



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas
(CIEco)

**Restauración vs. Sucesión secundaria:
Comparación en la herbivoría y en la
diversidad de las larvas de lepidópteros en un
Bosque Tropical Caducifolio**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

MARILUZ YARED HERNÁNDEZ FLORES

DIRECTORA DE TESIS: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



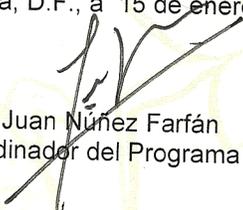
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de octubre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **HERNÁNDEZ FLORES MARILUZ YARED** con número de cuenta **508012130** con la tesis titulada **"RESTAURACIÓN ECOLÓGICA VS SUCESIÓN SECUNDARIA: COMPARACIÓN EN LA HERBIVORÍA Y EN LA DIVERSIDAD DE LARVAS DE LEPIDÓPTEROS DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO."**, realizada bajo la dirección de la **DRA. EK DEL VAL DE GORTARI**:

Presidente: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH
Vocal: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
Secretario: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Suplente: DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA
Suplente: DRA. KARINA BOEGE PARÉ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 15 de enero de 2010.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por las excelentes oportunidades y retos a superar durante este trayecto de mi profesión. Al apoyo financiero de CONACYT, PAPIIT (IN217507) y Fundación Packard. Gracias por facilitar la realización de la tesis y con ello obtención del grado.

Gracias a todos los miembros del comité por la revisión de la tesis: Roberto Lindig, Karina Bogue, Irene Pisanty y Cristina Martínez. Especialmente a mi asesora Ek del Val por todo el apoyo en las diferentes etapas de la tesis.

Por toda ayuda brindada durante la maestría en Restauración Ecológica, agradezco a Luz María Aranda y a Georgina García, quienes siempre están dispuestas a ayudarnos en todo lo que le es posible y más allá de sus obligaciones. Y a Lilia Jiménez de becas de posgrado por su apoyo durante los trámites de las becas.

Por las facilidades otorgadas para el trabajo de campo agradezco a la Estación Biológica de Chamela, UNAM y a la Fundación Cuixmala.

A las personas que me ayudaron en la colecta de campo: Gustavo, Eloy, Teresa, Diana, Fabiola y César. Un especial agradecimiento a Antonio López por ayudarme cuando lo solicitaba.

Al señor Ibarra de la colección de insectos del Instituto de Biología UNAM por ayudarme a identificar las familias de las larvas de lepidópteros y al M. en C. Ángel Durán por asesorarme con la base de datos.

Agradecimientos personales

Agradezco a todos los maestros y amigos que dejaron esto en mí: "La mente humana es una fuente de creatividad, y es capaz de encontrar la forma de restablecer una relación con la naturaleza que permita seguir con nuestra vida sin destruir innecesariamente las otras. Y entender que la naturaleza es cambio, pocas veces degradaremos la vida y este volverá a adquirir su forma pasada. Sin embargo se restablecerá con una nueva forma... porque la vida sigue"

Quiero agradecer el conocer y convivir con mis ahora amigos (en estricto orden alfabético): Fabiola, Hugo, Jazmín, Jessica, Laura, Lilia, Lilitiana, Mayren, Ruth, Víctor. Y a todos aquellos que he conocido a lo largo de este tiempo transcurrido dentro de la maestría (y también amigos): Ernesto, Rosa, Yuriana, Karina, Mario...y muchos más. Gracias porque con ustedes cada momento pesado o liviano que ocasiono la maestría o la vida fue ¡La pura vida!

A mis padres por amarme y cuidarme, sobre todo cuidarme a estas alturas de mi vida. Por último doy gracias a Blanca, quien me enseñó que lo más importante es apreciar el aliento que nos da la vida.

Índice

	Página
Resumen	I
Abstract	II
I. Introducción	
1.1 Restauración ecológica	1
1.1.1 Restauración en Bosques Tropicales Caducifolios (BTC)	3
1.2 Sucesión secundaria	4
1.3 Procesos ecológicos	6
1.3.1 Herbivoría	6
1.3.2 Comunidad de invertebrados herbívoros	8
II. Objetivos	10
III. Hipótesis y predicciones	11
IV. Método	12
4.1 Área de estudio	12
4.2 Área de trabajo	16
4.3 Descripción de las especies de estudio	18
4.4 Diseño experimental	21
4.4.1 Herbivoría	
4.4.1.1 Selección de especies	21
4.4.1.2 Tasa de herbivoría	21
4.4.1.3 Porcentaje de herbivoría	22
4.4.2 Diversidad de larvas de lepidópteros y abundancia de cinco grupos de invertebrados	22
4.4.2.1 Escala de la vegetación general	23
4.4.2.2 Escala especie específica	23
4.4.3 Depredación orugas artificiales	24
V. Resultados	26
5.1 Herbivoría	
5.1.1 Tasa de herbivoría	26
5.1.2 Porcentaje de herbivoría	27
5.2 Diversidad de larvas de lepidópteros y abundancia de cinco grupos de invertebrados	28
5.2.1 Escala de la vegetación general	28
5.2.2 Escala especie específica	31
5.2.2.1 Riqueza de morfoespecies	31
5.2.2.2 Abundancia de larvas de lepidópteros	33
5.3 Abundancia de coleópteros, ortópteros, hemípteros, gasterópodos y arañas	36
5.3.1 Escala de la vegetación general	35
5.3.2 Escala especie específica	38
5.4 Depredación de orugas artificiales	40
VI. Discusión	41
6.1 Herbivoría	41
6.2 Diversidad y composición de larvas de lepidópteros	43
6.3 Abundancia de otros grupos de invertebrados	46

	Página
VII. Proyecciones	48
VIII. Conclusiones	49
IX. Literatura citada	50

LISTA DE FIGURAS

No. Figura	Contenido	Página
Figura 4.1	Climograma de la Región central de Chamela Jalisco. Tomado del libro de "Historia natural de Chamela".	14
Figura 4.2	Mapa de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Se marca la ubicación de las parcelas utilizada para este estudio	20
Figura 5.1	Tasa de Herbivoría (TH= A0-A1/t) (Media ± EE) cm ² /día para <i>Apoplanesia paniculata</i> y <i>Heliocarpus pallidus</i> en la parcela restaurada y la parcela sucesional.	26
Figura 5.2:	Porcentaje de herbivoría (A0-A1/A0) (Media ± EE) cm ² /día para <i>Apoplanesia paniculata</i> y <i>Heliocarpus pallidus</i> en la parcela restaurada y la parcela sucesional.	27
Figura 5.3	Índice de diversidad de Simpson de las morfoespecies de lepidópteros (Media por cuadrante ± EE) en los diferentes meses de muestreo.	29
Figura 5.4	Abundancia total de cada morfoespecie de lepidóptero, las parcelas estudiadas. La leyenda indica las morfoespecies encontradas.	30
Figura 5.5	Promedio (Media ± EE) de morfoespecies de lepidópteros por especie arbórea en las dos parcelas estudiadas. Las líneas muestran el error estándar. Las letras indican las diferencias significativas.	31
Figura 5.6	Abundancia de larvas de lepidópteros (Media ± EE) por parcela para tres especies arbóreas: <i>Spondias purpurea</i> , <i>Heliocarpus pallidus</i> , <i>Apoplanesia paniculata</i> en ambas parcelas de estudio. La barra representa el error estándar. Las letras indican diferencia significativa.	33
Figura 5.7	Abundancia de larvas de lepidópteros (Media ± EE) a través del tiempo en la parcela restaurada y la sucesional para las tres especies arbóreas estudiadas. Las barras son el error estándar.	35
Figura 5.8	Índice de similitud Jaccard de la comunidad de larvas de lepidópteros en tres especies de árboles comunes en las parcelas estudiadas. (ca) <i>A. paniculata</i> en restaurada, (sa) <i>A. paniculata</i> en sucesional, (cc) <i>S. purpurea</i> en restaurada, (sc) <i>S. purpurea</i> en sucesional, (cd) <i>H. pallidus</i> en restaurada, (sd) <i>H. pallidus</i> en sucesional.	35
Figura 5.9	Abundancia de grupos de invertebrados (promedio de Log (1+abundancia) ± EE) en ambas parcelas en los diferentes meses de muestreo. Las líneas negras representan el error estándar.	37
Figura5.10	Abundancia promedio (log (1+abundancia)) de los grupos de invertebrados en <i>Apoplanesia paniculata</i> , <i>Heliocarpus pallidus</i> , <i>Spondias purpurea</i> tanto en la parcela restaurado como en la sucesional. La línea negra representa el error estándar.	39

