laurance (2015)* sugiere que más especies deben ser evaluadas en diferentes condiciones microambientales. Finalmente, *Leverkus et al. (2021)* plantean que la comparación del éxito de trasplante y de siembra directa requiere de una reevaluación de la literatura científica sobre el tema y del diseño de experimentos para evitar la confusión entre fuentes de variación (p. ej., la edad de los individuos). Una sugerencia de estas revisiones es que la siembra directa debería hacerse simultáneamente con las plantaciones de restauración. Para la selva estacionalmente seca, los estudios de siembra directa revisados fueron dos; entonces, hace falta la evaluación del éxito de esta técnica sola o en conjunción con otras acciones de restauración para este ecosistema.

Hay atributos de los árboles que nos permiten seleccionarlos para la siembra directa. Los árboles sucesionales tempranos tienen una alta capacidad de dispersión hacia los sitios degradados (*Ceccon y Hernández, 2009*). Las se-





millas de estas especies consiguen germinar y establecerse en los sitios degradados o sucesionales tempranos (Fenner, 1987). Las condiciones microambientales típicas de esos sitios incluyen altos niveles de luz y baja humedad (Vieira y Scariot, 2006; Lebrija-Trejos et al., 2010). Así, las especies tempranas son las primeras candidatas para la siembra directa, pero usando densidades muy altas de semillas dada su baja emergencia per cápita (Meli et al., 2018). Por otro lado, los árboles sucesionales tardíos tienen menores probabilidades de llegar a los sitios sucesionales tempranos (Martínez-Garza et al., 2011). Las semillas de muchos de estos árboles pierden agua más lentamente en ambientes semiáridos y asignan menos recursos a testas duras, por lo que, si son llevados a esos sitios, podrían germinar exitosamente sin cobertura vegetal (Daws et al., 2005). Por ejemplo, una evaluación de siembra directa en la selva húmeda de Brasil mostró mayores porcentajes de emergencia de semillas de especies tardías en áreas sin cobertura vegetal en comparación con semillas de especies tempranas (Camargo et al., 2002). Así, podría esperarse que las semillas de especies tardías tengan mayor germinación que las semillas de especies tempranas, pero el micro hábitat donde se siembran será un factor determinante para la sobrevivencia de sus plántulas.

La sobrevivencia inicial de las especies en diferentes condiciones microambientales afecta su establecimiento y crecimiento. Las plántulas de especies tempranas suelen tener altas tasas de crecimiento en condiciones de alta luminosidad (i.e., áreas sin cobertura arbórea); por otra parte, estas plántulas pueden tener baja sobrevivencia debido a la competencia con otras plantas que también requieren luz, como los pastos (Fenner, 1987; Palma y Laurence, 2015). El rápido incremento en altura puede determinar la sobrevivencia de las plántulas, ya que les permite alejar sus hojas de las altas temperaturas del suelo (Ehleringer y Sandquist, 2006). Estas especies también pueden desarrollar raíces más largas para obtener agua y nutrientes (Huante et al., 1992; Martínez-Garza et al., 2013; Paz et al., 2015). Por otra parte, se sabe que las plántulas o juveniles de especies tempranas tienen baja tolerancia a la sequía (Coomes y Grubb, 2003; Paz, 2003; Markesteijn et al., 2011b). En contraste, las especies tardías pueden producir plántulas con mayor capacidad de competencia intra e interespecífica, y

de resistir condiciones microambientales adversas, como la sequía (Paz, 2003; Doust et al., 2006; Tunjai y Elliott, 2012; Ceccon et al., 2016). Algunas especies tardías pueden alcanzar las mismas tasas de crecimiento que las tempranas cuando no están bajo un dosel arbóreo; además, se ha visto que las tardías no se ven tan afectadas al ser sombreadas por otras plantas (Rincón y Huante, 1993; Huante y Rincón, 1998). Así, se espera que en sitios sin cobertura vegetal (i.e., arbórea y herbácea) las plántulas de especies tempranas presenten menor sobrevivencia que las tardías.

El objetivo de este trabajo fue evaluar el éxito de la siembra directa de semillas de cuatro especies tempranas y cinco especies tardías nativas de la selva estacionalmente seca en dos áreas bajo restauración en Morelos y Puebla. Para ambas localidades se puso a prueba la hipótesis de que las especies tardías tienen mayor éxito en la emergencia y sobrevivencia de sus plántulas que las tempranas. Dado que la intervención mínima de restauración puede favorecer el establecimiento no solo de árboles sino también de pastos o helechos (Beltrán et al., 2020), la remoción del estrato herbáceo puede mejorar el desempeño de los árboles. Así, se espera que la remoción de cobertura vegetal favorezca la germinación y establecimiento de las plántulas, especialmente las de especies tardías que pueden ser más resistentes; también esperamos que la siembra directa sea más efectiva junto con las plantaciones de restauración donde podría haber una menor invasión de pastos y helechos debido a la disminución de luz por la presencia de un dosel arbóreo. La evaluación del éxito de la siembra directa de especies tempranas y tardías bajo intervención mínima y máxima permitirá guiar las acciones para acelerar la restauración de la selva estacionalmente seca.

Materiales y Métodos

Descripción de las áreas de estudio

Se establecieron dos proyectos de restauración en la selva estacionalmente seca de la Cuenca del Río Balsas, el primero en El Limón de Cuauchichinola, municipio Tepalcingo, Sierra de Huautla, Morelos, al que llamaremos El Limón de ahora en adelante, y el segundo en Teotlalco, municipio Teotlalco, Puebla; estas localidades están a 17 kilómetros de distancia en línea recta una de la otra (Fig. 1). En ambas localidades el principal tipo de vegetación es la selva



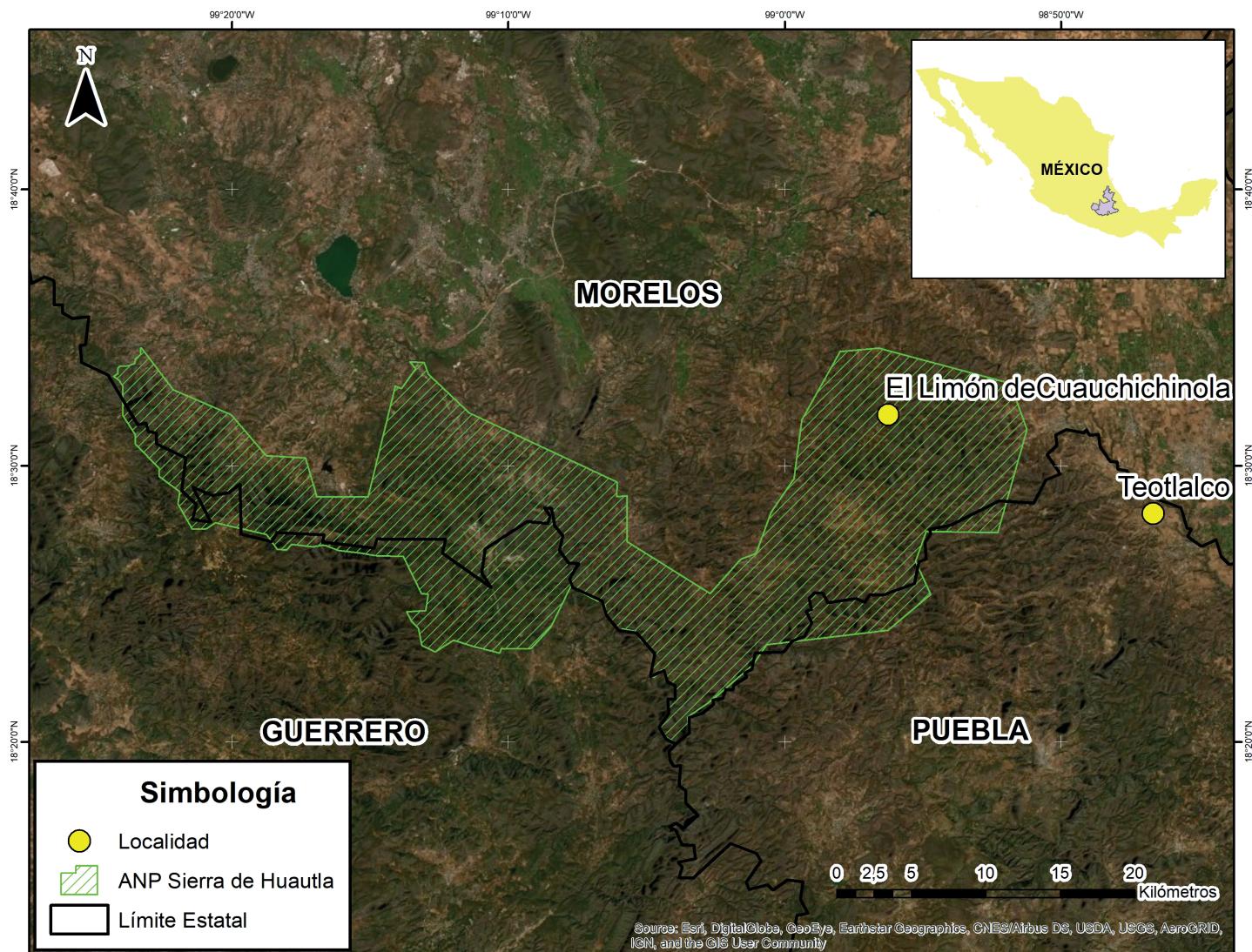


Figura 1: Localización de los sitios de estudio en El Limón de Cuauchichinola, Morelos y Teotlalco, Puebla, México. Se indica el polígono de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla.

estacionalmente seca (Guízar-Nolazco y Sánchez-Velez, 1991; CONANP, 2005) o bosque tropical caducifolio (*sensu* Rzedowski, 2006). En este ecosistema, durante la época de sequía, que dura entre cinco y ocho meses, la mayoría de los árboles pierden sus hojas (Rzedowski, 1978).

Para El Limón, de noviembre a abril se registra una precipitación de <20 mm mes⁻¹ (Rivas-Alonso, 2015); para Teotlalco, en los mismos meses, la precipitación ha sido de <7 mm mes⁻¹ (SMN, 2014). La altura promedio de los árboles es de entre 5 y 15 m, mientras que el grosor promedio de los troncos es <50 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP a 1.30 m del suelo); los árboles presentan troncos con frecuencia retorcidos que se ramifican a corta altura

o desde la base (Rzedowski, 1978). La mayor parte de las especies arbóreas tienen cortezas de colores llamativos, superficies brillantes y sus partes externas se exfolian continuamente (Rzedowski, 1978).

El Limón: este ejido (4256 ha; Maldonado-Almanza, 1997) se encuentra dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH; 18°20'10"N, 98°51'20"O y 18°34'20"N, 98°08'15"O); la REBIOSH tiene una superficie de 59,030 ha y se encuentra al sur del estado de Morelos (CONANP, 2005). El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano y presencia de canícula (Awo'(w)(i')g) (CONANP, 2005). La temperatura media anual es de 24.5 °C; el promedio de precipitación total anual es de 861.83 mm (García,





2004). El 90% de la precipitación se registra entre finales de mayo y finales de octubre (CONANP, 2005). La topografía es accidentada con un intervalo de elevación que va de los 700 a los 2200 m s.n.m. y solo hay valles en el extremo norte del área (CONANP, 2005). El sustrato geológico es abundante en rocas ígneas que datan del Oligoceno-Mioceno y los tipos de suelo dominantes son los feozem hápicos, regosoles éutricos y litosoles en los cuerpos montañosos (SPP, 1981). Los suelos presentan severas limitantes de nitrógeno y fósforo disponible para la producción agrícola, con erosión severa en áreas con vegetación perturbada y agricultura de temporal o con pendientes pronunciadas (>15%) (Saynes et al., 2005; Valdespino et al., 2009). En las áreas conservadas de la REBIOSH, donde se encuentra la localidad de El Limón, las familias de plantas más abundantes por el número de especies son Fabaceae, Poaceae, Asteraceae y Burseraceae; las especies de árboles más comunes son *Conzattia multiflora* (B.L. Rob.) Standl., *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth., *L. divaricatum* (Jacq.) J.F. Macbr. (Fabaceae), y varias especies de los géneros *Bursera* Jacq. ex L. (Buseraceae) y *Ceiba* Mill. (Bombacaceae) (CONANP, 2005).

En este ejido se observa un mosaico de unidades del paisaje que incluyen campos de cultivo de temporal (13%), fragmentos de selva conservada (56%), áreas perturbadas (19%) y selva secundaria (12%) (De León-Ibarra, 2005). La selva donde se localizaron las parcelas para este estudio fue deforestada en la década de 1970 y luego fue utilizada como tierra de cultivo durante aproximadamente seis años. Posteriormente se dejó de cultivar y en ella se desarrolló una vegetación secundaria (com. pers. Gerardo Pacheco) donde se permitió la entrada del ganado y se practicó la extracción selectiva de plantas y animales (de la O-Toris et al., 2012). En la selva secundaria, durante cada época de lluvias, pastorean aproximadamente 600 cabezas de ganado bovino provenientes de Cuautla, Atotonilco y Huichila (Monroy, 1997). El número de cabezas de ganado bovino que pastoreó en esta zona durante la época de lluvias de 2002 a 2012 fue de aproximadamente siete cabezas de ganado por hectárea (de la O-Toris et al., 2012). Al momento de iniciar este estudio, esta selva secundaria tenía aproximadamente 36 años. La densidad de árboles con DAP ≥ 5 cm censados en el 2006 fue de 264 individuos ha⁻¹ de 14 es-

pecies de árboles ha⁻¹, mientras que en la selva conservada aledaña se registraron 905 individuos ha⁻¹ de 26 especies de árboles ha⁻¹ (Martínez-Garza et al., 2011; Arias-Medellín et al., 2014). En el censo antes mencionado, se registró que en la selva secundaria más de 60% de los individuos pertenecían a tres especies: *Vachellia farnesiana* (L.) Wight & Arn. (sinonimia *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex Willd.) (Fabaceae; 75 individuos ha⁻¹), *Ipomoea pauciflora* M. Martens & Galeotti (Convolvulaceae; 50 individuos ha⁻¹) y *Mimosa benthamii* J.F. Macbr. (Fabaceae; 31 individuos ha⁻¹) (Martínez-Garza et al., 2011).

Teotlalco: este ejido (13,712,800 ha) se encuentra en el suroeste del estado de Puebla (18°25'58"N, 98°42'39"O) dentro de la región conocida como Mixteca Baja Poblana. Esta región colinda con los estados de Morelos y Guerrero en un área de 60,063 ha, que se propone se decrete como área natural protegida para que el macizo de selva estacional protegido por la REBIOSH en Morelos, continúe en Puebla; la propuesta puede consultarse en CONANP y CIByC-UAEM (2013). El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw2), presenta una precipitación total anual de 626.2 mm (1951-2010), 95% de la precipitación se presenta entre mayo y octubre (García, 2004). La temperatura media anual es de 23.9 °C (14.6-33.3 °C; CONAGUA, 2013). La topografía es accidentada, con formaciones montañosas de mediana altitud y lomeríos con cañadas y una elevación de 1275 m s.n.m. (Barbosa-Moreno et al., 2012). En esta región de la Mixteca, el material parental predominante es el metamórfico de la era Paleozoica; en zonas de reducida pendiente se encuentran rocas calizas de origen sedimentario reciente y en zonas de elevación media a elevada hay rocas ígneas intrusivas como la andesita; los suelos son poco desarrollados (Barbosa-Moreno et al., 2012). Los tipos de suelo dominantes son leptosol, regosol, phaeozem y gipsisol (INEGI, 2015). En la Mixteca Baja, donde se encuentra la localidad de Teotlalco, las familias de plantas con mayor número de especies son Fabaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae, Burseraceae, Rubiaceae y Cactaceae, las especies más comunes son *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl. (Anacardiaceae), *Haematoxylum brasiletto* H. Karst., *Lysiloma divaricatum*, *Mimosa polyantha* Benth. (Fabaceae), *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), *Stemmadenia bella* Miers (Apocynaceae), varias especies de *Ceiba* (Bombacaceae) y





siete especies de *Bursera* (Burseraceae) (CONANP y CIByC-UAEM, 2013).

De 1970 a 1975, el área donde se localizó la parcela de este estudio fue sembrada con maíz (3-5 kg de semilla por hectárea) mezclado con cacahuate y frijol con fines de autoconsumo (com. pers. Amador Morales Campos y Graciano Villarruel Flores). Las siembras eran de temporal, se utilizó la yunta para arar el suelo y no se agregó ningún tipo de fertilizante ni plaguicida; a partir de 1975 el terreno dejó de ser usado para la agricultura. En 1976, después de que se dejó de cultivar, se desarrolló una vegetación secundaria y se permitió la entrada de ganado durante la época de lluvias; en esta vegetación, las personas de la localidad extraían leña y frutos para consumo y venta local (com. pers. Amador Morales Campos y Graciano Villarruel Flores). Además, en cada época de lluvias entraban de 200 a 300 cabezas de ganado bovino provenientes de localidades vecinas. En octubre, al inicio de la época seca, los animales regresaban a sus lugares de origen y eran mantenidos en establos (CONANP y CIByC-UAEM, 2013). Esta selva secundaria tenía 38 años al momento de iniciar este estudio.