LISTA DE TABLAS

No. de tabla	Contenido	Página
Tabla 4.1	Número de árboles en cada sitio y de cada especie arbórea. Todos los individuos fueron mayores a 2 m de altura.	24
Tabla 5.1	Familia y Especie a la cual pertenece cada morfoespecie identificada.	29
Tabla 5.2	Lista de especies arbóreas identificadas en la Parcela con Sucesión secundaria y restauración.	32
Tabla 5.3	Análisis de Varianza para la abundancia de los distintos grupos de invertebrados con respecto a la parcela (restaurada o sucesional), especie arbórea (<i>Apoplanesia paniculata</i> , <i>Heliocarpus pallidus</i> y <i>S. purpurea</i>) y la interacción entre la parcela y especie arbórea. Código de significancia: 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.'	40
Tabla 5.4	Número de orugas artificiales depredadas en la parcela restaurada y la parcela sucesional.	40

RESUMEN

El bosque tropical caducifolio es un ecosistema terrestre con una alta tasa de cambio de uso de suelo. Hoy en día se llevan a cabo acciones de restauración ecológica para recuperarlo. Sin embargo, rara vez se realiza una evaluación sobre el restablecimiento de los procesos ecológicos de un sitio restaurado. En este contexto el presente trabajo evaluó la herbivoría como un proceso ecológico comparando una parcela con sucesión secundaria y una parcela restaurada. Además se evaluó la diversidad de lepidópteros y la abundancia de distintos grupos de invertebrados potencialmente asociados con la herbivoría de las especies arbóreas de los sitios (coleópteros, hemípteros, ortópteros, moluscos y arañas). El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México donde se seleccionó una parcela con sucesión secundaria (17 años) y una parcela restaurada (8 años). En ambas se identificaron individuos de dos especies arbóreas comunes: *Heliocarpus pallidus* (Tiliaceae) y *Apoplanesia paniculata* (Leguminosae), en los que se midió la tasa de herbivoría y porcentaje de herbivoría durante la temporada de lluvias 2008. Al comparar las tasas de herbivoría medidas en términos de área foliar consumida (cm^2 /día) se encontró que no existen diferencias significativas entre parcelas ($F_{(1, 54)} = 0.03$ $p > 0.05$), es decir que los herbívoros están removiendo la misma cantidad de tejido foliar en ambos sitios. Sin embargo, al transformar esta área consumida a porcentaje, es decir a la cantidad de tejido removido en relación al tejido vegetal disponible, la diferencia entre la parcela restaurada y la sucesional si es significativa, en particular *H. pallidus* está perdiendo un mayor porcentaje de su área fotosintética en la parcela sucesional. En cuanto a la abundancia los otros grupos de invertebrados estudiados tampoco mostraron diferencias significativas entre sitios ($p > 0.05$), pero si hubo diferencias en la abundancia de coleópteros ($F_{(2,88)} = 4.63$ $p < 0.05$) y de arañas ($F_{(1,88)} = 5.004$ $p < 0.05$) asociadas a las especies de árboles estudiadas. Los resultados muestran que no hubo diferencias importantes entre la parcela restaurada y la parcela bajo sucesión secundaria en relación al proceso estudiado, por lo que la restauración parece ser efectiva para restablecer los procesos del ecosistema.

ABSTRACT

Tropical dry forests are ecosystems currently suffering alarming land-use changes. Nowadays some ecological restoration experiences are trying to recuperate some ecosystem functions. Evaluation however is not a frequent practice, and the reestablishment of ecological functions and ecosystem services is rarely assessed. In this context the present study evaluated herbivory as an ecological process comparing a restored site with a site under secondary succession. It was also investigated the lepidopteran diversity and the abundance of other invertebrates (coleopterans, hemipterans, orthopterans, mollusks and spiders) also associated with herbivory at the same sites. The study was carried out at the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Jalisco Mexico in a secondary succession plot (17 years of abandonment) and in a restored plot (8 years of planting). In both sites individuals of two tree common species were identified (*Heliocarpus pallidus*, Tiliaceae and *Apoplanesia paniculata*, Leguminosae) and herbivory rates and percent leaf area lost were measured during the wet season of 2008. When comparing herbivory rates in terms of missing leaf area (cm^2 /day) no significant differences between sites were found ($F_{(1, 54)} = 0.03$ $p > 0.05$), therefore herbivores are removing the same amount of tissue in both sites. However when comparing percent leaf area lost per site, the difference between the successional and the restored site was significant, *H. pallidus* in particular is losing greater leaf percentage at the successional site. The abundance of the other invertebrates studied was not significantly different between sites ($p > 0.05$) but the abundance of coleopterans and spiders was different between tree species ($p < 0.05$). These results show that there are no important differences between the restored and the successional site considering the ecological process studied (herbivory); therefore restoration appears to be a good strategy to reestablish ecosystem functions.

I. INTRODUCCIÓN

1.1.1 Restauración ecológica

La Ecología de la restauración es la ciencia que aporta los conceptos, modelos, metodologías y herramientas para restaurar sistemas alterados o degradados (SER 2007). Dentro de esta ciencia, su aplicación práctica es conocida como restauración ecológica que se define como el proceso de asistencia para el restablecimiento de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido. A pesar de esta separación, existe una retroalimentación entre ambas de donde emerge conocimiento sobre la forma de recuperación de los ecosistemas (Palmer *et al.* 1997).

La restauración ecológica es una medida contra la fuerte transformación de los ecosistemas que se produce principalmente por los diversos cambios de uso de suelo. El deterioro ambiental evidente que puede llegar hasta el punto de la desertificación, vuelve necesario plantear estrategias para frenarla y devolver los sitios deteriorados a posibles trayectorias de sucesión, donde el sistema natural se restablezca con la estructura y dinámica previas al disturbio antropogénico (Hobbs y Harris 2001).

Un ecosistema presenta resistencia¹ y resiliencia² que le permiten soportar el estrés causado por circunstancias adversas (Sunding *et al.* 2004, SER 2007). Sin embargo, el constante manejo inadecuado a que son sometidos los ecosistemas los hace, en ocasiones, sobrepasar sus propios umbrales y por lo tanto ya no pueden recuperarse (Hobbs y Harris 2001). Es entonces cuando se recomienda ejercer un tipo de intervención sobre el ecosistema que va desde reparar los

¹ La resistencia es la capacidad del ecosistema de recuperar su estructura y función después del disturbio (SER 2007).