Diseño experimental

En El Limón en 2006, se establecieron ocho parcelas de 50 × 50 m en la selva secundaria que se excluyeron del ganado y de la extracción de recursos; tres más, de las mismas dimensiones, fueron marcadas en áreas donde continuó la entrada de ganado (llamadas de ahora en adelante hábitat perturbado) y tres más se establecieron en la selva más conservada. El rango de elevación para las 14 parcelas excluidas va de 1278 a 1519 m s.n.m. En junio de 2006 se plantaron 560 árboles de 20 especies nativas en cada una de cuatro parcelas excluidas del ganado (Cuadro S1); estas parcelas son llamadas de ahora en adelante hábitat plantación (Carrasco-Carballido y Martínez-Garza, 2011); en las otras cuatro parcelas no se establecieron plantaciones; en ellas se monitoreó la sucesión natural y son llamadas de ahora en adelante, sucesión natural.

En 2008, se registraron 50 especies de herbáceas de 14 familias en las ocho parcelas excluidas de la ganadería y las tres parcelas del hábitat perturbado. La riqueza de herbáceas en las exclusiones y las áreas perturbadas fue similar (3.75 ± 1.1 spp. m⁻²), mientras que la biomasa de her-

báceas fue cuatro veces mayor en las parcelas bajo sucesión natural (95.96 ± 1.2 g m⁻²) en comparación con las áreas perturbadas (22.41 ± 1.3 g m⁻²; de la O-Toris et al., 2012). La herbácea más abundante fue *Paspalum virgatum* L. (Poaceae) con 32 g m⁻² en la sucesión natural y 6.98 g m⁻² en las áreas perturbadas (de la O-Toris et al., 2012). En las ocho parcelas excluidas de ganado, las propiedades del suelo fueron evaluadas de 0-10 y de 10-20 cm de profundidad en los primeros dos años de establecidas las exclusiones (Cuadro S2). Se observó la pendiente en cada parcela y se tomó una muestra de suelo de 200 g en cada sección de la pendiente (alta y baja). Las muestras de suelo se analizaron en el Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), usando analizadores automáticos (SHIMADZU 5005A, Technicon Autoanalyzer II, Kyoto, Japón) y metodologías estandarizadas. En el primer año se registró una mayor concentración de carbono (31.8 ± 1.1 mg C g⁻¹), nitrógeno (2.37 ± 0.17 mg N g⁻¹), nitrato (90.7 ± 13.5 mg N g⁻¹), amonio (69.2 ± 7.6 mg N g⁻¹) y fósforo (452 ± 28 mg P g⁻¹) en los primeros 10 cm y el pH fue similar en ambas profundidades (6.5 ± 0.08), mientras que, en el segundo año, en ambas profundidades, las concentraciones de carbono, nitrógeno y fósforo y el pH aumentaron, y las concentraciones de nitrato y amonio disminuyeron (Cuadro S2).

En Teotlaco, en mayo de 2012 se cercaron 2 ha con alambre de púas para evitar la entrada del ganado y la extracción de productos naturales. El rango de elevación va de 1350 a 1370 m s.n.m.; la parcela está rodeada de parches de selva conservada y selva perturbada. La densidad de árboles con DAP ≥ 2.5 cm en ese momento era de 684 individuos ha⁻¹ de 15 especies ha⁻¹ con un área basal de 3.77 m² ha⁻¹ (Cuadro S3). Las especies con mayor abundancia fueron *Euphorbia schlechtendalii* Boiss. (Euphorbiaceae; 199 individuos ha⁻¹), *Vachellia farnesiana* (Fabaceae, 176 individuos ha⁻¹) y *Conzattia multiflora* (Fabaceae; 101 individuos ha⁻¹). Al inicio del estudio, en esta parcela se registraron 52 morfoespecies de plantas herbáceas distribuidas en 14 familias; la biomasa promedio de herbáceas fue de 43.99 ± 1.12 g m⁻²; la especie más abundante fue *Oplismenus* sp. (Poaceae) con 169.45 g (Cuadro S4). Al inicio del experimento se evaluaron los atributos del suelo en los primeros 10 cm tomando cinco muestras de suelo en cada una





de cuatro subparcelas de 0.25 ha. Las muestras de suelo se analizaron en el Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la UNAM usando analizadores automáticos (SHIMADZU 5005A, Technicon Autoanalyzer II, Kyoto, Japón) y metodologías estandarizadas. El suelo presentó una textura entre franca arcillosa y franca arenosa, con más de 40% de arena, alrededor de 20% de limo y entre 26 y 32% de arcilla. Se registró 0.21 ± 0.01 Mg ha⁻¹ de mantillo, un pH ligeramente ácido (5.3 ± 0.06) y un contenido gravimétrico de agua de $10.69 \pm 0.24\%$. El porcentaje de carbono orgánico fue de $14.10 \pm 1.05\%$ y el de la materia orgánica mineralizable fue de $8.18 \pm 1.05\%$. El contenido de nitrógeno total fue de $0.6 \pm 0.10\%$ y la relación carbono-nitrógeno fue de 0.29 ± 0.01 . La concentración de nitrato en el suelo fue de 6.60 ± 0.21 µg NO₃ g⁻¹ y la de amonio de 10.84 ± 0.06 µg NH₄ g⁻¹. La concentración de fósforo total en el suelo fue de 0.15 ± 0.01 mg g⁻¹ y el fósforo disponible de 2.26 ± 1.09 µg g⁻¹. Por último, la densidad del suelo varió entre 0.8 g m⁻³ hasta 1.4 g m⁻³ (Nicolás-Medina, 2016).

Experimento de siembra directa

La colecta de semillas en El Limón se hizo de febrero a junio de 2012 y en Teotlalco de febrero a junio de 2013. En ambas localidades se colectaron las semillas de al menos ocho árboles sanos por especie, separados entre ellos al menos 50 m y localizados en las áreas mejor conservadas dentro de cada ejido. Siempre se recurrió a la ayuda de guías locales para colectar las semillas, bajo cada árbol se colocó una tela y se agitaron las ramas para que cayeran los frutos; no se tomaron semillas del suelo para evitar aquellas infestadas de hongos o insectos; antes de la siembra, se seleccionaron las semillas completas y sin rastros de herbivoría. Las semillas de las especies empleadas recibieron distintos tratamientos pregerminativos basados en estudios previos (Trujillo, 1995; SIRE, 2005; Tobón-Niedfeldt, 2005; Brecho-Franco, 2009; Jiménez de Loera, 2012; Soriano et al., 2014; Nicolas-Medina, 2016) que han mostrado que favorecen la germinación (Cuadro 1). La asignación del estatus sucesional de las especies se hizo *a priori* de acuerdo con la literatura; los criterios para asignar el estatus sucesional incluyen las tasas de crecimiento y la abundancia en sitios sucesionales tempranos o tardíos, entre otros (Cuadro 1). En ambas localidades se utilizaron tubos de PVC de 5 cm

de altura y 10 cm de diámetro para enterrar las semillas en su interior y evitar que se perdieran debido al arrastre por agua o aire; además, estos protectores disminuyen la depredación de las semillas (Santos et al., 2012; Ceccon et al., 2016) (Fig. 2). La emergencia de las semillas se registró cuando fueron visibles la radícula, la plúmula, los cotiledones o el tallo de la plántula (Fig. 3).

En El Limón, en julio de 2012 se sembraron 352 semillas de seis especies (Fig. 2). En cada una de las parcelas de sucesión natural (N=4), plantación (N=4) y perturbado (N=3) se marcaron ocho cuadros de 120 × 60 cm (N=88 cuadros), divididos en ocho sub-cuadros de 30 × 30 cm. Los ocho cuadros de los hábitats sucesión natural y plantación se dividieron para aplicar dos tratamientos. El primer tratamiento consistió en deshierbar desde la raíz y remover el banco de semillas de hierbas. Este tratamiento al que denominamos “sin hierbas”, se realizó al momento de hacer la siembra y se repitió un año después (junio de 2013); en la otra mitad de los cuadros se dejó el estrato herbáceo intacto (tratamiento “con hierbas”). No se incluyeron los tratamientos en el hábitat perturbado porque el ganado evitó el crecimiento del estrato herbáceo; ahí se establecieron ocho cuadros. De cada especie se sembraron cuatro semillas a una profundidad de no más del doble del tamaño de cada semilla. Posteriormente se observó la emergencia de plántulas diariamente durante 21 días a partir de la siembra. La sobrevivencia se midió como la presencia de los individuos que ya habían emergido en cada censo. Los censos de sobrevivencia se realizaron un año después de la siembra, en junio de 2013 y octubre de 2013.

En Teotlalco, en septiembre de 2013 se sembraron 560 semillas por especie de seis especies (Fig. 2). La parcela excluida de la presencia de ganado se dividió en cuatro subparcelas de 0.5 ha cada una. En cada subparcela se establecieron al azar 42 cuadros de 1.2 × 1.8 m; de estos 21 cuadros se ubicaron bajo una cobertura arbórea y 21 en áreas sin cobertura arbórea; los más cercanos quedaron a 2 m de distancia entre ellos. La separación entre los puntos de siembra fue de 30 cm al interior de cada cuadro. En cada sub-cuadro se sembraron 10 semillas de cada especie. Las herbáceas presentes se removieron desde la raíz antes de realizar la siembra y una vez más durante la siguiente temporada de lluvias. La emergencia se registró diariamente





Cuadro 1: Familia, tamaño de la semilla, fructificación, estatus sucesional y tratamiento pregerminativo de nueve especies evaluadas en siembra directa en El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos y Teotlalco, Puebla, México. *La nomenclatura taxonómica fue confirmada en TROPICOS, 2021. ¹Rincón y Huante, 1993; ²Mandujano et al., 1994; ³Trujillo, 1995; ⁴Bullock, 2002, pero ver Márquez-Torres y Martínez-Garza, 2022; ⁵Cervantes-Sánchez y Sotelo-Boyás, 2002; ⁶SIRE, 2005; ⁷Tobón-Niedfeldt, 2005; ⁸Brecho-Franco, 2009; ⁹Soriano et al., 2011; ¹⁰Guzmán-Pozos, 2012; ¹¹López-Rodríguez, 2013; ¹²Jiménez de Loera, 2014; ¹³Soriano et al., 2014; ¹⁴Nicolás-Medina, 2016; ¹⁵Romero-Saritama, 2016; ¹⁶Kattge et al., 2020; ¹⁷Promedio de semillas derivadas de árboles femeninos y masculinos (com. pers. F. Rosas, UAEH).

Familia y especie*	Tamaño de las semillas			Fructificación	Estatus sucesional	Tratamiento
	Largo ¹⁴ (mm)	Ancho ¹⁴ (mm)	Peso (g)			
Anacardiaceae						
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	38.5	13.1	0.065 ¹⁰	Ene-Abr	Tardía ¹	Corte de ala, imbibición ⁸
<i>Spondias purpurea</i> L.	15.8	11.2	0.960 ¹¹	Abr	Temprana ²	Secado a temperatura ambiente ³
Caricaceae						
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	7.5	4.7	0.055 ¹⁷	Mar-Jun	Tardía ⁴	Secado ¹²
Convolvulaceae						
<i>Ipomoea pauciflora</i> M. Martens & Galeotti	11.0	5.0	0.086 ^{15, 16}	Ene-May	Temprana	Escarificación ¹³
Fabaceae						
<i>Conzattia multiflora</i> (B.L. Rob.) Standl.	12.0	6.0	0.160 ¹⁶	Febr	Tardía	Remojo 12 hr ⁷
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	10.3	3.8	0.029 ⁵	Mar-May	Tardía	Imbibición ⁶
<i>Senegalia macilenta</i> (Rose) Britton & Rose	12.2	8.8	0.094 ¹⁶	Dic-Ene	Temprana	Imbibición ¹⁴
Malvaceae						
<i>Helicocarpus pallidus</i> Rose	-	4.0	0.0007 ¹⁶	Nov-Jun	Temprana	Remojo 12 hr ⁶
Polygonaceae						
<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	10.0	-	0.031 ^{9, 16}	Dic-May	Tardía	Corte de ala ⁶

durante 30 días. La sobrevivencia de las plántulas emergidas se evaluó un año después de la siembra, en octubre de 2014.

Análisis estadísticos

En El Limón se evaluó el porcentaje de emergencia y de sobrevivencia con cuatro Análisis de Varianza de Medidas Repetidas. Las variables independientes fueron el hábitat con tres niveles (sucesión natural, plantación y perturbado), el tratamiento de deshierbe con dos niveles (sin hierbas y con hierbas), y el estatus sucesional de las especies sembradas con dos niveles (tempranas y tardías). En dos análisis adicionales, además del hábitat y el tratamiento, se incluyó la especie, con seis niveles. Para el porcentaje de emergencia se consideraron cuatro medidas repetidas, que corres-

ponden a los censos realizados a los cinco, 10, 15 y 20 días después de la siembra. Para el porcentaje de sobrevivencia se consideraron dos medidas repetidas (junio y octubre de 2013). La proporción de semillas que emergieron y la proporción de plántulas que sobrevivieron se transformaron mediante la raíz cuadrada del arcoseno para cumplir con los supuestos de ANOVA (Moore, 2005). El programa utilizado para estos análisis fue STATISTICA v. 7 (Statsoft19, Inc. 1984-2002).

En Teotlalco se evaluaron el porcentaje de emergencia a los 30 días y la sobrevivencia después de un año con Modelos Lineares Generalizados (MLG) binomiales, con la función de vínculo logit (Crawley, 2007). Las variables independientes fueron el estatus sucesional de las especies con dos niveles (tempranas y tardías), y la cobertura arbórea





Figura 2: Semillas: A. *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl.; B. *Jacaratia mexicana* A. DC.; C. *Ruprechtia fusca* Fernald; D. *Conzattia multiflora* (B.L. Rob.) Standl.; E. *Spondias purpurea* L.; F. colocación de tubos de PVC para la siembra directa. Fotos: Leslie Alba García y Alondra Nicolás Medina.

con dos niveles (con y sin cobertura arbórea). Para seleccionar el modelo que mejor se ajustó a los datos se hizo un análisis secuencial, utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC, Akaike Information Criterion). El AIC evalúa tanto el ajuste del modelo a los datos como la complejidad del modelo: cuanto más pequeño es el AIC, mejor es el ajuste. Cuando hubo diferencias significativas se hizo una prueba de comparaciones múltiples para determinar cuáles tratamientos difirieron significativamente entre sí (Crawley, 2007). Los MLG se hicieron con el lenguaje de programación R Project (R Core Team, 2021) con el paquete “nlme”.

Para todas las especies se calculó un índice de éxito, entendida como la proporción de semillas que emergieron y que sobrevivieron después de un año (proporción de emergencia × proporción de supervivencia/100). Este índice de éxito nos permite evaluar si existe un compromiso entre estos dos componentes del desempeño de las especies y está basado en la ecuación establecida por De Steven (1991).

Resultados

El Limón

En total se sembraron 2112 semillas de seis especies (**Cuadro 2**). El porcentaje de emergencia promedio de las especies después de 21 días de siembra estuvo entre 16 y 68% (**Fig. 3**). Este difirió significativamente entre especies ($F_{(5, 72)}=25.60$, $P <0.001$; **Cuadro S5**). La prueba post hoc de Tukey reveló que *Ipomoea pauciflora* mostró un porcentaje de emergencia significativamente más alto ($67.90\pm3.38\%$) que el resto de las especies, mientras que *Amphipterygium adstringens* presentó el más bajo ($16.19\pm2.49\%$), pero estadísticamente similar al de *Helicocarpus pallidus* Rose y *Spondias purpurea* L. Finalmente, *Conzattia multiflora* y *Ruprechtia fusca* Fernald mostraron porcentajes de emergencia intermedios y estadísticamente similares entre sí (**Cuadro 2**). El porcentaje de emergencia fue similar para el conjunto de especies sucesionales tempranas y tardías ($F_{(1,110)}=0.06$, $P=0.81$; **Cuadro S6**), así como para los tres hábitats evaluados ($F_{(2,48)}=0.58$, $P=0.56$; **Cuadro S7**); además, la interacción





Cuadro 2: Porcentaje de emergencia, de sobrevivencia a un año de la siembra y de éxito (Éxito=porcentaje de emergencia × porcentaje de supervivencia/100) de especies sucesionales tempranas y tardías en siembra directa en El Limón, Morelos y Teotlalco, Puebla, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (en emergencia o sobrevivencia) dentro de cada localidad. Las especies marcadas en celdas grises fueron evaluadas en ambas localidades. NS=no significativo, *P <0.05, **P <0.005.

Especie	Emergencia	Sobrevivencia	Éxito
El Limón			
Tempranas	35.85±0.99 ^{NS}	19.29±4.57*	6.91
<i>Ipomoea pauciflora</i> M. Martens & Galeotti	67.90±3.38 ^a	4.52±2.53 ^b	3.06
<i>Spondias purpurea</i> L.	39.20±3.18 ^b	42.84±9.44 ^a	16.79
<i>Helicocarpus pallidus</i> Rose	16.48±2.45 ^b	10.53±7.23 ^b	1.73
Tardías	31.57±0.75	10.26±3.06	3.24
<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	52.27±3.27 ^{ab}	11.69±6.17 ^b	6.11
<i>Conzattia multiflora</i> (B.L. Rob.) Standl.	43.18±2.91 ^{ab}	19.09±6.24 ^b	8.20
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	16.19±2.49 ^b	0	0
Teotlalco			
Tempranas	63**	15.80**	9.95
<i>Senegalia macilenta</i> (Rose) Britton & Rose	88 ^a	23.16 ^a	20.38
<i>Ipomoea pauciflora</i> M. Martens & Galeotti	86 ^a	6.05 ^a	5.20
<i>Spondias purpurea</i> L.	14 ^b	18.18 ^a	2.55
Tardías	23	3.39	0.78
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	38 ^b	10.17 ^a	3.86
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	25 ^b	0 ^b	0
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	5 ^b	0 ^b	0

hábitat × estatus sucesional no fue significativa ($F_{(1,110)}=0.01$, $P=0.94$; Cuadro S6). Finalmente, el porcentaje de emergencia con hierbas fue significativamente mayor ($43.49\pm3.71\%$) que sin hierbas ($35.41\pm3.73\%$; $F_{(1,92)}=4.22$, $P<0.05$; Cuadro S8), mientras que la interacción estatus sucesional × tratamiento de deshierbe no fue significativa ($F_{(1,92)}=0.02$, $P=0.89$; Cuadro S8).

Sobrevivencia

Después de un año de la siembra, el porcentaje promedio de sobrevivencia para las seis especies fue de 14.71% (Cuadro 2). El porcentaje de sobrevivencia de plántulas emergidas después de un año de la siembra de semillas fue signifi-

cativamente diferente entre especies ($F_{(5,48)}=4.98$, $P<0.001$; Cuadro S9). *Spondias purpurea* tuvo el mayor porcentaje de sobrevivencia de plántulas emergidas ($42.84\pm9.44\%$), mientras que todos los individuos de *Amphipterygium adstringens*, que tuvo el porcentaje de emergencia más bajo, murieron al final del estudio (Cuadro 2); el resto de las especies mostraron una sobrevivencia estadísticamente similar entre ellas (entre 4.5 y 19.1%; Cuadro 2). Las plántulas de las especies sucesionales tempranas ($n=3$ especies) mostraron una mayor sobrevivencia ($19.29\pm4.57\%$) que la de las plántulas de especies tardías ($n=3$ especies; $10.26\pm3.06\%$; $F_{(1,60)}=4.68$, $P<0.05$; Cuadro S10). Los mayores porcentajes de sobrevivencia ($n=6$ especies) se registraron





en los hábitats plantación ($17.63 \pm 4.77\%$) y sucesión natural ($17.47 \pm 4.37\%$), que fueron estadísticamente similares entre sí; mientras que en el hábitat perturbado no sobrevivió ninguna plántula ($F_{(2,48)}=7.45$, $P<0.005$; Cuadro S9). La interacción del estatus sucesional \times hábitat no fue significativa ($F_{(2,60)}=3.01$, $P=0.06$; Cuadro S10). La sobrevivencia de las plántulas en los cuadros sin hierbas fue significativamente mayor ($22.73 \pm 4.52\%$) que en los cuadros con hierbas ($12.76 \pm 4.52\%$; $F_{(1,72)}=4.37$, $P=0.04$; Cuadro S11). La interacción de estatus sucesional \times deshierbe fue significativa ($F_{(1,72)}=4.39$, $P=0.04$; Cuadro S12), revelando que las plántulas de especies sucesionales tempranas mostraron mayor sobrevivencia en los cuadros sin hierbas que en aquellos con hierbas, mientras que las tardías presentaron una sobrevivencia estadísticamente similar en los cuadros con y sin hierbas.

Teotlalco

De las 3360 semillas de las seis especies que se sembraron, emergió 42.8% (1438 plántulas; Fig. 3). Las especies con mayor porcentaje de emergencia fueron las sucesionales tempranas *Senegalia macilenta* (Rose) Britton & Rose con 88.39% (495 plántulas) e *Ipomoea pauciflora* con 85.71% (480 plántulas); su porcentaje de emergencia fue estadísticamente similar y significativamente mayor al porcentaje de las otras cuatro especies, que varió entre 5 y 38% (Cuadro 2). El modelo que mejor se ajustó a los datos incluyó el efecto del estatus sucesional, la presencia de una cobertura arbórea y la interacción entre ambos factores (Devianza=13.03%, AIC=4000.31; Cuadro S13). Las seis especies sembradas difirieron significativamente en su porcentaje de emergencia ($X^2=17.74$, g.l.=5, $P<0.001$; Cuadro 2). En promedio, el porcentaje de emergencia de las especies sucesionales tempranas (63%) fue 2.7 veces mayor que el de las tardías (23%) ($X^2=566.59$, g.l.=1, $P<0.001$; Cuadro S14). El porcentaje de emergencia fue significativamente mayor con (46%), que sin cobertura arbórea (37%) ($X^2=20.27$, g.l.=1, $P<0.001$; Cuadro S14). La interacción del estatus sucesional \times cobertura arbórea fue significativa ($X^2=5.55$, g.l.=1, $P=0.02$; Cuadro S14), revelando que el porcentaje de emergencia de las especies sucesionales tardías en los cuadros con cobertura arbórea (29%) fue significativamente mayor que en los cuadros sin cobertura arbórea (18%),

mientras que el porcentaje de emergencia de las especies tempranas fue estadísticamente similar en los cuadros con (65%) y sin cobertura arbórea (60%).

Sobrevivencia

Después de un año de la siembra, el porcentaje de sobrevivencia promedio para las seis especies fue de 9.59% de las plántulas emergidas (Cuadro 2). Las plántulas de *Senegalia macilenta* (23.16%) y *Haematoxylum brasiletto* (18.18%) presentaron la mayor sobrevivencia. Ninguna plántula de *Jacaratia mexicana* y *Amphipterygium adstringens* sobrevivió al final del estudio (Cuadro 2). Las seis especies sembradas en esta localidad difirieron significativamente en su porcentaje de sobrevivencia ($X^2=1986.9$, g.l.=5, $P<0.001$; Cuadro 2). El modelo que mejor se ajustó a los datos incluyó el estatus sucesional y la interacción de estatus sucesional \times cobertura arbórea sobre el porcentaje de sobrevivencia de las plántulas (Devianza=7.79%, AIC=495.2; Cuadro S15). El porcentaje de sobrevivencia de las plántulas emergidas para las tres especies sucesionales tempranas (16%) fue cuatro veces mayor que el de las plántulas de las tres especies sucesionales tardías (3%) ($X^2=15.36$, g.l.=1, $P<0.001$; Cuadro S16). El porcentaje de sobrevivencia no difirió significativamente entre los cuadros con y sin cobertura arbórea ($X^2=3.35$, g.l.=1, $P=0.07$; Cuadro S16). La interacción entre estatus sucesional \times cobertura arbórea fue significativa ($X^2=15.19$, g.l.=1, $P<0.001$; Cuadro S16) debido a que el porcentaje de sobrevivencia de las plántulas de las especies sucesionales tempranas en los cuadros con cobertura arbórea fue significativamente mayor (17%) que la del resto de las combinaciones, las cuales no difirieron estadísticamente entre sí (rango de 0 a 10%).

Discusión

Para este estudio esperábamos que las especies sucesionales tardías tuvieran mayor emergencia y sobrevivencia en áreas sin cobertura vegetal (i.e., árboles y hierbas) que las sucesionales tempranas, pero el estatus sucesional y el hábitat no fueron buenos predictores del éxito de la siembra directa. Tomando en cuenta ambas localidades, la cobertura de vegetación tuvo efectos positivos en la emergencia de las especies sucesionales tardías, mientras que la de las tempranas no cambió en las coberturas de árboles y



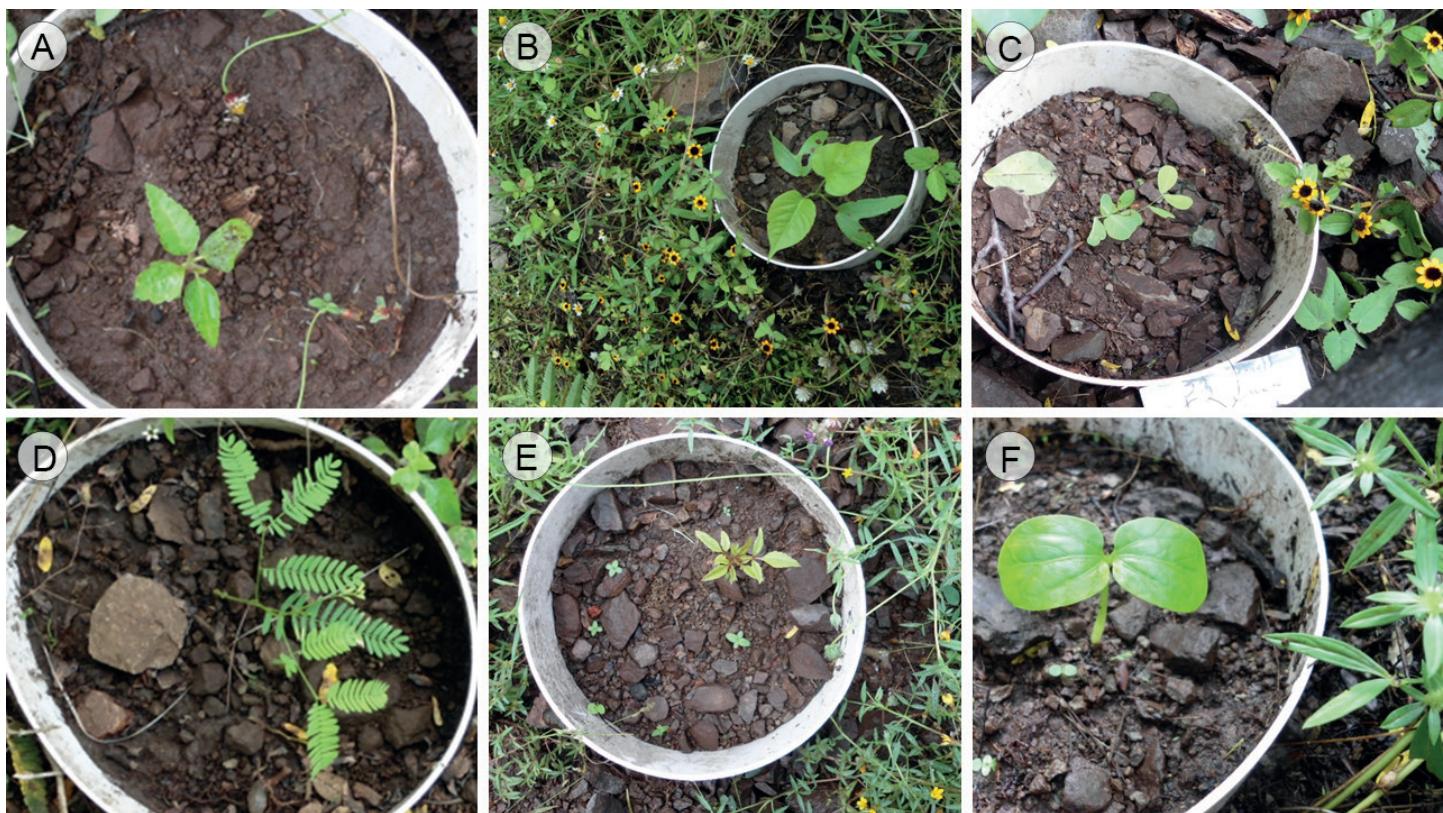


Figura 3: Plántulas: A. *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl.; B. *Ipomoea pauciflora* M. Martens & Galeotti; C. *Haematoxylum brasiletto* H. Karst.; D. *Senegalia macilenta* (Rose) Britton & Rose; E. *Spondias purpurea* L.; F. *Jacaratia mexicana* A. DC. Fotos: Alondra Nicolás Medina.

hierbas evaluados. En términos de sobrevivencia, las plántulas de las especies tardías fueron menos sensibles a los cambios asociados con la cobertura de árboles y hierbas. A continuación, discutimos el efecto del estatus sucesional y la cobertura vegetal en la emergencia y sobrevivencia de plántulas, y la utilidad del tamaño de las semillas como un nuevo criterio para seleccionar especies para siembra directa.

Emergencia

Nuestra predicción de que las especies sucesionales tardías tendrían mayor emergencia que las tempranas no se cumplió. Dado que los porcentajes de emergencia presentaron una alta variación dentro de los grupos sucesionales, a continuación, discutimos que esta variación pudo deberse al tamaño de las semillas de las especies seleccionadas para este estudio; en la literatura encontramos evidencia que apunta a que las especies tardías podrían presentar mayor emergencia debido a sus semillas más grandes (Camargo

et al., 2002; Daws et al., 2005; Meli et al., 2018). Por ejemplo, en un estudio de siembra directa en Brasil, dos especies de leguminosas sucesionales tardías (*climax exigente em luz*, en el original en portugués *sensu Oliveira-Filho et al., 1995*) con semillas grandes, *Cassia grandis* L. f. (0.75 g) e *Hymenaea courbaril* L. (4.99 g), presentaron el doble de emergencia (60%) que la no-leguminosa *Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae; 35% de emergencia) que es una especie sucesional temprana con semilla más pequeña (0.13 g; Ferreira et al., 2009). En promedio, las especies sucesionales tempranas tienen semillas más pequeñas que las tardías (Fenner, 1987). Acorde con esto, en este estudio, tres de las cuatro especies sucesionales tempranas (*Senegalia macilenta*, *Helicocarpus pallidus* e *Ipomoea pauciflora*) tuvieron, en promedio, semillas de 0.060 g mientras que las sucesionales tardías tuvieron en promedio, semillas de 0.068 g; la excepción fue la sucesional temprana *Spondias purpurea*, con una semilla de 0.96 g (Cuadro 1). En El Limón, la especie con el mayor porcentaje de emergencia fue





Ipomoea pauciflora, que es una especie temprana con una semilla de 0.090 g. Para Teotlalco, las especies con el mayor porcentaje de emergencia fueron las especies tempranas *Ipomoea pauciflora* y *Senegalia macilenta*, esta última con una semilla de 0.094 g. Una revisión acerca de las características de las semillas de las especies de selva estacionalmente seca reveló una relación positiva entre el tamaño de la semilla y el porcentaje de emergencia de las especies debido a que las semillas grandes tienen mayores reservas para estimular la emergencia (Khurana y Singh, 2001). También, un estudio con 12 especies de la selva estacionalmente seca de Brasil con un rango de peso de sus semillas entre 0.007-1.84 g reveló una correlación positiva entre el peso de las semillas y el porcentaje de emergencia cuando las semillas fueron colocadas bajo los pastos (Guarino y Scariot, 2014). En nuestro estudio, tomando en cuenta los datos de las dos localidades, excluyendo a la especie sucesional temprana ya mencionada (*Spondias purpurea*), se encontró una relación no lineal entre el peso de la semilla (rango de 0.0007-0.16 g; Cuadro 1) y el porcentaje de emergencia (Fig. S1), donde se observa que hay un aumento en el porcentaje de emergencia para las semillas de <0.1 g, mientras que *Conzattia multiflora*, cuya semilla pesa 0.16 g, tiene un porcentaje de emergencia de 43% (Fig. S1). Acorde con nuestros resultados, en un estudio en la sabana brasileña con 12 especies cuyo peso de semilla va de 0.23 a 4.85 g, también hubo una relación no lineal entre el tamaño de la semilla y el porcentaje de emergencia cuando estas especies se sembraron en áreas sin cobertura vegetal; en ese estudio se observó un aumento en el porcentaje de emergencia para las semillas de <3 g y después de ese tamaño, el porcentaje de emergencia disminuyó (Cuadro 1 en Silva et al., 2015). Así, en este estudio, para las especies con semillas de hasta 0.1 g, el tamaño de las semillas fue un mejor predictor del porcentaje de emergencia que el estatus sucesional; otros factores extrínsecos, como el micro hábitat donde se siembran las semillas, también juega un papel importante.