² La resiliencia de un ecosistema es la capacidad de recobrar los atributos estructurales y funcionales que tenía antes del disturbio (SER 2007)

procesos, la productividad o los servicios de un ecosistema (rehabilitación) hasta establecer un ecosistema sobre terrenos degradados como medida de mitigación (creación o fabricación) (Bradshaw 1984, SER 2007).

El ecosistema restaurado no necesariamente recupera su estado previo al disturbio debido a limitaciones bióticas y abióticas (Blanke *et al.* 2007). Es por esto que un diagnóstico sobre las limitantes que afectan al sitio y los umbrales que ha cruzado sirve para diseñar una estrategia para recuperar los atributos del ecosistema (Hobbs 2007), considerando también las necesidades de la sociedad (Pfadenhauer 2001).

En la más simple de las circunstancias, la restauración implica eliminar o modificar el factor de presión que impide la recuperación del ecosistema, como por ejemplo eliminar el ganado, para permitir que los procesos ecológicos se recuperen por sí solos (SER 2007). En esta situación, cuando se extirpa el factor de presión comienza el proceso de sucesión secundaria. La sucesión podría representar en restauración la reducción de costos económicos en cuanto a la infraestructura que se requiere para reparar el ecosistema dañado (Vieira y Scariot 2006). En determinado caso, se podrá asistir a este proceso con técnicas que permitan aumentar su diversidad como la introducción de especies, barbechado, eliminación de pastos o de especies exóticas, entre otras (Brady *et al.* 2002, Sampaio *et al.* 2007). Existen trabajos como el de Hodacová y Prach (2003) donde compararon lugares con sucesión secundaria y con técnicas de rehabilitación, en 46 sitios en una zona minera de la República Checa. En este estudio encontraron que los sitios con sucesión secundaria en etapas avanzadas tenían el doble de diversidad que los sitios con reclamación. Otros autores también consideran que la sucesión secundaria da mejores resultados que la restauración siempre y cuando

las condiciones de degradación original no sean muy extremas (Prach y Hobbs 2008).

Se ha sugerido que la sucesión secundaria en condiciones favorables se debe preferir a la restauración ecológica puesto que se ha encontrado que promueve una mayor diversidad, particularmente en áreas naturales protegidas por presentar una fuente natural de organismos. Sin embargo esta mayor diversidad no implica el restablecimiento de los procesos ecológicos. Actualmente se ha puesto de manifiesto el vínculo inseparable entre la estructura y la función ecológica (Naeem 2006), por lo que esta idea se ha incorporado en restauración y se recomienda que además de evaluar la diversidad animal y el restablecimiento de la cobertura vegetal, es necesario llevar a cabo un monitoreo los procesos ecológicos (Blanke *et al.* 2007). Sin embargo hay pocos estudios que lo aborden de manera empírica. Estos trabajos se han enfocado típicamente en restauración de poblaciones y comunidades, o sobre ciclos energéticos y de nutrientes (Naeem 2006), mientras que la restauración de las interacciones bióticas ha sido menos estudiada y sobretodo los procesos en los que están implícitos no han sido abordados (Hobbs y Harris 2001, Lindell 2008, Malmstrom *et al.* 2009).

1.1.1 Restauración en bosques tropicales caducifolios (BTC)

Los bosque tropicales caducifolios de México (BTC) ocupan el 12.9 % del territorio nacional (INE 2008), sin embargo se considera que solo el 27% de la cobertura original de los BTC persiste en su forma original y tienen una tasa de deforestación del 3 % anual. Bajo esa tendencia, existe una predicción escalofriante de quedar solo el 13 % de cobertura total de este tipo de ecosistemas para el año 2015 (Trejo y Dirzo 2000).

Existe una discusión en la literatura sobre la pertinencia de la restauración del BTC, ya que algunos autores abogan porque la restauración en estos sistemas no es necesaria debido a su relativa simplicidad estructural y a la capacidad de regeneración vegetativa de algunas especies (Prach y Hobbs 2008, Sampaio *et al.* 2007), mientras que otros han documentado que bajo la sucesión natural existe dominancia de algunas especies de la familia Leguminosae como las acacias (*Acacia* spp) que impiden el restablecimiento del ecosistema previo al disturbio (Burgos y Maass 2004). En la sucesión secundaria de los BTC, una posible explicación de estos resultados opuestos se encuentra en la matriz en la que está inmersa una parcela determinada. Si la matriz que circunda a la parcela tiene remanentes de vegetación original puede permitir la colonización por diversos grupos de organismos y si las condiciones del suelo son adecuadas para el establecimiento de especies vegetales nativas, el proceso de sucesión secundaria puede evolucionar adecuadamente (Zimmerman *et al.* 2000). Sin embargo existen muchos sitios donde las tierras agrícolas y los pastizales abandonados no tienen fuentes de propágulos cercanas y los suelos están muy degradados por su uso intensivo e inadecuado, por lo que la probabilidad de sucesión natural es muy baja, factor que es aprovechado por especies oportunistas como las acacias recién mencionadas.

1.1 Sucesión secundaria

La sucesión secundaria es un proceso por el cual un ecosistema se recupera después de un disturbio (Clemens 1969), siempre y cuando haya presencia de suelo y el clima lo permita (Evans 2006). La sucesión depende de varios factores: 1) las características del disturbio, como extensión, intensidad y frecuencia; 2) la

disponibilidad de propágulos regenerativos; 3) el ambiente biótico, como la presencia de depredadores, granívoros, herbívoros, patógenos y parásitos, entre otros; y 4) las condiciones abióticas prevalecientes en el sitio perturbado (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Prach y Hobbs 2008, Zimmerman *et al.* 2000).

Aide y colaboradores (2000) muestran cómo por medio de la sucesión secundaria se recupera un bosque tropical en Puerto Rico siempre y cuando el suelo no haya sido altamente degradado, ellos encontraron que la densidad vegetativa de especies aumentó rápidamente durante los primeros 25 años. Después de 40 años de sucesión natural, las características estructurales del bosque secundario fueron similares a las del bosque maduro.

Sin embargo, la historia del sitio y las características intrínsecas del BTC pueden promover un resultado muy diferente. En el norte de Yucatán, por ejemplo, en un BTC transformado en cultivos de henequén y posteriormente abandonados, se evaluó la sucesión vegetal, y se encontró que la dominancia de la vegetación en todas las etapas sucesionales fue de especies pertenecientes a la familia Leguminosae a la que pertenecía el 50% de todas las especies. Las razones que pueden explicar esta dominancia son la resistencia a las perturbaciones como el fuego; sus semillas con testa dura; la resistencia a las condiciones de sequía; y su capacidad de fijar nitrógeno. Los sitios de la misma edad sucesional fueron diferentes entre sí y entre las distintas etapas sucesionales. Estos resultados sugieren que una sucesión secundaria por sí misma no permitiría obtener una composición similar a la vegetación de un bosque maduro en este sitio (González-Iturbe 2002).

Dado que no existe un consenso para determinar si los BTC perturbados pueden restablecerse por sí mismos a través de una sucesión secundaria no manipulada, resulta de especial interés la comparación entre un acahual en la

zona de influencia de una reserva biológica de BTC y una parcela restaurada dentro de este BTC para evaluar los alcances y pertinencia de la restauración.

1.3 Procesos ecológicos en los ecosistemas: herbivoría y comunidades de invertebrados herbívoros

En los ecosistemas existen procesos ecológicos que permiten la transferencia de energía y materia de un reservorio a otro y permiten un flujo entre los diferentes almacenes en forma de factores abióticos o bióticos (Chapin *et al.* 2002). En particular, un proceso ecológico importante en los ecosistemas es la herbivoría, ya que influye de forma positiva o negativa sobre el ecosistema.