En términos del micro hábitat dado por la cobertura vegetal, esperábamos que la remoción de cobertura herbácea o la siembra en áreas sin cobertura arbórea tuvieran un efecto positivo en el porcentaje de emergencia para las especies sucesionales tempranas, mientras que las tardías

podrían tolerar esas condiciones. Para ambas localidades, se rechazó esta predicción. Estudios en la selva húmeda han revelado que la latencia de las semillas de muchas especies sucesionales tempranas se rompe cuando estas se exponen a la luz o a los cambios de temperatura asociados a las altas condiciones lumínicas de áreas sin cobertura vegetal (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), mientras que, para la selva estacionalmente seca, las fluctuaciones en temperatura juegan un papel más importante que las condiciones lumínicas; en cualquier caso, se requiere un alto nivel de humedad en el suelo para que las semillas puedan germinar (Khurana y Singh, 2001). Las semillas en este estudio fueron sometidas a diferentes tratamientos pre-germinativos para romper la latencia y favorecer su germinación en el campo (Cuadro 1). Relacionado con esto, un estudio con 10 especies de la selva estacionalmente seca de Brasil reveló que el tratamiento pre-germinativo de escarificación puede disminuir el porcentaje de emergencia para las leguminosas y aumentar los costos de la siembra directa (Correia et al., 2021). Por otra parte, en El Limón, todas las especies, sin importar su estatus sucesional, tuvieron una mayor emergencia con la presencia de la cobertura de herbáceas, probablemente debido al aumento en la humedad del suelo, lo que concuerda con otros estudios: por ejemplo, en Panamá la emergencia de especies de semillas pequeñas (0.1-1 g) disminuyó 10% en áreas donde el pasto exótico *Saccharum spontaneum* L. fue removido en tres ocasiones, lo que causó un aumento en la temperatura de 5 a 9 °C y una disminución de 10% en la humedad del suelo desnudo (Hooper et al., 2005). También, en la selva estacional de Costa Rica, la germinación del árbol tardío *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae) se vio favorecida por la presencia de pastos, especialmente durante la estación seca (Gerhardt, 1996). Esto también coincide con un estudio de siembra directa en la selva semidecidua de Veracruz, donde *Brosimum alicastrum* Sw. (Moraceae) tuvo menor emergencia cuando se eliminó el pasto africano *Panicum maximum* Jacq. (Laborde y Corrales-Ferrayola, 2012). Además, en la selva estacionalmente seca de Brasil, se encontró que la presencia de pastos mejoró la emergencia de plántulas de 12 especies (Guarino y Scariot, 2014). Resulta interesante notar que, en El Limón, dos años después de establecido el experimento de restauración (2008), los há-





bitats plantación y sucesión natural, que cuentan con una cobertura arbórea discontinua, presentaron una biomasa de herbáceas cuatro veces mayor ($95.96 \pm 1.2 \text{ g m}^{-2}$) que el hábitat perturbado ($22.41 \pm 1.3 \text{ g m}^{-2}$), que presentó una cobertura arbórea escasa y donde el estrato herbáceo es consumido por el ganado (de la O-Toris et al., 2012). Aún con estas diferencias en las condiciones de la cobertura vegetal, la emergencia de plántulas fue similar en los tres hábitats para todas las especies evaluadas, probablemente porque en época de lluvias, las condiciones de humedad son altas en todos los microhabitats y el suelo no está totalmente desnudo, como en la época de secas (Fig. 3). Este resultado es acorde al estudio de siembra directa mencionado anteriormente (Laborde y Corrales-Ferrayola, 2012), donde *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Fabaceae) tuvo similares porcentajes de emergencia en siete microhabitats evaluados, incluyendo áreas con deshierbe y varios niveles de cobertura arbórea. En nuestro caso, en Teotlalco, donde se removió la vegetación herbácea al momento de la siembra (biomasa promedio \pm desviación estándar; $43.9 \pm 1.12 \text{ g m}^{-2}$), la presencia de la cobertura arbórea favoreció la emergencia de las especies tardías probablemente debido a la disminución en los niveles de luz ($140.53 \mu\text{mol s}^{-1} \text{ m}^{-2}$) y de temperatura (32.52°C) en comparación con los cuadros sin cobertura arbórea ($569.36 \mu\text{mol s}^{-1} \text{ m}^{-2}$ y 33.85°C ; Nicolás-Medina, 2016). Acorde con esto, en una selva estacionalmente seca de Veracruz, la emergencia de *Ipomoea wolcottiana* Rose, considerada tardía, aumentó en hábitats con cobertura arbórea en comparación con *Senna atomaria* (L.) H.S. Irwin & Barneby, considerada temprana, que presentó la menor emergencia en los hábitats con cubierta arbórea (Álvarez-Aquino et al., 2014). Tomando en cuenta ambas localidades y lo reportado en la literatura, la presencia de cobertura herbácea parece beneficiar la emergencia de todas las especies, sin importar su estatus sucesional, mientras que la presencia de una cobertura arbórea beneficia preferentemente a las especies tardías.

Sobrevivencia

Siguiendo lo que se reporta en la literatura, se esperaba que las especies sucesionales tardías, con semillas más grandes, produjeran plántulas más grandes, con mayor capacidad competitiva (Khurana y Singh, 2001). Esta predicción fue

rechazada para las dos localidades probablemente debido a la alta variabilidad en el tamaño de las semillas dentro de los grupos de tempranas y tardías, como ya se discutió antes. Por otra parte, el peso de las semillas sí se correlacionó con la sobrevivencia (Fig. S2), aunque la relación dependió de la alta sobrevivencia de *Spondias purpurea* (30.51%, promedio para las dos localidades) que tiene la semilla más grande (0.96 g). Además, en El Limón, como se esperaba, la sobrevivencia sí aumentó al eliminar a las herbáceas en las parcelas bajo restauración (plantaciones y sucesión natural), probablemente debido a la disminución en la competencia por agua entre las plántulas recién emergidas y las hierbas. En las parcelas del hábitat perturbado, donde no había cobertura herbácea ni arbórea, todas las plántulas murieron probablemente debido a condiciones extremas de luz y baja humedad, además de la presencia del ganado que puede pisotearlas y consumirlas. Acorde con estos resultados, en Panamá, la sobrevivencia de plántulas aumentó en áreas donde se cortó o se sombreó el pasto exótico *Saccharum spontaneum*, disminuyendo la competencia por luz y recursos subterráneos (Hooper et al., 2005). En el estudio de siembra directa en la selva semidecidua de Veracruz, las plántulas de *Enterolobium cyclocarpum* tuvieron mayor sobrevivencia donde se cortó el pasto africano (Laborde y Corrales-Ferrayola, 2012). En Teotlalco, las plántulas de las especies tempranas aumentaron su sobrevivencia cuando estaban bajo una cobertura arbórea debido probablemente al mejoramiento de las condiciones microambientales (i.e., menor cantidad de luz y temperatura), mientras que las sucesionales tardías mostraron porcentajes similares de sobrevivencia en cuadros con y sin cobertura arbórea, lo que debe estar relacionado a su mayor capacidad para resistir las condiciones de sequía (Markesteijn et al., 2011a). Por otra parte, la herbivoría puede afectar la sobrevivencia de las plántulas y está relacionada al estatus sucesional de las especies; por ejemplo, en plantaciones de restauración en una selva estacionalmente seca de Morelos, México (Márquez-Torres, 2016), en el bosque estacional conservado de Jalisco, México (Filip et al., 1995) y en Barro Colorado, Panamá (Coley, 1983), se encontró que las especies sucesionales tempranas presentaron mayores porcentajes de herbivoría que las sucesionales tardías. Las sucesionales tempranas tienen hojas con altas concentraciones de nitró-





geno que las hace más palatables para los herbívoros que las tardías; además muchas de estas especies sucesionales tempranas pueden aumentar su crecimiento después de sufrir herbivoría (Coley et al., 1985; Márquez-Torres, 2016). En conclusión, contrario a lo observado con la emergencia, en el caso de la sobrevivencia todas las especies se benefician de la eliminación de las herbáceas mientras que las tardías parecen ser menos sensibles a los cambios en la cobertura arbórea.

Las condiciones del suelo también afectan la sobrevivencia de las plántulas. En este estudio se registró una densidad inicial del suelo de entre 0.93 a 1.02 cm m⁻³ para El Limón y de 0.8 a 1.4 cm m⁻³ para Teotlalco. En áreas con ganadería, la compactación del suelo es muy alta, lo que se registra como un aumento en la densidad del suelo de entre 15 y 25% en comparación con la densidad de los suelos en la selva más conservada (Jara et al., 2009; Tripathi y Singh, 2009; Fuentes-Hernández et al., 2019). En una selva estacionalmente seca en Yucatán se encontró que la densidad del suelo limita el crecimiento de las plántulas, lo que tiene efectos negativos en su sobrevivencia (Cecon et al., 2003). Por otra parte, en pastizales de Veracruz, después de solo un año de la exclusión del ganado y el establecimiento de plántulas se registró una disminución de 5% en la densidad del suelo (Tobón-Niedfeldt, 2009). En El Limón, la sobrevivencia de las plántulas fue mayor en los sitios con 6 años de haber sido excluidos de la ganadería (sucesión natural y plantaciones de restauración), en comparación con el hábitat perturbado donde se mantuvo la entrada de ganado por lo que el suelo estaba más compactado, además de que las plántulas pudieron ser consumidas por el ganado, como ya se discutió antes. Por otra parte, los niveles de nitrógeno (N) y fósforo (P) también limitan el crecimiento y la sobrevivencia de plántulas en la selva estacionalmente seca (Cecon et al., 2003). En El Limón se encontraron concentraciones iniciales de N total de 2.37-2.44 mg N g⁻¹ y de 452-475 µg P g⁻¹ de P total en las parcelas excluidas del ganado (Cuadro S2); esos valores de N total son similares a lo reportado en parcelas de restauración de dos años en Quilamula, Morelos (2.44±0.34 mg N g⁻¹), mientras que los valores de P total en Quilamula fueron cuatro veces más bajos (121±17.49 µg P g⁻¹); además, en áreas con selva conservada de esa localidad, la concentración de N en el suelo

fue del doble (5.32±0.30 mg N g⁻¹), mientras que la de P total fue de poco más de la mitad de lo reportado para El Limón (279±17.49 µg P g⁻¹; Jiménez-Hernández, 2021). En una selva secundaria estacionalmente seca de Yucatán se encontró que los niveles de N en el suelo afectan el crecimiento de las especies sucesionales tempranas, mientras que los niveles de P afectan a las tardías (Cecon et al., 2003). Por otra parte, en un estudio de la concentración de N en la selva estacionalmente seca de Morelos se encontró que las concentraciones de N aumentaron en los primeros 10 años de la sucesión (Saynes et al., 2005). Así, los valores iniciales de compactación y baja concentración de nutrientes en el suelo pudieron afectar el desempeño de las plántulas, aunque el efecto más marcado fue para las especies tardías en Teotlalco, donde las parcelas tenían menor tiempo de exclusión.

A pesar de que los porcentajes de emergencia de las especies para El Limón involucraron tres hábitats y dos condiciones de cobertura herbácea (con y sin cobertura), mientras que en Teotlalco se removió la cobertura herbácea en las dos condiciones de cobertura arbórea (con y sin cobertura), la relación del porcentaje de emergencia entre las especies fue similar dentro de cada localidad. *Ipomoea pauciflora* presentó el porcentaje más alto, *Spondias purpurea* el intermedio y *Amphipterygium adstringens* el más bajo (Cuadro 2). En promedio, para las tres especies que se compartieron entre las dos localidades, el porcentaje de emergencia fue mayor en El Limón (41%) que en Teotlalco (35%). En cuanto a la sobrevivencia, en ambas localidades, ninguna plántula de *Amphipterygium adstringens* sobrevivió, *Ipomoea pauciflora* tuvo porcentajes de sobrevivencia similares en ambas localidades mientras que *Spondias purpurea* tuvo el doble de sobrevivencia en el Limón en comparación con Teotlalco. Estos porcentajes de emergencia y sobrevivencia resultaron en porcentajes de éxito similares para *Ipomoea pauciflora* y *Amphipterygium adstringens* en ambas localidades, pero para *Spondias purpurea*, seis veces más alto en el Limón en comparación con Teotlalco. Además de la diferencia en los tratamientos de cobertura vegetal usados, y las condiciones del suelo ya mencionadas, El Limón cuenta con >200 mm más de lluvia al año en comparación con Teotlalco y en los cinco meses de sequía, hay tres veces más lluvia en El Limón (20 mm mes⁻¹) que en





Teotlalco (7 mm mes⁻¹). Dado que en los meses de sequía es donde se registra la mayor mortalidad de plántulas en este ecosistema (Gerhardt, 1993; Márquez-Torres y Martínez-Garza, 2022), una mayor precipitación en esos meses en El Limón podría explicar el mayor éxito de *Spondias purpurea* en esa localidad.

El porcentaje de éxito fue, en promedio, más alto para las especies tempranas (7 y 9%) que para las tardías (5 y 1% en El Limón y en Teotlalco, respectivamente). Dado que las especies sucesionales tempranas generalmente producen muchas semillas, es posible colectar una gran cantidad de ellas para usarlas en la siembra directa y así obtener la densidad de plántulas deseada (Meli et al., 2018). Además, muchas especies tempranas pueden almacenarse ya que toleran la desecación (Daws et al., 2005); también algunas tardías, como *Ruprechtia fusca*, pueden mantenerse viables hasta por 2 años (Soriano et al., 2014).

Implicaciones para la restauración

En este estudio, las especies que presentaron el mayor porcentaje de éxito fueron las sucesionales tempranas *Spondias purpurea* (17%) en El Limón y *Senegalia macilenta* (20%) en Teotlalco; el resto de las especies presentaron porcentajes de éxito mucho más bajos (i.e., <10%). En particular, *Amphipterygium adstringens* y *Jacaratia mexicana* presentaron los porcentajes de emergencia más bajos y ninguna de sus plántulas sobrevivió. Estudios demográficos sobre el árbol sucesional tardío *Amphipterygium adstringens*, han revelado que esta especie no se puede establecer en áreas sucesionales tempranas debido a su baja tolerancia a las condiciones microambientales adversas (Beltrán-Rodríguez, 2018). Por otra parte, se sabe que *Jacaratia mexicana*, considerada tardía por su mayor frecuencia en sitios sucesionales tardíos (Bullock, 2002), pero temprana por su madera suave y su rápido crecimiento (Rosell et al., 2022), requiere de hongos micorrílicos para su crecimiento y sobrevivencia (Zulueta-Rodríguez et al., 2015). Para siete especies (de nueve) y dos géneros evaluados en este estudio, se encontró también información sobre su sobrevivencia en plantaciones de restauración (Cuadro 3). Solo *Conzattia multiflora* y *Spondias purpurea* mostraron mayores porcentajes de sobrevivencia en siembra directa, mientras que los otros siete taxa presentaron mayores porcentajes

de sobrevivencia cuando fueron introducidos como plántulas (Cuadro 3). Dado que la corteza de *Amphipterygium adstringens* es aprovechada con fines medicinales (Beltrán-Rodríguez et al., 2021) y *Jacaratia mexicana* es usada para alimentar al ganado (González et al., 2007; Maldonado et al., 2013), estas especies son buenas candidatas para la restauración del paisaje forestal, que busca un equilibrio entre las unidades productivas y las naturales (Meli et al., 2019). Para el establecimiento de estas dos especies se sugiere que se propaguen en invernadero para su posterior plantación bajo cobertura arbórea y se considere la inoculación de micorrizas para *Jacaratia mexicana* (ver Zulueta-Rodríguez et al., 2015). La comparación de costos de siembra directa y plantaciones para especies nativas de una región árida de Argentina reveló que, aunque se tenga que sembrar una mayor cantidad de semillas para alcanzar los niveles de establecimiento deseados, los gastos involucrados en la siembra directa son entre 40 y 66% menores que lo gastado para establecer plantaciones (Pérez et al., 2019, 2022). También, para conocer el costo-beneficio ecológico y económico de la siembra directa y las plantaciones en la selva estacionalmente seca, es necesario realizar estudios simultáneos de ambas prácticas incluyendo un mayor número de especies con un rango grande del peso de sus semillas y establecer metodologías donde se controlen las fuentes de variación, como la edad de los individuos evaluados (Leverkus et al., 2021). Finalmente, otras variables no consideradas aquí, como la diferencia en la velocidad de emergencia, que pudo resultar en emergencia de plántulas después de los 30 días, la depredación de plántulas por fauna nativa y el efecto del PVC en la competencia con herbáceas, deben estudiarse a más detalle.

Dado que la presencia de una cobertura herbácea favorece la emergencia de las semillas, pero disminuye la sobrevivencia de las plántulas, probablemente debido a la competencia, se sugiere dejar la cobertura herbácea para la siembra y cortarla solo alrededor de las plántulas después de la emergencia. En áreas sin ninguna cobertura vegetal, se sugiere el uso de plantaciones de especies de rápido crecimiento para crear una cobertura arbórea y más tarde usar la siembra directa bajo dicha cobertura para aumentar la riqueza de árboles nativos, particularmente en áreas donde la llegada de semillas por eventos de dispersión es muy baja (Martínez-Garza et al., 2011). En cualquier caso, se recomienda el uso





Cuadro 3: Comparación entre los porcentajes de sobrevivencia encontrados en este estudio después de siembra directa y los reportados en la literatura para siete especies y dos géneros establecidos en plantaciones de restauración en selvas estacionalmente secas de México. En negritas se muestra el porcentaje más alto de cada comparación. ^adespués de dos meses, ^b*Ipomoea pauciflora* M. Martens & Galeotti, ^c*Ipomoea wolcottiana* Rose, ^d*Senegalia macilenta* (Rose) Britton & Rose, ^edespués de 16 meses.

Especie	Sobrevivencia (%)		
	Este estudio	Literatura	Referencias
Tempranas			
<i>Helicocarpus pallidus</i> Rose	11	87^a	González-Tokman et al., 2018
<i>Ipomoea</i> sp.	5-6 ^b	10-76^c	Bonfil y Trejo, 2010
<i>Acacia</i> sp. (ahora <i>Senegalia</i> Raf.)	23 ^d	40-100^e	Bonfil y Trejo, 2010
<i>Spondias purpurea</i> L.	18-39	35	Prado-Calvillo, 2003
Tardías			
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	0	5	Gadea-Noguerón et al., 2006
<i>Conzattia multiflora</i> (B.L. Rob.) Standl.	19	17	Carrasco-Carbajalido y Martínez-Garza, 2011
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	10	43	Carrasco-Carbajalido y Martínez-Garza, 2011
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	0	39	Carrasco-Carbajalido y Martínez-Garza, 2011
<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	12	36	Carrasco-Carbajalido y Martínez-Garza, 2011

de los tubos de PVC para evitar el arrastre de las semillas por la lluvia y la depredación (Santos et al., 2012); también se recomienda seleccionar diferentes combinaciones de especies arbóreas que permitirán crear la heterogeneidad propia de este ecosistema, favoreciendo que la respuesta diferencial de las especies amortigüe los efectos del cambio climático (Howe y Martínez-Garza, 2014).

Contribución de autores

CMG, JCA, ANM y LAG concibieron y diseñaron el estudio. ANM y LAG realizaron los análisis. Todos los autores contribuyeron a la adquisición de datos y la interpretación. CMG escribió el manuscrito con la ayuda de los demás autores. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, Ciencia básica, Proyecto #80027) para CMG y beca de maestría para LAG (número 338398) y

ANM (número 294769); Fundación Gonzalo Río Arronte I. A. P. (A-161) y Premio Volkswagen Por Amor al Planeta para DVG.

Agradecimientos

Agradecemos el apoyo del jefe de Estaciones de Biología del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC), Alejandro Mata Reyeros, el apoyo en campo de Gerardo Pacheco Arias y a todos los estudiantes del Laboratorio de Ecología de la Restauración del CIByC. También agradecemos a Gabriel Flores Franco, curador del herbario HUMO de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos y a dos revisores anónimos.

Literatura citada

- Álvarez-Aquino, C., L. Barradas-Sánchez, O. Ponce-González, y G. Williams-Linera. 2014. Soil seed bank, seed removal, and germination in a Seasonally Dry Tropical Forest in Veracruz, Mexico. Botanical Sciences 92(1): 111-121. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.42>





- Arias-Medellín, L. A., A. Flores-Palacios y C. Martínez-Garza. 2014. Cacti community structure in a tropical Mexican dry forest under chronic disturbance. *Botanical Sciences* 92(3): 405-415. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.92>
- Barbosa-Moreno, F., I. Sánchez-Cohen, G. Díaz-Padilla, S. Orozco-Cirilo, M. Gómez-Cárdenas, R. A. Guajardo-Panes, V. Mariles-Flores y R. Ariza-Flores. 2012. Criterios para determinar áreas potenciales para implementar proyectos de recarga de acuíferos: Mixteca-Tehuacán-Sierra Negra, México. *Tecnología y Ciencias del Agua* 3: 53-68.
- Beltrán, L. C., K. M. Aguilar-Dorantes y H. F. Howe. 2020. Effects of a recalcitrant understory fern layer in an enclosed tropical restoration experiment. *NeoBiota* 59: 99-118. DOI: <https://doi.org/10.3897/neobiota.59.51906>
- Beltrán-Rodríguez, L., J. I. Valdez-Hernández, M. Luna-Cavazos, A. Romero-Manzanares, E. Pineda-Herrera, B. Maldonado-Almanza, M. A. Borja-de la Rosa y J. Blancas-Vázquez. 2018. Estructura y diversidad arbórea de bosques tropicales caducifolios secundarios en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89(1): 108-122. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.1.2004>
- Beltrán-Rodríguez, L., J. I. Valdez-Hernández, A. Saynes-Vásquez, J. Blancas, J. A. Sierra-Huelsz, S. Cristians, A. Martínez-Ballesté, A. Romero-Manzanares, M. Luna-Cavazos, M. A. Borja de la Rosa, E. Pineda-Herrera, B. Maldonado-Almanza, G. Ángeles-Pérez, T. Ticktin y R. Bye. 2021. Sustaining Medicinal Barks: Survival and Bark Regeneration of *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae), a Tropical Tree under Experimental Debarking. *Sustainability* 13(5): 2860. DOI: <https://doi.org/10.3390/su13052860>
- Bonfil, C. e I. Trejo. 2010. Plant propagation and the ecological restoration of Mexican tropical deciduous forests. *Ecological Restoration* 28(3): 369-376. DOI: <https://doi.org/10.3368/er.28.3.369>
- Brecho-Franco, A. E. 2009. ¿Cómo propagar árboles que se usan en medicina tradicional? Fondo Sectorial para la Investigación, el Desarrollo y la Innovación Tecnológica Forestal. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología - Comisión Nacional Forestal. México, D.F., México, 62 pp. https://www.conafor.gob.mx/biblioteca/Catalogo_de_recursos_forestales_M_y_N.pdf
- Bullock, S. H. 2002. *Jacaratia mexicana*. DC. (Caricaceae) Bonete. In: Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño (eds.). Historia natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. Pp. 155-158.
- Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 439 pp.
- Cabin, R. J., S. G. Weller, D. H. Lorence, S. Cordell y L. J. Hadway. 2002. Effects of microsite, water, weeding, and direct seeding on the regeneration of native and alien species within a Hawaiian dry forest preserve. *Biological Conservation* 104(2): 181-190. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00163-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00163-X)
- Camargo, J. L. C., I. D. K. Ferraz y A. M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* 10(4): 636-644. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2002.01044.x>
- Carrasco-Carballedo, V. y C. Martínez-Garza. 2011. Recuperación de la biodiversidad con plantaciones de especies nativas en selvas húmedas y secas de México. Tres estudios de caso. In: Vargas-Ríos, O. y S. P. Reyes-B. (eds.). La restauración ecológica en la práctica: Memorias del I Congreso Colombiano de Restauración Ecológica y II Simposio Nacional de Experiencias en Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. Pp. 297-305.
- Ceccon, E. y P. Hernández. 2009. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 57(1-2): 257-269. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v57i1-2.11319>
- Ceccon, E., P. Huante y J. Campo. 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 182(1-3): 387-402. DOI: [http://doi.org/10.1016/s0378-1127\(03\)00085-9](http://doi.org/10.1016/s0378-1127(03)00085-9)
- Ceccon, E., E. J. González y C. Martorell. 2016. Is direct seeding a biologically viable strategy for restoring forest ecosystems? Evidence from a Meta-analysis. *Land Degradation & Development* 27(3): 511-520. DOI: <http://doi.org/10.1002/lrd.2421>





- Cervantes-Sánchez, M. A. y M. E. Sotelo-Boyás. 2002. Guías técnicas para la propagación sexual de 10 especies latifoliadas de la selva baja caducifolia en el estado de Morelos. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), Centro de Investigación Regional del Centro Campo Experimental Zacatepec. Zacatepec, México. 30 pp.
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. In: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (ed.). Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la bioversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. Mx., México. Pp. 87-108.
- Chazdon, R. L. y M. R. Guariguata. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica* 48(6): 716-730 DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12381>
- Cole, R. J., K. D. Holl, C. L. Keene y R. A. Zahawi. 2011. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 261(10): 1590-1597. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.038>
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53(2): 209-229. DOI: <https://doi.org/10.2307/1942495>
- Coley, P. D., J. P. Bryant y F. S. Chapin 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230(4728): 895-899. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.230.4728.895>
- CONAGUA. 2013. Normales climatológicas por estación Comisión Nacional del Agua. Teotlalco, Puebla. <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=pue>
- CONANP. 2005. Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Sierra Huautla, México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas - Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Cd. Mx., México. 210 pp.
- CONANP-CIByC-UAEM. 2013. Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del área natural protegida de competencia de la Federación con la categoría de Reserva de la Biosfera "Mixteca Baja Poblana", en el estado de Puebla, México. Cuernavaca, Morelos: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación-Universidad Autónoma del Estado de Morelos (CIByC-UAEM). Puebla, México. 230 pp.
- Coomes, D. A. y P. J. Grubb. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* 18(6): 283-291. DOI: [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(03\)00072-7](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(03)00072-7)
- Correia, M. R. d. M., M. C. Ferreira, M. Alves, H. N. Consolaro y D. L. M. Vieira. 2021. Less is more: Little seed processing required for direct seeding in seasonal tropics. *New Forests*. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-021-09881-y>
- Crawley, M. J. 2007. *The R Book*. Wiley. London, UK. 942 pp.
- Daws, M. I., N. C. Garwood y H. W. Pritchard. 2005. Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panama: some ecological implications. *Functional Ecology* 19(5): 874-885. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01034.x>
- de la O-Toris, J., B. Maldonado y C. Martínez-Garza. 2012. Efecto de la perturbación en la comunidad de herbáceas nativas y ruderales de una selva estacional mexicana. *Botanical Sciences* 90(4): 469-480. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.475>
- De León-Ibarra, M. A. 2005. Fenología de especies de plantas con frutos carnosos y disponibilidad espacial y temporal de este recurso en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla: Implicaciones para los vertebrados. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, México. 76 pp.
- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession - seedling survival and growth. *Ecology* 72(3): 1076-1088. DOI: <https://doi.org/10.2307/1940607>
- Doust, S. J., P. D. Erskine y D. Lamb. 2006. Direct seeding to restore rainforest species: Microsite effects on the early establishment and growth of rainforest tree seedlings on degraded land in the wet tropics of Australia. *Forest Ecology and Management* 234(1-3): 333-343. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.07.014>
- Ehleringer, J. R. y D. R. Sandquist. 2006. Ecophysiological constraints on plant responses in a restoration setting. In: Falk, D. A., M. A. Palmer y J. B. Zedler (eds.). *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press. Washington, USA. Pp. 42-58.
- Fenner, M. 1987. Seed characteristics in relation to succession. In: Gray, A. J., M. J. Crawley y P. J. Edwards (eds.). *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell Scientific Publications. London, UK. Pp. 103-114.





- Ferreira, R. A., P. L. Santos, A. G. Aragao, T. I. S. Santos, E. M. Santos Neto y A. M. S. Rezende. 2009. Direct sowing for the implantation of a riparian forest at the lower San Francisco River in Sergipe State, Brazil. *Scientia Forestalis* 37(81): 37-46.
- Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maass y J. Sarukhan. 1995. Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican Tropical Deciduous Forest. *Biotropica* 27(1): 78-86. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388905>
- Fuentes-Hernández, A., M. Mendoza-Orozco, L. Ríos-Casanova, A. Soler-Aburto, D. Muñoz-Iniesta y H. Godínez-Álvarez. 2019. Impact of agriculture and cattle raising on the tropical dry forest of Zirándaro, Guerrero: an evaluation using ecological indicators. *Botanical Sciences* 97(2): 148-154. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2043>
- Gadea-Noguerón, R., A. Alemán-Octaviano y C. Martínez-Garza. 2006. Propagación de especies de Selva Baja Caducifolia con fines de restauración ecológica. Cartel presentado en el Primer Congreso de la Sociedad Científica Mexicana de Ecología. Morelia, Michoacán.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 246 pp.
- Gerhardt, K. 1993. Tree Seedling Development in Tropical Dry Abandoned Pasture and Secondary Forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* 4(1): 95-102. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235736>
- Gerhardt, K. 1996. Germination and development of sown mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in secondary tropical dry forest habitats in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12(2): 275-289 DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400009457>
- González, J. C., A. Ayalay E. Gutierrez. 2007. Chemical composition of tree species with forage potential from the region of Tierra Caliente, Michoacan, Mexico. *Cuban Journal of Agricultural Science* 41(1): 81-86.
- González-Tokman, D. M., V. L. Barradas, K. Boege, C. A. Domínguez, E. del-Val, E. Saucedo y C. Martínez-Garza. 2018. Performance of 11 tree species under different management treatments in restoration plantings in a tropical dry forest. *Restoration Ecology* 26(4): 642-649. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.12617>
- Grossnickle, S. C. y V. Ivetić. 2017. Direct Seeding in Reforestation - A Field Performance Review. *REFORESTA* 4: 94-142. DOI: <https://doi.org/10.21750/REFOR.4.07.46>
- Guarino, E. D. G. y A. Scariot. 2014. Direct seeding of dry forest tree species in abandoned pastures: effects of grass canopy and seed burial on germination. *Ecological Research* 29(3): 473-482. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11284-014-1143-4>
- Guízar-Nolazco, E. y A. Sánchez-Velez. 1991. Guía para el reconocimiento de los principales árboles del alto balsas. Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, México. 207 pp.
- Guzmán-Luna, A. y C. Martínez-Garza. 2016. Performance of 15 tropical tree species recruited or transplanted on restoration settings. *Botanical Sciences* 94(4): 1-17 DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.659>
- Guzmán-Pozos, A. M. 2012. Germinación de semilla de tres procedencias de *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl. (Julianaceae). Tesis de licenciatura. Universidad del Mar. Puerto Escondido, México. 134 pp.
- Hooper, E., P. Legendre y R. Condit. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology* 42(6): 1165-1174. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01106.x>
- Howe, H. F. y C. Martínez-Garza. 2014. Restoration as experiment. *Botanical Sciences* 92(4): 459-468. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.146>
- Huante, P. y E. Rincón. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113(1): 53-66. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420050353>
- Huante, P., E. Rincón y M. Gavito. 1992. Root system analysis of seedlings of seven tree species from a tropical dry forest in Mexico. *Trees* 6(2): 77-82 DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00226584>
- INEGI. 2015. Edafología. Mapa digital de México v6. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.
- Jara, P., E. Martínez y J. Campo. 2009. N and P dynamics in litter layer and soil of Mexican semi-arid forests, State of Morelos. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 130(3): 164-170. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.01.002>
- Jiménez-Hernández, H. E. 2021. Restauración de la selva estacional de Morelos: efectos en el suelo a corto plazo.