1.3.1 Herbivoría

La herbivoría es la interacción entre plantas y animales, en la cual la planta pierde sus tejidos fotosintéticos, radicales o reproductivos con posibles repercusiones sobre su adecuación, y los herbívoros animales obtienen los recursos necesarios para su supervivencia, crecimiento y reproducción (Coley y Barone 1996).

Para que una planta sea consumida por el herbívoro, la hoja debe contar con una cantidad de nutrientes atractiva para éste (Coley *et al.* 1985). La preferencia del herbívoro también se basa en las defensas de la planta y en la capacidad del herbívoro para contrarrestarlas (Herms y Mattson 1992). Tanto la calidad de la hoja como sus defensas están vinculadas estrechamente con los recursos disponibles en el hábitat como: nutrientes, luz y agua. Por otro lado estos mismos recursos están relacionados con la competencia entre las plantas y pueden causar estrés que ocasione una mayor susceptibilidad a los efectos de la herbivoría (Coley y Barone 1996, Strauss y Agrawal 1999, Jefferies en Olff 1999).

Si la planta está inmersa en una comunidad vegetal diversa, la herbivoría de una especie en particular podría reducirse porque los herbívoros pueden consumir las plantas vecinas (Becky y Ewel 1987). Además, los herbívoros también pueden competir por una misma especie de planta, de tal manera que al contar con una amplia variedad de plantas, el herbívoro podría optar por otras de las especies vegetales palatables para él, lo cual reducirá la presión de la herbivoría sobre la planta focal -aunque aumentará la herbivoría de las especies vecinas (Brown y Ewel 1987).

Por otro lado la abundancia de herbívoros también es controlada por el tercer nivel trófico. Tanto depredadores como parasitoides influyen de manera determinante en la herbivoría de un sistema al modificar las abundancias de los herbívoros (Coley y Barone 1996, Teja y Howkins 2002, Marshall y Cooper 2004, Boege y Marquis 2006). En los sitios perturbados podría esperarse un aumento en la herbivoría debido a la disminución de la presión por depredación.

Existen numerosos estudios que han documentado que la pérdida de biomasa vegetal ocasionada por los herbívoros tiene repercusiones negativas para la adecuación de las plantas (Marquis 1984), así como en su distribución y abundancia (Crawley 1990).

Los estudios de restauración ecológica han documentado o proponen que la herbivoría afecta negativamente el restablecimiento de las especies de las plantas empleadas en la restauración de los ecosistemas (Blanco-García y Lindig-Cisneros 2005, Sweeney *et al.* 2002) y por lo tanto es una interacción poco deseable. Sin embargo la herbivoría es un proceso ecológico de gran relevancia por su efecto sobre la diversidad vegetal y el ciclo de nutrientes (Dirzo y Miranda 1990, Coley y Barone 1996). Por ejemplo, la herbivoría foliar puede causar la liberación de carbono en la rizósfera aumentando la actividad microbiana, lo cual

puede incrementar la disponibilidad de nitrógeno para la planta (Halmiton y Frank 2001). Algunos herbívoros son también los polinizadores de un gran número de plantas.

La influencia de los insectos es notable en los bosques tropicales porque consumen el 10 % de la productividad primaria anualmente (Coley y Barone 1996). Algunas especies de insectos relacionadas con la agricultura son capaces de remover virtualmente toda la vegetación de un sitio (Speight *et al.* 1999) lo que ha hecho que sean los más estudiados.

1.3.2 La comunidad de invertebrados herbívoros

Durante mucho tiempo, en el ámbito de la restauración ecológica se ha asumido que las comunidades animales se restablecerán por sí solas en el sitio restaurado. Hay estudios que documentan, que en efecto se establecen comunidades animales pero éstas podrían ser muy diferente a la comunidad que prevaleció antes del disturbio (Brady *et al.* 2002).

La comunidad de invertebrados y su diversidad son un índice de recuperación en los proyectos de restauración (Longcore 2003), principalmente porque son de las primeras comunidades en establecerse y pueden -en algún momento- redirigir el rumbo que sigue un ecosistema (Carson y Root 1999).

Algunos insectos son susceptibles a cambios en el ambiente como las hormigas (Andersen y Sparling 1997) y los lepidópteros (Summerville *et al.* 2007). Particularmente, estos últimos son utilizados como indicadores porque están fuertemente asociadas con la estructura y composición de la vegetación (Lomov 2006). Se ha documentado que si la composición y estructura de la comunidad vegetal cambia, la comunidad de lepidópteros asociados también cambiará (Harmer *et al.* 2003, Summerville 2003, Lomov 2006, Summerville *et al.* 2005,

Summerville *et al.* 2007, Waltz *et al.* 2004, Novotny *et al.* 2006). Lomov (2006) por ejemplo, utilizó a las mariposas y polillas como indicadores del estado de recuperación de un sitio restaurado del bosque de eucalipto en Sidney (Australia) y encontró que el ensamble de las polillas se favoreció con la restauración.

Se ha documentado que otro factor determinante en la diversidad de insectos herbívoros es la abundancia de depredadores, parásitos y parasitoides (Carson y Root 1999). Algunos estudios en bosques templados reportan que cuando ocurre un empobrecimiento de las especies vegetales en el dosel y en el sotobosque, las larvas de lepidópteros responden con una disminución en la riqueza de especies. Esto puede deberse a los cambios en el microclima dentro del dosel, tales como las condiciones de luz, alteraciones en la química de la hoja, la reducción en la disponibilidad de alimento, o al incremento en las tasas de depredación (Martel y Mauffette 1997).

La fenología de las plantas también influye en la diversidad de orugas. Por ejemplo, se ha encontrado que la intensidad de floración de un árbol está correlacionado positivamente con el número de especies e individuos de polillas geométridos que emergen durante la floración (Intachat *et al.* 2001).

El presente trabajo comparó la diversidad de lepidópteros herbívoros en una parcela con sucesión secundaria y una parcela restaurada con antecedentes de disturbio equiparables en un BTC de la Reserva de la Biosfera Chamela Cuixmala (RBCC).

II. OBJETIVOS

2.1 Objetivo principal

Evaluar la pertinencia de la restauración ecológica en el BTC a partir de una comparación del proceso ecológico de la herbivoría en una parcela restaurada y una parcela con sucesión secundaria.

2.2 Objetivos particulares

- Comparar la herbivoría de un sistema restaurado respecto a un sistema con sucesión secundaria en dos árboles: *Apoplanesia paniculata* y *Heliocarpus pallidus*.
- Cuantificar la abundancia de coleópteros, ortópteros, hemípteros, gasterópodos y arañas a dos escalas: la primera en general en las parcelas de estudio y en particular en tres especies de árboles que comparten ambas parcelas: *Apoplanesia paniculata*, *Heliocarpus pallidus* y *Spondias purpurea*.
- Identificar y cuantificar las morfoespecies de lepidópteros en una parcela restaurada y una parcela con sucesión secundaria en dos escalas: la primera general a nivel de parcela y la segunda comparando las morfoespecies asociadas a tres especies arbóreas comunes en ambas parcelas: *Apoplanesia paniculata*, *Heliocarpus pallidus* y *Spondias purpurea*.
- Comparar la depredación de orugas entre la parcela con restauración ecológica y la parcela con sucesión secundaria.

III. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

En una parcela con sucesión secundaria avanzada existe una mayor complejidad estructural de la vegetación en relación a una parcela restaurada por tanto:

- ✓ La herbivoría será menor en la parcela de sucesión secundaria que en la de restauración ecológica.

- ✓ La diversidad de lepidópteros será mayor en la parcela con sucesión secundaria que en la restaurada.

- ✓ La depredación será menor en la parcela sucesional que en la de restauración ecológica.

IV. MÉTODO

4.1. Área de estudio

4.1.1 Situación Geográfica

El presente trabajo se realizó en la región de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (RBCC). La reserva cuenta con un área protegida de 13,142 hectáreas. La RBCC forma parte del municipio de La Huerta, en el Estado de Jalisco, con las coordenadas extremas 19° 22' – 19° 39' latitud norte, 104° 56' – 105° 10' longitud oeste; se ubica en la región neotropical al noroeste de la provincia fisiográfica denominada Planicie Costera Suroccidental, en la subprovincia Sierra de la Costa de Jalisco y Colima (Fig. 4.2, DOF 1993).

4.1.2 Clima

El clima de la región se clasifica como Awo (w j) cálido subhúmedo con lluvias en verano, el más seco de los cálidos-húmedos. Presenta una marcada estacionalidad con una temporada de crecimiento de cuatro meses que coincide con la temporada de lluvias que va de julio a octubre, meses en los que cae más del 80 % de la precipitación anual. El promedio de precipitación de la región es de 700 mm con fluctuaciones entre 400 mm en años secos y 1000 mm en años húmedos. Durante el mes de enero (invierno) se puede presentar el 8 % de la precipitación. El promedio mensual de temperatura está entre 24.6 °C (1977-2000), con oscilaciones diarias que van de 9-10°C durante el verano y más de 13-15°C en los meses de invierno (Fig. 4.1, García-Oliva *et al.* 2002).

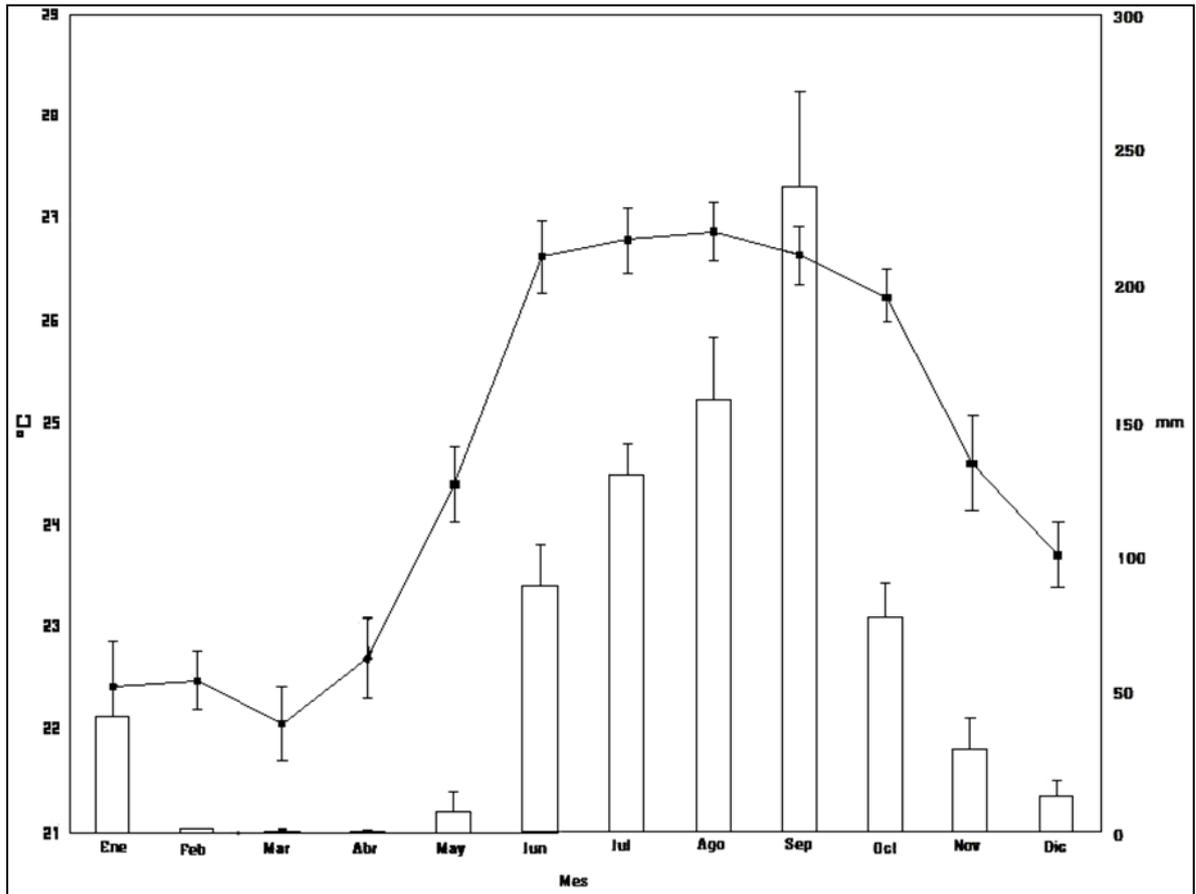


Figura 4.1: Climograma de la Región central de Chamela Jalisco. Tomado del libro de "Historia natural de Chamela".

4.1.3 Topografía

La zona presenta una topografía irregular, la cual se caracteriza por lomeríos bajos que van de 20 a 250 msnm con pocas excepciones de cerros altos mayores a los 500 m (Solís 1993). Este conjunto de elevaciones (normalmente con laderas convexas) presentan un alto grado de disección que dan lugar a valles intermontanos, que en algunos casos favorecen la formación de terrazas aluviales (Ortiz 2001).

4.1.4 Tipo de Suelo

En la reserva se han identificado varias unidades de suelo entre las que destacan el regosol eútrico y el luvisol crómico, que ocasionalmente se encuentran en pendientes que van de moderadas a fuertes, con mayor frecuencia en sitios planos o de pendiente suave (Solís 1993).

4.1.5 Vegetación

Las condiciones climáticas permiten que la vegetación dominante sea el bosque tropical caducifolio (BTC). En menor proporción crece el bosque tropical subperennifolio (BTS), en zonas con mayor disponibilidad de agua como las cañadas, barrancas, cuerpos de agua permanentes ubicadas entre los 400 y los 2,000 msnm. Existen 1,120 especies de plantas en la zona, su dosel varía entre los 4-15 metros (aunque algunos árboles llegan a tener 20 m de altura) la producción de sus hojas está determinada por la disponibilidad del agua (Rzedowski 1978, Lott 1985, Huante *et al.* 1995).

4.1.6 Fauna

En la RBCC existen ecosistemas representativos de bosques tropicales secos con gran diversidad biológica, muchos endemismo y una riqueza considerable de especies. Por ejemplo, para vertebrados se encuentran 429 especies: 81 endémicas (19%) y 72 en peligro de extinción (17%) (DOF 1993).

En cuanto a los invertebrados, en la RBCC se han registrado 1877 especies distribuidas de forma desigual entre dos clases, Arachnida y Hexapoda. El orden con mayor número de especies registradas es Coleóptera con 739, Lepidóptera con 583, Hymenoptera con 257, Psocoptera con 116, Collembola con 66, Isoptera con 30, Orthoptera con 25, Trichoptera con 16, Mantodea con ocho, Hemiptera

con siete, Blattaria y Diptera con seis, Emioptera con dos y Homoptera y Strepsiptera con una especie cada una (Pescador-Rubio *et al.* 2002). Con respecto a Lepidoptera se reportan 32 familias para Chamela. Las familias más diversas de Lepidópteros es Noctuidae con 143 especies, Geometridae con 100, Sphingidae con 56, Hesperiiidae con 45 y Nymphalidae con 44 especies (Pescador-Rubio *et al.* 2002).