- Tesis de maestría. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, México. 72 pp.
- Jiménez de Loera, M. 2012. Morfoanatomía de la semilla de la especie medicinal *Jacaratia mexicana* (Caricaceae) y su propagación. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 115 pp.
- Kattge, J., G. Bönisch, S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, S. Tautenhahn, G. D. A. Werner, T. Aakala, M. Abedi, A. T. R. Acosta, G. C. Adamidis, K. Adamson, M. Aiba, C. H. Albert, J. M. Alcántara, C. Alcázar C., I. Aleixo, H. Ali, B. Amiaud, C. Ammer, M. M. Amoroso, M. Anand, C. Anderson, N. Anten, J. Antos, D. M. G. Apgaua, T.-L. Ashman, D. H. Asmara, G. P. Asner, M. Aspinwall, O. Atkin, I. Aubin, L. Bastrup-Spohr, K. Bahalkeh, M. Bahn, T. Baker, W. J. Baker, J. P. Bakker, D. Baldocchi, J. Baltzer, A. Banerjee, A. Baranger, J. Barlow, D. R. Barneche, Z. Baruch, D. Bastianelli, J. Battles, W. Bauerle, M. Bauters, E. Bazzato, M. Beckmann, H. Beeckman, C. Beierkuhnlein, R. Bekker, G. Belfry, M. Belluau, M. Beloiu, R. Benavides, L. Benomar, M. L. Berdugo-Lattke, E. Berenguer, R. Bergamin, J. Bergmann, M. Bergmann Carlucci, L. Berner, M. Bernhardt-Römermann, C. Bigler, A. D. Bjorkman, C. Blackman, C. Blanco, B. Blonder, D. Blumenthal, K. T. Bocanegra-González, P. Boeckx, S. Bohlman, K. Böhning-Gaese, L. Boisvert-Marsh, W. Bond, B. Bond-Lamberty, A. Boom, C. C. F. Boonman, K. Bordin, E. H. Boughton, V. Boukili, D. M. J. S. Bowman, S. Bravo, M. R. Brendel, M. R. Broadley, K. A. Brown, H. Bruelheide, F. Brumrich, H. H. Bruun, D. Bruy, S. W. Buchanan, S. F. Bucher, N. Buchmann, R. Buitenwerf, D. E. Bunker, J. Bürger, S. Burrascano, D. F. R. P. Burslem, B. J. Butterfield, C. Byun, M. Marques, M. C. Scalon, M. Caccianiga, M. Cadotte, M. Cailleret, J. Camac, J. J. Camarero, C. Campany, G. Campetella, J. A. Campos, L. Cano-Arboleda, R. Canullo, M. Carbognani, F. Carvalho, F. Casanoves, B. Castagneyrol, J. A. Catford, J. Cavender-Bares, B. E. L. Cerabolini, M. Cervellini, E. Chacón-Madrigal, K. Chapin, F. S. Chapin, S. Chelli, S.-C. Chen, A. Chen, P. Cherubini, F. Chianucci, B. Choat, K.-S. Chung, M. Chytrý, D. Ciccarelli, L. Coll, C. G. Collins, L. Conti, D. Coomes, J. H. C. Cornelissen, W. K. Cornwell, P. Corona, M. Coyea, J. Craine, D. Craven, J. P. G. M. Cromsigt, A. Csecserits, K. Cufar, M. Cuntz, A. C. da Silva, K. M. Dahlin, M. Dainese, I. Dalke, M. Dalle Fratte, A. T. Dang-Le, J. Danihelka, M. Dannoura, S. Dawson, A. J. de Beer, A. De Frutos, J. R. De Long, B. Dechant, S. Delagrange, N. Delpierre, G. Derroire, A. S. Dias, M. H. Diaz-Toribio, P. G. Dimitrakopoulos, M. Dobrowolski, D. Doktor, P. Dřevajan, N. Dong, J. Dransfield, S. Dressler, L. Duarte, E. Ducouret, S. Dullinger, W. Durka, R. Duursma, O. Dymova, A. E-Vojtkó, R. L. Eckstein, H. Ejtehadi, J. Elser, T. Emilio, K. Engemann, M. B. Erfanian, A. Erfmeier, A. Esquivel-Muelbert, G. Esser, M. Estiarte, T. F. Domingues, W. F. Fagan, J. Fagúndez, D. S. Falster, Y. Fan, J. Fang, E. Farris, F. Fazlioglu, Y. Feng, F. Fernandez-Mendez, C. Ferrara, J. Ferreira, A. Fidelis, B. Finegan, J. Firn, T. J. Flowers, D. F. B. Flynn, V. Fontana, E. Forey, C. Forgiarini, L. François, M. Frangipani, D. Frank, C. Frenette-Dussault, G. T. Freschet, E. L. Fry, N. M. Fyllas, G. G. Mazzochini, S. Gachet, R. Gallagher, G. Ganade, F. Ganga, P. García-Palacios, V. Gargaglione, E. Garnier, J. L. Garrido, A. L. de Gasper, G. Gea-Izquierdo, D. Gibson, A. N. Gillison, A. Giroldo, M.-C. Glasenhardt, S. Gleason, M. Gliesch, E. Goldberg, B. Göddel, E. Gonzalez-Akre, J. L. Gonzalez-Andujar, A. González-Melo, A. González-Robles, B. J. Graae, E. Granda, S. Graves, W. A. Green, T. Gregor, N. Gross, G. R. Guerin, A. Günther, A. G. Gutiérrez, L. Haddock, A. Haines, J. Hall, A. Hambuckers, W. Han, S. P. Harrison, W. Hattingh, J. E. Hawes, T. He, P. He, J. M. Heberling, A. Helm, S. Hempel, J. Hentschel, B. Hérault, A.-M. Hereş, K. Herz, M. Heuertz, T. Hickler, P. Hietz, P. Higuchi, A. L. Hipp, A. Hirons, M. Hock, J. A. Hogan, K. Holl, O. Honnay, D. Hornstein, E. Hou, N. Hough-Snee, K. A. Hovstad, T. Ichie, B. Igić, E. Illa, M. Isaac, M. Ishihara, L. Ivanov, L. Ivanova, C. M. Iversen, J. Izquierdo, R. B. Jackson, B. Jackson, H. Jactel, A. M. Jagodzinski, U. Jandt, S. Jansen, T. Jenkins, A. Jentsch, J. R. P. Jespersen, G.-F. Jiang, J. L. Johansen, D. Johnson, E. J. Jokela, C. A. Joly, G. J. Jordan, G. S. Joseph, D. Junaedi, R. R. Junker, E. Justes, R. Kabzems, J. Kane, Z. Kaplan, T. Kattenborn, L. Kavelenova, E. Kearsley, A. Kempel, T. Kenzo, A. Kerkhoff, M. I. Khalil, N. L. Kinlock, W. D. Kissling, K. Kitajima, T. Kitzberger, R. Kjøller, T. Klein, M. Kleyer, J. Klimešová, J. Klipel, B. Kloepel, S. Klotz, J. M. H. Knops, T. Kohyama, F. Koike, J. Kollmann, B. Komac, K. Komatsu, C. König, N. J. B. Kraft, K. Kramer, H. Kreft, I. Kühn, D. Kumarathunge, J. Kuppler, H. Kurokawa, Y. Kurosawa, S. Kuyah, J.-P. Laclau, B. Lafleur, E. Lallai, E. Lamb, A. Lamprecht, D. J. Larkin, D. Laughlin, Y. Le Bagousse-Pinguet, G. le Maire, P. C. le Roux, E. le Roux, T. Lee, F. Lens, S. L. Lewis, B. Lhotsky, Y. Li, X. Li, J. W. Lichstein, M. Liebergesell, J. Y. Lim, Y.-S. Lin, J. C. Linares, C. Liu, D. Liu,





- U. Liu, S. Livingstone, J. Llusià, M. Lohbeck, Á. López-García, G. Lopez-Gonzalez, Z. Lososová, F. Louault, B. A. Lukács, P. Lukeš, Y. Luo, M. Lussu, S. Ma, C. Maciel Rabelo Pereira, M. Mack, V. Maire, A. Mäkelä, H. Mäkinen, A. C. M. Malhado, A. Mallik, P. Manning, S. Manzoni, Z. Marchetti, L. Marchino, V. Marcilio-Silva, E. Marcon, M. Marignani, L. Markesteijn, A. Martin, C. Martínez-Garza, J. Martínez-Vilalta, T. Mašková, K. Mason, N. Mason, T. J. Massad, J. Masse, I. Mayrose, J. McCarthy, M. L. McCormack, K. McCulloh, I. R. McFadden, B. J. McGill, M. Y. McPartland, J. S. Medeiros, B. Medlyn, P. Meerts, Z. Mehrabi, P. Meir, F. P. L. Melo, M. Mencuccini, C. Meredieu, J. Messier, I. Mészáros, J. Metsaranta, S. T. Michaletz, C. Michelaki, S. Migalina, R. Milla, J. E. D. Miller, V. Minden, R. Ming, K. Mokany, A. T. Moles, A. Molnár V, J. Molofsky, M. Molz, R. A. Montgomery, A. Monty, L. Moravcová, A. Moreno-Martínez, M. Moretti, A. S. Mori, S. Mori, D. Morris, J. Morrison, L. Mucina, S. Mueller, C. D. Muir, S. C. Müller, F. Munoz, I. H. Myers-Smith, R. W. Myster, M. Nagano, S. Naidu, A. Narayanan, B. Natesan, L. Negoita, A. S. Nelson, E. L. Neuschulz, J. Ni, G. Niedrist, J. Nieto, Ü. Niinemets, R. Nolan, H. Nottebrock, Y. Nouvellon, A. Novakovskiy, T. N. Network, K. O. Nystruen, A. O'Grady, K. O'Hara, A. O'Reilly-Nugent, S. Oakley, W. Oberhuber, T. Ohtsuka, R. Oliveira, K. Öllerer, M. E. Olson, V. Onipchenko, Y. Onoda, R. E. Onstein, J. C. Ordóñez, N. Osada, I. Ostonen, G. Ottaviani, S. Otto, G. E. Overbeck, W. A. Ozinga, A. T. Pahl, C. E. T. Paine, R. J. Pakeman, A. C. Papageorgiou, E. Parfionova, M. Pärtel, M. Patacca, S. Paula, J. Paule, H. Pauli, J. G. Pausas, B. Peco, J. Penuelas, A. Perea, P. L. Peri, A. C. Petisco-Souza, A. Petraglia, A. M. Petritan, O. L. Phillips, S. Pierce, V. D. Pillar, J. Pisek, A. Pomogaybin, H. Poorter, A. Portsmuth, P. Poschlod, C. Potvin, D. Pounds, A. S. Powell, S. A. Power, A. Prinzing, G. Puglielli, P. Pyšek, V. Raavel, A. Rammig, J. Ransijn, C. A. Ray, P. B. Reich, M. Reichstein, D. E. B. Reid, M. Réjou-Méchain, V. R. de Dios, S. Ribeiro, S. Richardson, K. Riibak, M. C. Rillig, F. Riviera, E. M. R. Robert, S. Roberts, B. Robroek, A. Roddy, A. V. Rodrigues, A. Rogers, E. Rollinson, V. Rolo, C. Römermann, D. Ronzhina, C. Roscher, J. A. Rosell, M. F. Rosenfield, C. Rossi, D. B. Roy, S. Royer-Tardif, N. Rüger, R. Ruiz-Peinado, S. B. Rumpf, G. M. Rusch, M. Ryo, L. Sack, A. Saldaña, B. Salgado-Negret, R. Salguero-Gomez, I. Santa-Regina, A. C. Santacruz-García, J. Santos, J. Sardans, B. Schamp, M. Scherer-Lorenzen, M. Schleuning, B. Schmid, M. Schmidt, S. Schmitt, J. V. Schneider, S. D. Schowanek, J. Schrader, F. Schrodt, B. Schuldt, F. Schurr, G. Selaya Garvitz, M. Semchenko, C. Seymour, J. C. Sfair, J. M. Sharpe, C. S. Sheppard, S. Sheremetiev, S. Shiodera, B. Shipley, T. A. Shovon, A. Siebenkäs, C. Sierra, V. Silva, M. Silva, T. Sitzia, H. Sjöman, M. Slot, N. G. Smith, D. Sodhi, P. Soltis, D. Soltis, B. Somers, G. Sonnier, M. V. Sørensen, E. E. Sosinski Jr, N. A. Soudzilovskaia, A. F. Souza, M. Spasojevic, M. G. Sperandii, A. B. Stan, J. Stegen, K. Steinbauer, J. G. Stephan, F. Sterck, D. B. Stojanovic, T. Strydom, M. L. Suarez, J.-C. Svenning, I. Svitková, M. Svitok, M. Svoboda, E. Swaine, N. Swenson, M. Tabarelli, K. Takagi, U. Tappeiner, R. Tarifa, S. Tauugourdeau, C. Tavsanoglu, M. te Beest, L. Tedersoo, N. Thiffault, D. Thom, E. Thomas, K. Thompson, P. E. Thornton, W. Thuiller, L. Tichý, D. Tissue, M. G. Tjoelker, D. Y. P. Tng, J. Tobias, P. Török, T. Tarin, J. M. Torres-Ruiz, B. Tóthmérész, M. Treurnicht, V. Trivellone, F. Trolliet, V. Trotsiuk, J. L. Tsakalos, I. Tsiripidis, N. Tysklind, T. Umehara, V. Usoltsev, M. Vadéboncoeur, J. Vaezi, F. Valladares, J. Vamosi, P. M. van Bodegom, M. van Breugel, E. Van Cleemput, M. van de Weg, S. van der Merwe, F. van der Plas, M. T. van der Sande, M. van Kleunen, K. Van Meerbeek, M. Vanderwel, K. A. Vanselow, A. Vårhammar, L. Varone, M. Y. Vasquez Valderrama, K. Vassilev, M. Vellend, E. J. Veneklaas, H. Verbeeck, K. Verheyen, A. Vibrans, I. Vieira, J. Villacís, C. Violle, P. Vivek, K. Wagner, M. Waldram, A. Waldron, A. P. Walker, M. Waller, G. Walther, H. Wang, F. Wang, W. Wang, H. Watkins, J. Watkins, U. Weber, J. T. Weedon, L. Wei, P. Weigelt, E. Weiher, A. W. Wells, C. Wellstein, E. Wenk, M. Westoby, A. Westwood, P. J. White, M. Whitten, M. Williams, D. E. Winkler, K. Winter, C. Womack, I. J. Wright, S. J. Wright, J. Wright, B. X. Pinho, F. Ximenes, T. Yamada, K. Yamaji, R. Yanai, N. Yankov, B. Yguel, K. J. Zanini, A. E. Zanne, D. Zelený, Y.-P. Zhao, J. Zheng, J. Zheng, K. Ziemińska, C. R. Zirbel, G. Zizka, I. C. Zo-Bi, G. Zott y C. Wirth. 2020. TRY plant trait database - enhanced coverage and open access. *Global Change Biology* 26(1): 119-188. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Khurana, E. y J. S. Singh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28(1): 39-52. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0376892901000042>
- Laborde, J. e I. Corrales-Ferrayola. 2012. Direct seeding of *Brosimum alicastrum* Sw. (Moraceae) and *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Mimosaceae) in different





- habitats in the dry tropics of Central Veracruz. *Acta Botanica Mexicana* 100: 107-134. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm100.2012.33>
- Lamb, D., P. D. Erskine y J. A. Parrotta. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310(5754): 1628-1632 DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1111773>
- Lebrija-Trejos, E., J. A. Meave, L. Poorter, E. A. Pérez-García y F. Bongers. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 12(4): 267-275. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.09.002>
- Leverkus, A. B., A. Lázaro González, E. Andivia, J. Castro, M. N. Jiménez y F. B. Navarro. 2021. Seeding or planting to revegetate the world's degraded land: systematic review and experimentation to address methodological issues. *Restoration Ecology* 29(4): e13372. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.13372>
- López-Rodríguez, R. 2013. Conservación ex situ y conocimiento local de cuatro especies de frutales presentes en la localidad de Mozomboa, Municipio de Actopan, Veracruz, México. Tesis de maestría. Universidad Veracruzana. Xalapa, México. 102 pp.
- Maldonado-Almanza, B. 1997. Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 149 pp.
- Maldonado, B., J. Caballero, A. Delgado-Salinas y R. Lira. 2013. Relationship between use value and ecological importance of floristic resources of Seasonally Dry Tropical Forest in the Balsas River Basin, México. *Economic Botany* 67(1): 17-29. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12231-013-9222-y>
- Mandujano, S., S. Gallina y S. H. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical* 42(1-2): 107-114.
- Markesteijn, L., L. Poorter, F. Bongers, H. Paz y L. Sack. 2011a. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist* 191(2): 480-495. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x>
- Markesteijn, L., L. Poorter, H. Paz, L. Sack y F. Bongers. 2011b. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant Cell and Environment* 34(1): 137-148. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x>
- Márquez-Torres, J. F. 2016. Herbivoría y crecimiento en seis especies arbóreas de la selva estacional, establecidas en plantaciones de restauración ecológica. Tesis de maestría. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, México. 114 pp.
- Márquez-Torres, J. F. y C. Martínez-Garza. 2022. Supervivencia de 12 especies de árboles nativos en plantaciones de restauración en la selva estacionalmente seca. *Botanical Sciences* 100(2): 314-330. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2878>
- Martínez-Garza, C., E. Ceccon, y M. Méndez-Toribio. 2022. Ecological and social limitations for Mexican dry forest restoration: A Systematic Review. *Sustainability* 14(7): 3793. DOI: <https://doi.org/10.3390/su14073793>
- Martínez-Garza, C., M. Méndez-Toribio, E. Ceccon y M. R. Guariguata. 2021. Ecosystem restoration in Mexico: insights on the project planning phase. *Botanical Sciences* 99(2): 1-36. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2695>
- Martínez-Garza, C., M. Osorio-Beristain, D. Valenzuela-Galván y A. Nicolás-Medina. 2011. Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *Forest Ecology and Management* 262(12): 2207-2218. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.013>
- Martínez-Garza, C., W. Tobón, J. Campo y H. F. Howe. 2013. Drought mortality of tree seedlings in an eroded tropical pasture. *Land Degradation and Development* 24(3): 287-295. DOI: <https://doi.org/10.1002/lrd.1127>
- Martínez-Garza, C., M. Osorio-Beristain, R. Alcalá, D. Valenzuela-Galván y N. Mariano. 2016. Ocho años de restauración experimental en las selvas estacionales de México. In: Ceccon, E. y C. Martínez-Garza (eds.). *Experiencias mexicanas en la restauración de ecosistemas*. Universidad Autónoma del Estado de Morelos-Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. Pp. 385-406.
- Meli, P., J. M. Rey-Benayas y P. H. S. Brancalion. 2019. Balancing land sharing and sparing approaches to promote forest and landscape restoration in agricultural landscapes: Land approaches for forest landscape restoration. *Perspectives in Ecology and Conservation* 17(4): 201-205. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.09.002>





- Meli, P., I. Isernhagen, P. H. S. Brancalion, E. C. C. Isernhagen, M. Behling y R. R. Rodrigues. 2018. Optimizing seeding density of fast-growing native trees for restoring the Brazilian Atlantic Forest. *Restoration Ecology* 26(2): 212-219. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.12567>.
- Méndez-Toribio, M., C. Martínez-Garza, E. Ceccon y M. R. Guariguata. 2018. La restauración de ecosistemas terrestres en México: situación actual, tendencias, necesidades y oportunidades. Centro para la Investigación Forestal Internacional. Bogor, Indonesia. 116 pp.
- Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1084>
- Moore, D. S. 2005. Estadística aplicada básica. Antoni Bosch Ed. Madrid, España. 831 pp.
- Monroy, C. 1997. La leña como recurso energético, implicaciones ecológicas y etnobotánicas. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 117 pp.
- Nicolás-Medina, A. 2016. Siembra directa de especies arbóreas en hábitats contrastantes en la selva estacional de la Mixteca Baja Poblana. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 124 pp.
- Oliveira-Filho, A., E. A. Vilela, D. A. Carvalho y M. L. Gavilanes. 1995. Estudos florísticos e fitosociológicos em remanescentes de matas ciliares do Alto e Médio Rio Grande. Companhia Energética de Minas Gerais. Belo Horizonte, Brasil. 27 pp.
- Palma, A. C. y S. G. W. Laurance. 2015. A review of the use of direct seeding and seedling plantings in restoration: what do we know and where should we go? *Applied Vegetation Science* 18(4): 561-568. DOI: <https://doi.org/10.1111/avsc.12173>
- Paz, H. 2003. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: Variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* 35(3): 318-332. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00586.x>
- Paz, H., F. Pineda-García y L. F. Pinzón-Pérez. 2015. Root depth and morphology in response to soil drought: comparing ecological groups along the secondary succession in a tropical dry forest. *Oecologia* 179(2): 551-561 DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3359-6>
- Pérez, D. R., C. Ceballos y M. E. Oneto. 2022. Costos de plantación y siembra directa de *Prosopis flexuosa* var. *depressa* (Fabaceae) para restauración ecológica. *Acta Botanica Mexicana* 129: e1888. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.1888>
- Pérez, D. R., F. González, C. Ceballos, M. E. Oneto y J. Aronson. 2019. Direct seeding and outplantings in drylands of Argentinean Patagonia: estimated costs, and prospects for large-scale restoration and rehabilitation. *Restoration Ecology* 27(5): 1105-1116. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.12961>
- Prado-Calvillo, G. 2003. Análisis de la capacidad fotosintética y uso del agua de tres especies arbóreas nativas en un bosque tropical caducifolio con fines de restauración ecológica. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 90 pp.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rivas-Alonso, E. 2015. Lluvia de semillas en un gradiente sucesional con énfasis en dispersión por murciélagos del Bosque Tropical Caducifolio de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla en Morelos, México. Tesis de maestría. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, México. 93 pp.
- Rincón, E. y P. Huante. 1993. Growth-responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees Structure and Function* 7(4): 202-207. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00202074>
- Romero-Saritama, J. M. 2016. Caracterización morfológica de semillas de especies leñosas distribuidas en dos zonas secas presentes en el sur de Ecuador. Tesis de doctorado. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid, España. 172 pp.
- Rosell, J. A., M. E. Olson, C. Martínez-Garza y N. Martínez-Méndez. 2022. Functional diversity in woody organs of tropical dry forests and implications for restoration. *Sustainability* 14(14): 8362. DOI: <https://doi.org/10.3390/su14148362>
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F., México. 432 pp.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F., México. 504 pp.
- Santos, P. L., R. A. Ferreira, A. Guimarães de Aragão, L. Andrade Amaral y A. Santos Oliveira. 2012. Establishment of native species by direct seeding for restoration of degraded



- areas. Revista Árvore 36(2): 237-245. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622012000200005>
- Saynes, V., C. Hidalgo, J. D. Etchevers y J. E. Campo. 2005. Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. Applied Soil Ecology 29(3): 282-289. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.11.007>
- Silva, R. R. P., D. R. Oliveira, G. P. E. da Rocha y D. L. M. Vieira. 2015. Direct seeding of Brazilian savanna trees: effects of plant cover and fertilization on seedling establishment and growth. Restoration Ecology 23(4): 393-401. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.12213>
- SMN. 2014. Normales climatológicas por estado. Estación Teotlalco, Puebla. Servicio Meteorológico Nacional. México, D.F., México.
- SPP. 1981. Síntesis Geográfica de Morelos. Secretaría de Programación y Presupuesto. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F., México. 19 pp.
- SIRE. 2005. Sistema de Información para la Reforestación - Paquetes Tecnológicos. *Haematoxylum brasiletto* Karsten. Comisión Nacional Forestal-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F., México. 5 pp.
- Soriano, D., P. Huante, A. Gamboa-de Buen y A. Orozco-Segovia. 2014. Effects of burial and storage on germination and seed reserves of 18 tree species in a tropical deciduous forest in Mexico. Oecologia 174(1): 33-44. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2753-1>
- Soriano, D., A. Orozco-Segovia, J. Márquez-Guzmán, K. Kitajima, A. Gamboa-de Buen y P. Huante. 2011. Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. Annals of Botany 107(6): 939-951. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcr041>
- Statsoft19, Inc. 1984-2002. STATISTICA for Windows. Computer program manual. Version 7.0. Tulsa, USA.
- Tobón-Niedfeldt, W. 2005. Evaluación del crecimiento y establecimiento de plántulas de *Conzattia multiflora* para la restauración de las Selvas Bajas de Morelos. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 86 pp.
- Tobón-Niedfeldt, W. 2009. Reforestación de potreros abandonados en Los Tuxtlas: efectos en el suelo a corto plazo. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 75 pp.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. Biological Conservation 94(2): 133-142. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00188-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00188-3)
- Tripathi, N. y R. Singh. 2009. Influence of different land uses on soil nitrogen transformations after conversion from an Indian dry tropical forest. Catena 77(3): 226-223. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2009.01.002>
- TROPICOS. 2021. Tropicos.org, Missouri Botanical Garden, <https://tropicos.org> (consultado julio de 2021).
- Tunjai, P. y S. Elliott. 2012. Effects of seed traits on the success of direct seeding for restoring southern Thailand's lowland evergreen forest ecosystem. New Forests 43(3): 319-333. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-011-9283-7>
- Trujillo, E. 1995. Manejo de semillas forestales: guía técnica para el extensionista forestal. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. San José, Costa Rica. 57 pp.
- Valdespino, P., R. Romualdo, L. Cadenazzi y J. E. Campo. 2009. Phosphorus cycling in primary and secondary seasonally dry tropical forest in Mexico. Annals of Forest Science 66: 107. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest:2008075>
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of Seed Longevity and Germination in the Tropical Rain-Forest. Annual Review of Ecology and Systematics 24: 69-87. <https://www.jstor.org/stable/2097173>
- Vieira, D. L. M. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. Restoration Ecology 14(1): 11-20. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x>
- Zahawi, R. A., J. L. Reid y K. D. Holl. 2014. Hidden Costs of Passive Restoration. Restoration Ecology 22(3): 284-287. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.12098>
- Zulueta-Rodríguez, R., L. G. Hernandez-Montiel, B. Murillo-Amador, M. V. Cordoba-Matson, L. Lara e I. A. Chavez. 2015. Survival and growth of *Jacaratia mexicana* seedlings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi in a tropical dry forest. Madera y Bosques 21(3): 161-167. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2015.213465>





Material supplementario

Cuadro S1: Veinte especies de árboles de 10 familias plantados en el 2006 en cuatro parcelas de 50 × 50 m en El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México. *La nomenclatura taxonómica actual fue confirmada en TROPICOS, 2021.

Familia y especies*

Bignoniaceae

Crescentia alata Kunth

Bombacaceae

Ceiba sp.

Pseudobombax ellipticum (Kunth) Dugand

Burseraceae

Bursera aloxylon (Schiede) Engl.

Bursera copallifera (DC.) Bullock

Bursera grandifolia (Schltdl.) Engl.

Caricaceae

Jacaratia mexicana A. DC.

Fabaceae

Conzattia multiflora (B.L. Rob.) Standl.

Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb.

Cuadro S1: Continuación.

Familia y especies*

Erythrina americana Mill.

Haematoxylum brasiletto H. Karst.

Leucaena esculenta (DC.) Benth.

Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit

Lysiloma divaricatum (Jacq.) J.F. Macbr.

Malpighiaceae

Malpighia mexicana A. Juss.

Meliaceae

Swietenia humilis Zucc.

Polygonaceae

Ruprechtia fusca Fernald

Sapotaceae

Mastichodendron capiri (A. DC.) Cronquist

Verbenaceae

Vitex mollis Kunth

Cuadro S2: Densidad del suelo, pH, concentraciones de C, N, y P en el 2006 y 2007 a dos profundidades (0-10 y 10-20 cm) en ocho parcelas de vegetación secundaria en la selva estacionalmente seca de El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México.

Año de muestreo	2006		2007	
	Profundidad (cm)	0-10	10-20	0-10
Densidad del suelo (g cm ⁻³)	0.93±0.05	1.02±0.09	0.93±0.01	1.02±0.02
pH (H ₂ O)	6.50±0.08	6.50±0.08	6.70±0.06	6.60±0.07
C Total (mg C g ⁻¹)	31.80±1.10	22.10±1.30	33.40±1.60	23.60±1.40
N Total (mg N g ⁻¹)	2.37±0.17	1.51±0.11	2.44±0.19	1.68±0.14
NO ₃ - (μg N g ⁻¹)	90.70±13.50	61.50±11.0	39.60±3.20	29.80±2.80
NH ₄ + (μg N g ⁻¹)	69.20±7.60	30.50±3.70	3.60±0.10	3.50±0.10
NO ₃ : NH ₄	1.40±0.20	2.40±0.70	10.90±1.0	8.50±0.80
P Total (μg P g ⁻¹)	452±28	414±32	475±23	428±24
PO ₄ (μgP g ⁻¹)	14.80±0.80	11.10±0.60	17.10±1.10	14.50±0.80

Cuadro S3: Número de individuos (N), altura, diámetro a la base (DB), a la altura del pecho (DAP) y cobertura (medias ± error estándar) de leñosas en 2 ha excluidas de la ganadería en Teotlalco, Puebla, México. *La nomenclatura taxonómica actual fue confirmada en TROPICOS, 2021.

Familia y especie*	Nombre común	N	Altura (cm)	DB (mm)	DAP (mm)	Cobertura (m ²)
Anacardiaceae						
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	cuachalalate	8	573.8±64.3	231.6±30.9	156±30.2	17.36±4
<i>Cyrtocarpa procera</i> Kunth	coco/chupandillo	2	630	245.4	167.32±25	28.13
<i>Pseudosmodingium perniciosum</i> (Kunth) Engl.	cuajote rojo	17	467.9±23.4	275.06±18.5	144.1±5.8	22.6±3.3





Cuadro S3: Continuación.

Familia y especie*	Nombre común	N	Altura (cm)	DB (mm)	DAP (mm)	Cobertura (m ²)
Apocynaceae						
<i>Plumeria rubra</i> L.	cacaloxuchitl/flor de mayo	1	370	82.8	51.7±6.4	4.5
Boraginaceae						
<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	manzana, coralillo	12	332.7±26.1	108.8±18.3	37.4±4.2	9.54±1.4
<i>Cordia morelosana</i> Standl.	palo prieto	1	219	68	30	1.5
Burseraceae						
<i>Bursera bicolor</i> (Willd. ex Schltl.) Engl.	ticumaca	17	557.18±35	263.9±37.4	185.31±17.1	28.3±4.9
<i>Bursera copallifera</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock	copal	4	520.5±13.9	230.4±61.9	121.8±14.9	24.8±8
<i>Bursera glabrifolia</i> (Kunth) Engl.	cominillo	14	529.4±29.3	439.4±139.1	151±9.2	25.8±5.5
<i>Bursera lancifolia</i> (Schltdl.) Engl.	cuajote amarillo	5	616±22.1	267.7±36.5	171.4±18.9	25±8.6
Convolvulaceae						
<i>Ipomoea murucoides</i> Roem. & Schult.	cazahuate amarillo	1	1000	582.5	472.7	46.8
<i>Ipomoea pauciflora</i> M. Martens & Galeotti	cazahuate blanco	133	460±14.1	168.5±8.6	100.6±5.9	13.1±1.3
Euphorbiaceae						
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	ixtomeca	397	354.6±3.4	99.4±2.6	45.8±0.8	5±0.2
<i>Sapium macrocarpum</i> Müll.Arg.	veneno	24	637.9±38.4	213.98±29.9	132.4±24.7	12.4±3.2
Fabaceae						
<i>Acacia cochliacantha</i> Willd.	cubata	352	402.04±5.2	127.6±4.5	58.6±1.1	19.9±0.9
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	huizache	10	358.1±12.8	133.5±32.7	54.7±11.1	7.4±1.4
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Benth.	espino blanco	3	296.7	101.4	58.1±4.8	9.5
<i>Conzattia multiflora</i> (Robinson) Standl.	guayacán	201	729.3±14.6	246.2±10	182±5.8	41.1±2.9
<i>Erythrina</i> sp.	zompantle	3	593.3	326.8	111.6±19.3	14.1
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	palo de brasil	1	580	216.5	132.6	44.1
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	tlahuitol	15	564.5±41.4	149.3±20	108.5±15.7	14.8±2.9
<i>Mimosa polyantha</i> Benth.	uña de gato	55	370.5±8.9	94.1±6.3	43.5±2.5	5±0.5
<i>Senna pallida</i> (Vahl) H.S. Irwin & Barneby	vara ceniza	72	361±6.2	105.9±7.9	54.4±2.8	5±0.35
<i>Senna</i> sp.	paraca	1	470	56	56	9.9
Malpighiaceae						
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.	guajocote	1	500	191	91.9±13.2	17.3
Malvaceae						
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	pochote	12	575.4±50.6	152.1±22.2	110.6±15	8.2±3.5
Meliaceae						
<i>Trichilia hirta</i> L.	tapaqueso	2	480	160.7	55.5	13.3



**Cuadro S3:** Continuación.

Familia y especie*	Nombre común	N	Altura (cm)	DB (mm)	DAP (mm)	Cobertura (m ²)
Ulmaceae						
<i>Celtis caudata</i> Planch.	palo verde	3	465	140.1	132.6	17.1
Verbenaceae						
<i>Vitex hemsleyi</i> Briq.	canelillo	1	330	219.6	200.5	2.7
<i>Vitex mollis</i> Kunth	coyotomate	1	665	509.3	177.2	29.1
Total		1369				

Cuadro S4: Biomasa por especie en gramos (g) y el porcentaje (%) de biomasa de cada especie con respecto al total de biomasa registrada en 2 ha excluidas de la perturbación en Teotlalco, Puebla, México. En negritas se marcan las tres especies con mayor biomasa. *La nomenclatura taxonómica actual fue confirmada en TROPICOS, 2021.

Familias y especies*	g	%
Acanthaceae		
<i>Dicliptera peduncularis</i> Nees	136.98	10.88
<i>Elytraria imbricata</i> (Vahl) Pers.	10.74	0.85
<i>Tetramerium nervosum</i> Nees	90.59	7.20
Amaranthaceae		
<i>Amaranthus hybridus</i> L.	3.15	0.25
<i>Gomphrena serrata</i> L.	31.94	2.54
Asteraceae		
<i>Bidens odorata</i> Cav.	49.12	3.90
<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze	18.07	1.44
<i>Porophyllum ruderale</i> subsp. <i>macrocephalum</i> (DC.) R.R. Johnson	0.33	0.03
<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	50.34	4.00
<i>Tridax coronopifolia</i> (Kunth) Hemsl.	112.46	8.94
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	38.87	3.09
Commelinaceae		
<i>Commelina</i> sp. 1	1.83	0.15
<i>Commelina</i> sp. 2	6.19	0.49
<i>Gibasis</i> sp.	4.45	0.35
Convolvulaceae		
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	3.73	0.30
<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth	6.05	0.48
Convolvulaceae sp. 1	0.14	0.01
Cyperaceae		
<i>Cyperaceae</i> sp. 1	6.91	0.55
Euphorbiaceae		
<i>Acalypha</i> sp.	8.08	0.64
<i>Euphorbia</i> sp. 1	0.57	0.05
<i>Euphorbia</i> sp. 2	0.70	0.06
<i>Euphorbia</i> sp. 3	0.60	0.05
Euphorbiaceae sp. 1	0.38	0.03

Cuadro S4: Continuación.