4.1.7 Historia de uso de suelo

Impulsada por políticas gubernamentales en la década de los años 70's la ganadería y la tecnificación forestal empezaron la transformación del BTC de la región de Chamela, creando distintos grados de estrés y perturbación en este ecosistema, que originaron un amplio rango de hábitats en donde se establecen con distintos requerimientos (Burgos y Mass 2004). En esta región se ha calculado una tasa de deforestación de 3.8 % anual y se encuentran muy pocos sitios con bosques prístinos (Maserá *et al.* 1997).

Una de las consecuencias de la deforestación en Chamela es la fragmentación del BTC, que crea remanentes de bosques rodeados de parcelas agrícolas y ganaderas. Con el paso de los años dichas parcelas son abandonadas porque los suelos del BTC son poco productivos para la agricultura, la ganadería, y en algunos casos en estas parcelas abandonadas comienza el proceso de sucesión secundaria (Fahrig 2003).

4.2. Área de trabajo

Para poner a prueba las hipótesis relacionadas con la pertinencia de la restauración se seleccionaron dos parcelas en las inmediaciones de la RBCC, una restaurada de 8 años de edad y una con sucesión natural de 17 años de edad.

La parcela restaurada se ubica dentro de la Reserva de Cuixmala, su tamaño es de una hectárea y se ubica en el kilómetro 48 de la carretera federal 200 Barra de Navidad-Puerto Vallarta, a un lado del Arroyo Cajones (Sachman 2004). Hace aproximadamente 8 años, un grupo encabezado por la Dra. Pilar Huante introdujo en un área con pastizal abandonado 39 especies de árboles (Tabla 5.1), con el objetivo de proponer una comunidad sintética efectiva para restaurar el BTC de la RBCC (González 2002).

El experimento original para restaurar el sitio tuvo cuatro tratamientos basados en la velocidad de las tasas de crecimiento de las plantas (Lento, Rápido, Mixto, Pasto). La parcela se dividió en cuadrantes de 10 x 10 m con dos metros de distancia entre cada uno, en total 20 cuadros dentro de los cuales se trasplantaron las plantas con un mes de crecimiento en condiciones de invernadero (invernadero de la Estación de Biología de Chamela UNAM). En cada cuadro se establecieron los 4 tratamientos diferentes con 4 réplicas por cada tratamiento. Las plantas estaban separadas unas de otras dentro del cuadrante por 1 metro. El censo de mortandad de las plantas trasplantadas del primer año arrojó los siguientes datos: la mayor mortalidad se presentó en la comunidad sintética lenta, y fue en promedio el 16.8 %. La comunidad sintética mixta presentó un 15% de los individuos muertos. Y el menor porcentaje de plantas muertas lo presentó la comunidad sintética rápida la cual tan solo alcanzó el 5.5 %. Por otra parte, la comunidad sintética mixta al analizarse en mixta lenta y mixta rápida, se observó que el alto porcentaje de plantas muertas se debió principalmente a las plantas de

lento crecimiento las cuales alcanzaron el 25 % de individuos muertos, mientras que las plantas de rápido crecimiento solo presentaron un 5% de plantas muertas (González 2002).

La parcela con sucesión secundaria pertenece al Ejido de Santa Cruz, ubicado en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (Figura 4.1). Tiene un tiempo aproximado de 17 años de sucesión. El sitio tiene una historia de uso de suelo agrícola, se desmontó en 1979 y fue utilizado para agricultura por los 13 años siguientes. La última quema fue en 1992. Posteriormente en 2004 fue cercada para formar parte del proyecto de Manejo de Bosques Tropicales (MaBoTro, CIEco-UNAM). Para este trabajo en particular, esta parcela fue seleccionada por compartir una mayor cantidad de especies arbóreas con la parcela restaurada.

4.3 Descripción de las especies de estudio

4.3.1 *Apoplanesia paniculata*

Es un árbol de rápido crecimiento caducifolio que pertenece a la familia Leguminosae. Puede medir entre 3 y 12 m de alto, con un DAP de 30 cm de diámetro. Las hojas compuestas miden de 10-20 cm de longitud, son imparipinnadas con borde entero los folíolos miden entre 2-5 cm de largo y 1-2 cm de ancho, al envés del folio se aprecian unos puntos negros. La inflorescencia tiene la forma de espiga, está compuesta por muchas flores pequeñas (4mm) con una longitud de 5-20 cm. El fruto tiene forma elíptica con un tamaño de 4-8 mm de longitud y 1.5-2.5 de ancho (McVaugh 1983). La foliación se da con el comienzo de las lluvias en la región y su senescencia a finales de las lluvias. La floración de su población es sincrónica a finales de septiembre o principios de octubre, usualmente en una sola noche (algunas con intervalos entre dos o tres noches). Su néctar y polen sirven de alimento a las abejas. La fructificación es alta y gradualmente los frutos son dispersados individualmente por el viento (Bullock y Solís-Magallanes 1990).

4.3.2 *Heliocarpus pallidus*

Árbol dioico caducifolio de rápido crecimiento que pertenece a la familia Tiliaceae. Puede ser arbusto o árbol de entre 3.5-7.5 m de altura. Las ramas son pequeñas, esteladas (inserción de las ramas con forma de estrellas) y tomentosas (con vellosidades pequeñas). Sus hojas tienen forma acuminada, anchas, de 5 a 10 cm de largo, con borde serrado y la base redonda, sus sépalos miden 6mm de longitud y sus frutos tienen un tamaño cercano a 10 mm. Se caracteriza por expandir sus hojas después del inicio de una época húmeda, ya sea en junio o en enero; un adecuado desarrollo de las ramas típicamente termina con la floración,

la cual se produce mientras las hojas están senescentes (Bullock en Noguera *et al.* 2002). Los frutos maduran poco tiempo después. Pueden tener dos ciclos completos de actividad vegetativa y reproductiva por año. Los frutos y flores son muy pequeños y potencialmente muy numerosos y dispersados por viento (Bullock y Magallanes 1990).

4.3.3 *Spondias purpurea*

Su nombre vernáculo es ciruelo, es un árbol dioico caducifolio de rápido crecimiento clasificado dentro de la familia Anacardiaceae. Su altura varía de 3 a 12 m de altura con un DAP de hasta 80 cm. El fuste es recto y corto, ramificado desde la base con las ramas gruesas y frágiles, copa muy extendida, las hojas compuestas de color verde amarillento de 10 a 20 cm de largo, los folíolos tienen una distribución alterna con una forma elíptica y bordes ligeramente ondulados. Las flores actinomorfas de 6-7 mm de diámetro, con los sépalos rosados de 1 mm de largo, forma oval y los pétalos de color rojo o rosado de 3 mm de largo. Las flores masculinas y femeninas en la misma inflorescencia. Los frutos son drupas ovoides de 2.5 x 1.5 cm, de color moreno rojizo brillantes, con sabor agridulce (Pennington y Sarukhán 1998). La foliación se presenta en la temporada de lluvias y, su floración solamente durante la época seca, tiempo después de la caída de las hojas. La floración es de enero a marzo. El ciruelo fructifica entre abril y mayo (Bullock y Solís-Magallanes 1990). La polinización requiere vectores biológicos (Bullock 1994). Los frutos de *S. purpurea* son atractivos para ocho especies de mamíferos como: ardillas, venados, pecarís, ratones; aves, reptiles y una hormiga (Mandujano 2002).