Familias y especies*	g	%
Fabaceae		
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	33.86	2.69
<i>Crotalaria cajanifolia</i> Kunth	114.08	9.07
<i>Crotalaria incana</i> L.	4.66	0.37
<i>Dalea humilis</i> G. Don	30.74	2.44
<i>Desmodium procumbens</i> (Mill.) Hitchc.	2.37	0.19
<i>Indigofera</i> sp.	3.28	0.26
<i>Mimosa affinis</i> B.L. Rob.	1.24	0.10
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	1.99	0.16
<i>Senna uniflora</i> (Mill.) H.S.Irwin & Barneby	5.58	0.44
<i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	86.42	6.87
<i>Zornia thymifolia</i> Kunth	44.33	3.52
Hypoxidaceae		
<i>Hypoxis</i> sp.	17.49	1.39
Malvaceae		
<i>Sida glabra</i> Mill.	1.05	0.08
<i>Sida</i> sp. 1	0.31	0.02
<i>Sida</i> sp. 2	0.19	0.02
Poaceae		
<i>Bouteloua</i> sp. 1	52.08	4.14
<i>Bouteloua</i> sp. 2	18.73	1.49
<i>Cenchrus intectus</i> (Chase) Morrone	6.56	0.52
<i>Cenchrus</i> sp. 1	0.03	0.002
<i>Digitaria</i> sp.	21.38	1.70
<i>Oplismenus</i> sp.	169.45	13.46
<i>Panicum</i> sp.	3.29	0.26
<i>Paspalum</i> sp.	11.24	0.89
<i>Setaria</i> sp.	33.62	2.67
Portulacaceae		
<i>Portulaca oleracea</i> L.	0.87	0.07
<i>Portulaca pilosa</i> L.	5.38	0.43
Rubiaceae		
<i>Borreria</i> sp.	1.20	0.10
<i>Crusea</i> sp.	1.10	0.09



**Cuadro S4:** Continuación.

Familias y especies*	g	%
Solanaceae		
<i>Solanum</i> sp.	0.25	0.02
Morfoespecies		
Morfoespecie 1	0.01	0.001
Morfoespecie 2	0.05	0.004
Morfoespecie 3	0.77	0.06
Morfoespecie 4	0.01	0.001

Cuadro S4: Continuación.

Familias y especies*	g	%
Morfoespecie 5	0.48	0.04
Morfoespecie 6	0.02	0.002
Morfoespecie 7	0.60	0.05
Morfoespecie 8	0.18	0.01
Morfoespecie 9	0.90	0.07
Morfoespecie 10	0.45	0.04

Cuadro S5: Análisis de Varianza de Medidas Repetidas para el porcentaje de emergencia durante 21 días de seis especies arbóreas sembradas en El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México en julio 2012. Se muestran los grados de libertad (g.l.), la suma de cuadrados (MS), la F y la P. Las fuentes de variación evaluadas fueron la identidad de la especie con seis niveles, hábitat con dos niveles (sucesión natural, plantación), deshierbe con dos niveles (sin hierbas, con hierbas) y tiempo con cuatro niveles.

Fuente de Variación	g.l.	MS	F	P
Especie	5	3.04	25.60	<0.0001
Hábitat	1	0.34	2.90	0.093
Deshierbe	1	1.20	10.16	0.002
Hábitat × Deshierbe	1	0.06	0.51	0.47
Hábitat × Especie	5	0.06	0.49	0.78
Deshierbe × Especie	5	0.26	2.23	0.06
Hábitat × Deshierbe × Especie	5	0.12	0.98	0.43
Error	72		0.12	
Tiempo	3	1.66	241.81	<0.0001
Tiempo × Hábitat	3	0.01	1.95	0.12
Tiempo × Deshierbe	3	0.01	1.58	0.19
Tiempo × Especie	15	0.23	33.14	<0.0001
Tiempo × Hábitat × Deshierbe	3	0.01	1.84	0.14
Tiempo × Hábitat × Especie	15	0.01	1.53	0.09
Tiempo × Deshierbe × Especie	15	0.01	0.91	0.55
Tiempo × Hábitat × Deshierbe × Especie	15	0.004	0.58	0.89
Error	216		0.01	

Cuadro S6: Análisis de Varianza de Medidas Repetidas del porcentaje de emergencia durante 21 días de seis especies arbóreas sembradas en El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México en julio del 2012. Se muestran los grados de libertad (g.l.), la suma de cuadrados (MS), la F y la P. Las fuentes de variación evaluadas fueron hábitat con dos niveles (sucesión natural y perturbado), estatus sucesional con dos niveles (tempranas y tardías) y tiempo con cuatro niveles.

Fuente de Variación	g.l.	MS	F	P
Hábitat	1	0.02	0.09	0.77
Estatus Sucesional	1	0.02	0.06	0.81
Hábitat × Estatus sucesional	1	0.002	0.01	0.94
Error	110		0.28	
Tiempo	3	1.02	60.08	0.0000001
Tiempo × Hábitat	3	0.00	0.04	0.99
Tiempo × Estatus sucesional	3	0.08	4.67	0.003
Tiempo × Hábitat × Estatus sucesional	3	0.001	0.04	0.99
Error	330		0.02	





Cuadro S7: Análisis de Varianza de Medidas Repetidas del porcentaje de emergencia de seis especies arbóreas durante 21 días sembradas en El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México en julio del 2012. Se muestran los grados de libertad (g.l.), la suma de cuadrados (MS), la F y la P. Las fuentes de variación evaluadas fueron identidad de la especie con seis niveles, hábitat con tres niveles (sucesión natural, plantación y perturbado) y tiempo con cuatro niveles.

Fuente de Variación	g.l.	MS	F	P
Especie	5	1.70	15.74	<0.0001
Hábitat	2	0.06	0.58	0.56
Hábitat × Especie	10	0.07	0.69	0.73
Error	48		0.11	
Tiempo	3	0.99	152.39	0.0000001
Tiempo × Hábitat	6	0.01	1.79	0.10
Tiempo × Especie	15	0.15	23.71	0.0000001
Tiempo × Hábitat × Especie	30	0.01	0.83	0.71
Error	144		0.01	

Cuadro S8: Análisis de Varianza de Medidas Repetidas del porcentaje de germinación de seis especies arbóreas durante 21 días sembradas en El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México en julio del 2012. Se muestran los grados de libertad (g.l.), la suma de cuadrados (MS), la F y la P. Las fuentes de variación evaluadas fueron el deshierbe con dos niveles (con hierbas y sin hierbas), el estatus sucesional con dos niveles (tempranas y tardías) y el tiempo con cuatro niveles.

Fuente de Variación	g.l.	MS	F	P
Deshierbe	1	1.20	4.22	0.043
Estatus sucesional	1	0.01	0.04	0.84
Deshierbe × Estatus sucesional	1	0.01	0.02	0.89
Error	92		0.29	
Tiempo (T)	3	1.66	93.65	0.0000001
Tiempo × Deshierbe	3	0.01	0.61	0.61
Tiempo × Estatus sucesional	3	0.13	7.17	0.0001
Tiempo × Deshierbe × Estatus sucesional	3	0.003	0.19	0.90
Error	276		0.02	

Cuadro S9: Análisis de Varianza de Medidas Repetidas para el porcentaje de sobrevivencia de seis especies arbóreas durante un año en la localidad de El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México. Se muestran los grados de libertad (g.l.), la suma de cuadrados (MS), la F y la P. Las fuentes de variación evaluadas fueron la identidad de la especie con seis niveles y el hábitat con tres niveles (sucesión natural, plantación y perturbado).

Fuente de Variación	g.l.	MS	F	P
Especie	5	0.60	4.98	0.0009
Hábitat	2	0.90	7.45	0.002
Especie × Hábitat	10	0.40	3.27	0.003
Error	48	0.12		

Cuadro S10: Análisis de Varianza de Medidas Repetidas del porcentaje de sobrevivencia de seis especies arbóreas durante un año en El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México. Se muestran los grados de libertad (g.l.), la suma de cuadrados (MS), la F y la P. Las fuentes de variación evaluadas fueron el hábitat con tres niveles (sucesión natural, plantación y perturbado) y el estatus sucesional con dos niveles (tempranas y tardías).

Fuente de Variación	g.l.	MS	F	P
Hábitat	2	0.90	4.82	0.01
Estatus sucesional	1	0.88	4.68	0.03
Hábitat × Estatus sucesional	2	0.56	3.01	0.06
Error	60		0.19	

Cuadro S11: Análisis de Varianza de Medidas Repetidas del porcentaje de sobrevivencia de seis especies arbóreas durante un año en la localidad de El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México. Se muestran los grados de libertad (g.l.), la suma de cuadrados (MS), la F y la P. Las fuentes de variación evaluadas fueron identidad de la especie con seis niveles, hábitat con dos niveles (sucesión y plantación) y deshierbe con dos niveles (con hierbas y sin hierbas).

Fuente de Variación	g.l.	MS	F	P
Especie	5	1.15	7.46	0.00001
Hábitat	1	0.0004	0.003	0.96
Deshierbe	1	0.67	4.37	0.04
			0.34	
Hábitat × Especies	5		2.18	0.07
Hábitat × Deshierbe	1	0.0003	0.002	0.97
Especie × Deshierbe	5	0.39	2.51	0.04
Hábitat × Especie × Deshierbe	5	0.22	1.46	0.21
Error	72	0.15		





Cuadro S12: Análisis de Varianza de Medidas Repetidas para el porcentaje de sobrevivencia de seis especies arbóreas en la localidad de El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México, durante un año. Se muestran los grados de libertad (g.l.), la suma de cuadrados (MS), la F y la P. Las fuentes de variación evaluadas fueron el deshierbe con sus dos niveles (con y sin hierbas) y el estatus sucesional con dos niveles (tempranas y tardías).

Fuente de Variación	g.l.	MS	F	P
Deshierbe	1	0.67	3.08	0.08
Estatus sucesional	1	0.54	2.45	0.12
Deshierbe × Estatus sucesional	1	0.96	4.39	0.04
Error	92	0.22		

Cuadro S13: Criterio de información de Akaike (AIC) de los modelos probados para determinar el efecto del estatus sucesional, la cobertura arbórea y sus interacciones sobre la probabilidad de emergencia.

Modelo	AIC
Estatus sucesional × Cobertura arbórea	4006.06
Estatus sucesional + Cobertura arbórea + E sucesional × C arbórea	4000.31

Cuadro S14: Análisis de devianza de la probabilidad de emergencia de seis especies sembradas en una selva estacional secundaria en Teotlalco, Puebla, México. Las fuentes de variación evaluadas fueron el estatus sucesional con dos niveles (tempranas y tardías), presencia de cobertura arbórea con dos niveles (con y sin cobertura). Se muestra la fuente de variación, los grados de libertad (g.l.), la devianza y el valor de P usando la X² para probar la significancia.

Fuente de variación	g.l.	Devianza	P
Estatus sucesional	1	566.59	<0.001
Cobertura arbórea	1	20.27	<0.001
Estatus sucesional × Cobertura	1	5.55	0.02

Cuadro S15: Criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) de los modelos probados para determinar el efecto del estatus sucesional, cobertura arbórea y sus interacciones sobre el porcentaje de sobrevivencia para seis especies sembradas en Teotlalco, Puebla, México.

Modelo	AIC
Estatus Sucesional × Cobertura arbórea	497.43
Estatus Sucesional + Cobertura arbórea + E sucesional × C arbórea	495.17

Cuadro S16: Análisis de devianza de la probabilidad de sobrevivencia de plántulas de seis especies sembradas en una selva estacional secundaria en Teotlalco, Puebla, México. Las fuentes de variación evaluadas fueron el estatus sucesional con dos niveles (tempranas y tardías) y la cobertura arbórea con dos niveles (con y sin cobertura arbórea). Se muestra la fuente de variación, los grados de libertad (g.l.), la devianza y el valor de P usando la X² para probar la significancia.

Fuente de variación	g.l.	Devianza	P
Estatus sucesional	1	15.36	<0.001
Cobertura arbórea	1	3.35	0.07
Estatus sucesional × Cobertura arbórea	1	15.19	<0.001



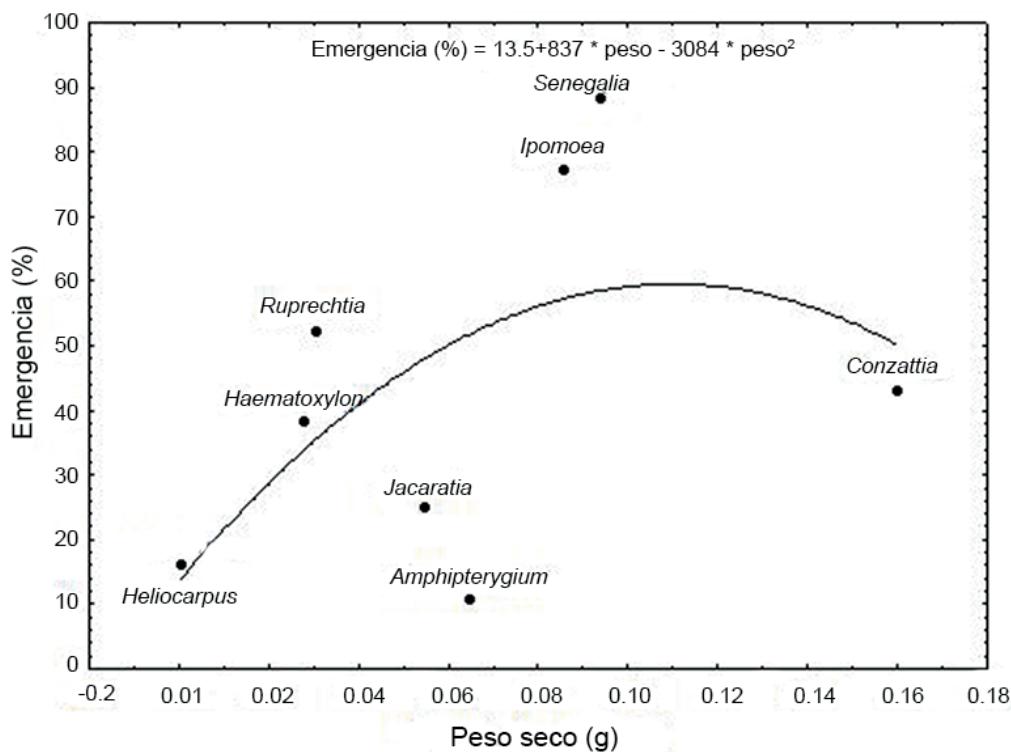


Figura S1: Relación no lineal entre el peso seco (g) de las semillas de ocho especies de árboles nativos de la selva estacionalmente seca de la región del Balsas, México, y su porcentaje de emergencia (%) en pruebas de siembra directa.

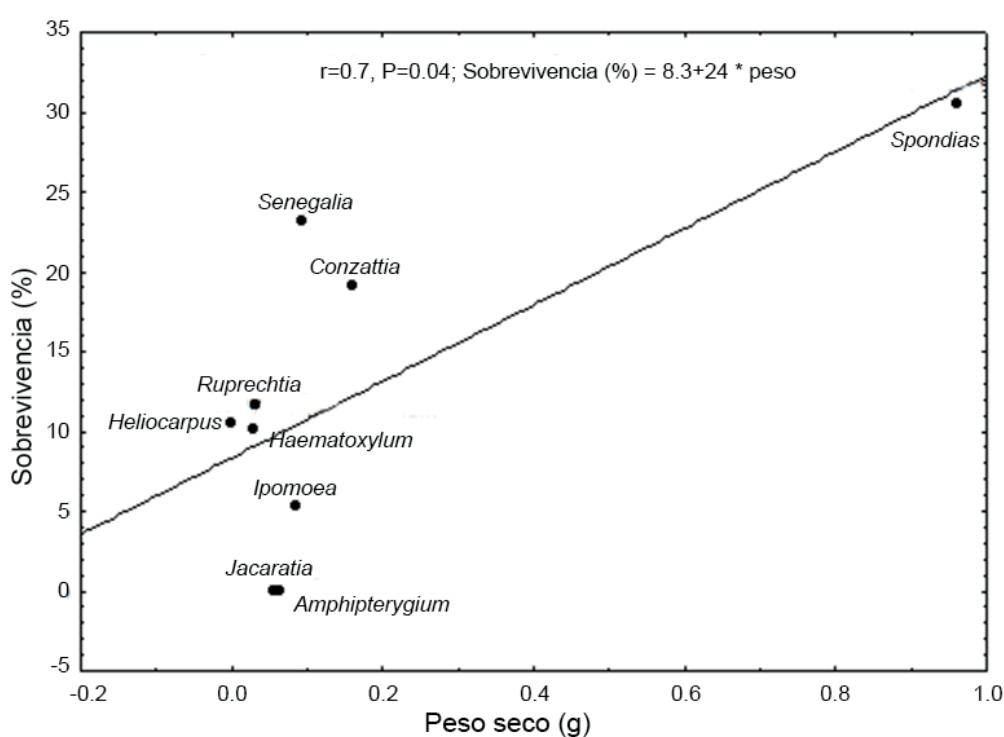


Figura S2: Correlación entre el peso seco (g) de las semillas de nueve especies de árboles nativos de la selva estacionalmente seca de la región del Balsas, México, y su porcentaje de sobrevivencia (%) en pruebas de siembra directa.