UBICACIÓN DE LA RESERVA DE LA BIOESFERA CHAMELA CUIXMALA

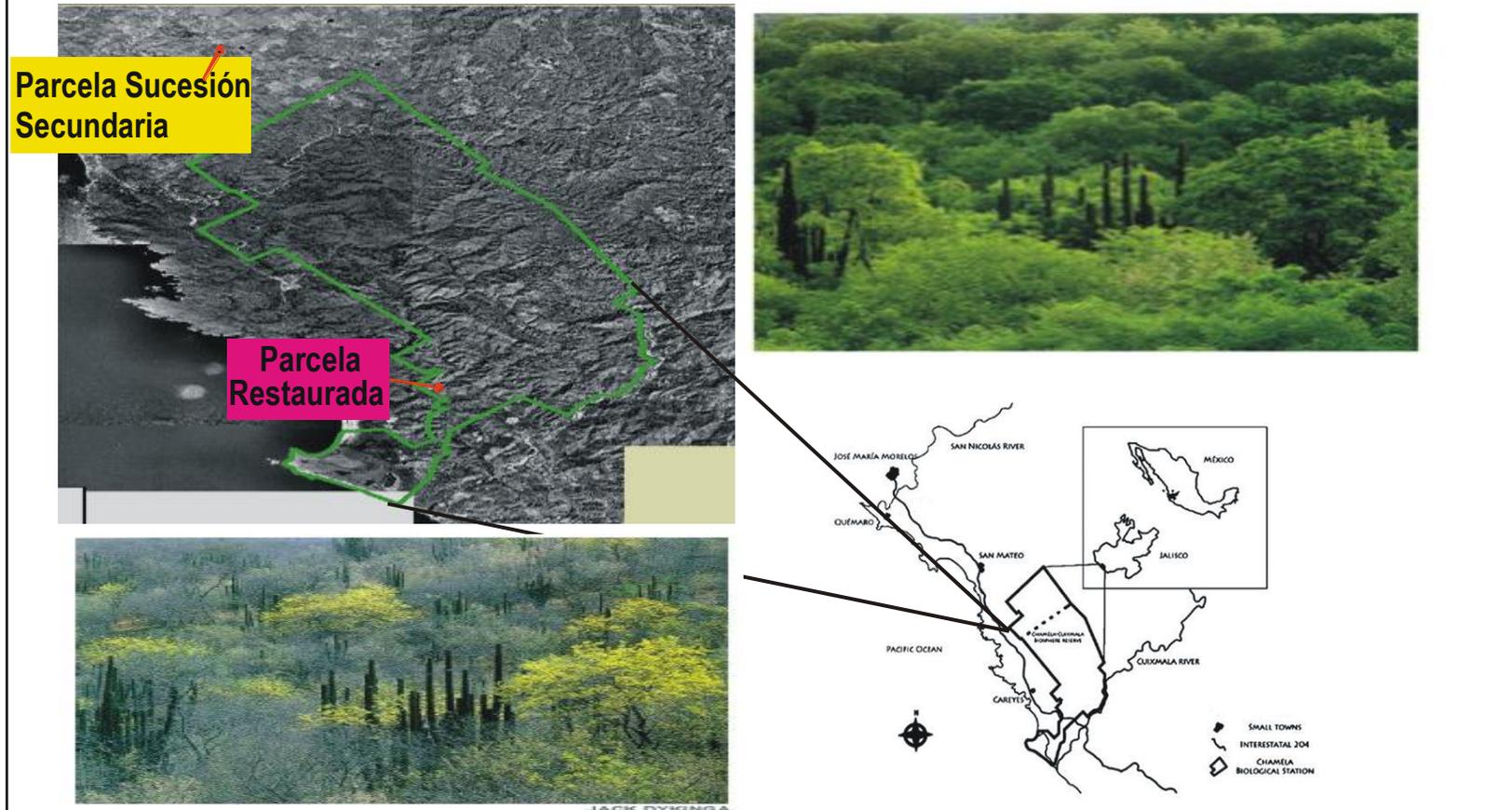


Figura 4.2: Mapa de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Se marca la ubicación de las parcelas utilizadas para este estudio.

4.4. Diseño experimental

4.4.1 Herbivoría

4.4.1.1 Selección de especies

Para determinar la tasa de herbivoría y el área foliar removida sobre la vegetación fueron seleccionadas tres especies arbóreas comunes a ambos sitios: *Apoplansia paniculata*, *Heliocarpus pallidus* y *Spondias purpurea*.

En cada sitio se buscó el mayor número de individuos de las tres especies con características similares (Tabla 4.1). En total para el sitio restaurado se seleccionaron 49 árboles y para el sucesional 43. Al final de la temporada de lluvias, de cada árbol fueron escogidas 15 hojas al azar, prensadas, secadas y llevadas al laboratorio para medir su tasa a través del programa Windias (Bretford). El programa calcula el área foliar a través de fotografías digitales.

4.4.1.2 Tasa de herbivoría

La tasa de herbivoría se calculó con la fórmula: $TH = \frac{A_0 - A_1}{t}$; donde A_0 es el área en el tiempo inicial (cm^2), A_1 es el área al final de la temporada (cm^2) y t es el tiempo transcurrido entre el inicio y el final de la temporada de lluvias momento en que las hojas fueron recolectadas (del-Val y Dirzo 2003). El área en el tiempo inicial se calculó desde el primer día del muestreo de orugas (19 de julio de 2008), que fue 15 días después de caer la primera lluvia en la zona, cuando el bosque empieza a reverdecer y las hojas de las plantas se expanden sincrónicamente. Se tomó como tiempo final cuando la lluvia cesó y las hojas empezaron su senescencia (10 de noviembre de 2008). En total, transcurrieron un total de 128 días.

El análisis de los datos se hizo por medio de un ANOVA con el programa S-Plus (Math Soft Inc). La variable dependiente fue la raíz cuadrada de la tasa de herbivoría por árbol y las independientes fueron especie y parcela.

4.4.1.3 Porcentaje de herbivoría

El porcentaje de área foliar consumida (PH) se calculó con la fórmula: $PH = (A_0 - A_1) * 100 / A_0$; donde A_0 es el área en el tiempo inicial, A_1 es el área al final de la temporada. Al igual que la TH, el área inicial se calculó desde el primer día del muestreo de orugas (19 de julio de 2008) y se tomó como tiempo final cuando la lluvia cesó y las hojas empezaron su senescencia (10 de noviembre de 2008).

El análisis de los datos se hizo por medio de un ANOVA con el programa S-Plus (Math Soft Inc). La variable dependiente fue la raíz cuadrada del porcentaje de área foliar consumida por árbol y las independientes fueron especie y parcela.

4.4.2 Diversidad de larvas de lepidópteros y abundancia de cinco grupos de invertebrados

Para evaluar la comunidad de lepidópteros herbívoros y la abundancia de coleópteros, ortópteros, hemípteros, gasterópodos y arañas se realizó un censo mensual durante la temporada de lluvias 2008. En total se realizaron cinco censos sistemáticos, a partir del inicio de lluvias (julio), hasta finales de lluvias, en el mes de noviembre, tanto para el sitio restaurado como para el sucesional. Los resultados de abundancia y diversidad se analizaron a dos escalas: escala general evaluando todos los invertebrados encontrados en las parcelas, y escala particular utilizando solamente los invertebrados presentes en los árboles empleados para medir herbivoría.

4.4.2.1 Escala de la vegetación general

En cada parcela se establecieron 4 cuadros paralelos delimitados a partir de transectos de 20m de longitud por 2m de ancho, la distancia fue de 20 m entre cada uno de ellos. Dentro del área del cuadro se marcaron todos los árboles de todas las especies > 50 cm de altura, de los cuales se colectaron muestras para la identificación de la especie de árbol. Dependiendo de la altura del árbol se adoptaron dos formas de revisión en busca de invertebrados (lepidópteros, coleópteros, ortópteros, hemípteros, gasterópodos y arañas): en los individuos mayores de 2 m, se seleccionaron 3 ramas al azar que fueron minuciosamente exploradas, mientras que en los árboles menores a 2 m de altura se examinaron todas las hojas y tallos en busca de los mismos invertebrados. Todas las larvas de lepidópteros fueron fotografiadas e identificadas hasta morfoespecies.

Para analizar los resultados se utilizaron ANOVAS anidadas en el programa estadístico S-Plus. La diversidad fue evaluada a través del Índice de Simpson

($D = \frac{\sum_i n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$) para cada sitio. La variable dependiente fue diversidad

y las variables independientes fueron el sitio y mes, para evitar el problema de las pseudoréplicas la variable mes se anidó en la variable sitio, debido a que las muestras se tomaron siempre en la misma parcela (Crawley 2002).

4.4.2.2 Escala especie específica

En los árboles utilizados para cuantificar el porcentaje de herbivoría se contabilizó el número de morfoespecies y la abundancia de lepidópteros en tallos y hojas, pero solo de tres ramas al azar sin ser cortadas. También se buscó la presencia de coleópteros, ortópteros, hemípteros, gasterópodos y arañas.

El análisis se llevó a cabo mediante una ANOVA anidado para lidiar con las pseudoréplicas (Crawley 2002). Las variables dependientes de la abundancia y las independientes son la parcela y el tiempo, el modelo consideró el tiempo anidado en la parcela porque siempre se tomaron las muestras de la misma parcela.

Tabla 4.1: Número de árboles en cada sitio y de cada especie arbórea. Todos los individuos fueron mayores a 2m de altura.

Especies de árboles	Número de árboles	
	Restaurada (Cuixmala)	Sucesional (Santa Cruz)
<i>Apoplanesia paniculata</i>	14	13
<i>Heliocarpus pallidus</i>	15	15
<i>Spondias purpurea</i>	20	15

4.4.3 Depredación orugas artificiales

Para cuantificar la depredación de las larvas de lepidópteros se elaboraron unas orugas de plastilina no tóxica (Richard y Coley 2007). El tamaño de la oruga de plastilina fue de 2 cm de longitud por 1.5 cm de grosor. En ambas parcelas se colocó la oruga artificial en cada árbol seleccionado para medir la herbivoría, en una proporción 1:1. Un total de 49 árboles utilizados en la parcela restaurada y 43 árboles utilizados en la parcela sucesional (ver Tabla 4.1). La oruga artificial fue adherida con pegamento blanco cerca de las hojas sobre el tallo a una altura promedio de 1.50 m.

Mensualmente las orugas fueron expuestas a la depredación. Se consideraba como depredada si las orugas presentaban marcas. Un total de 169

orugas de plastilina en la parcela restaurada contra 128 orugas en la parcela de sucesión secundaria fueron expuestas a la depredación. Para el análisis de los resultados se hizo una tabla de contingencia de 2 x 2, aplicando la prueba de X^2 .

V. RESULTADOS

5.1 Herbivoría

5.1.1 Tasa de herbivoría

Las tasas de herbivoría fueron similares entre las parcelas, el promedio de herbivoría en la parcela restaurada fue de 0.082 ± 0.05 cm²/día y en la parcela sucesional de 0.076 ± 0.05 cm²/día, tampoco hubo diferencias significativas entre la parcela restaurada y la sucesional para ninguna de las especies arbóreas estudiadas ($F_{(1, 54)} = 0.03$ $p > 0.05$). Sin embargo la tasa de herbivoría si fue diferente entre las especies arbóreas medidas ($F_{(1, 54)} = 110.8$ $p < 0.001$), *H. pallidus* presenta la tasa de herbivoría mayor con 0.13 ± 0.004 cm²/día (promedio de las dos parcelas) es menor para *A. paniculata* 0.03 ± 0.001 cm²/día (promedio de las dos parcelas) (Fig. 5.1). La tasa de herbivoría en *Spondias purpurea* no pudo ser medida porque las hojas fueron infestadas hongos.

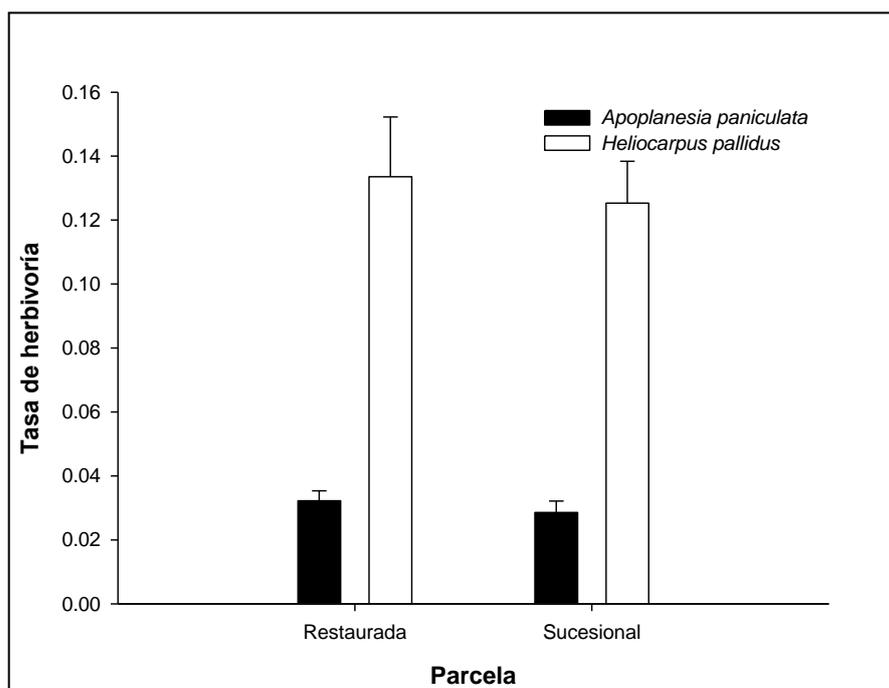


Figura 5.1: Tasa de Herbivoría (TH= $A0-A1/t$) (Media \pm EE) cm²/día para *Apoplanesia paniculata* y *Heliocarpus pallidus* en la parcela restaurada y la parcela sucesional.

5.1.2 Porcentaje de herbivoría

El porcentaje de área foliar consumida a escala de parcela fue menor en la parcela restaurada $19 \pm 9.3 \%$ que en la sucesional $24 \pm 14 \%$ ($F_{(1, 53)} = 11.77$ $p=0.001$). En relación a las especies, el porcentaje de herbivoría fue mayor en *H. pallidus* ($33.4 \pm 5 \%$) que en *A. paniculata* ($10 \pm 0.12 \%$, $F_{(1, 53)} = 201.34$ $p<0.001$). Por otro lado *H. pallidus* presentó una mayor herbivoría en la parcela sucesional mientras que *A. paniculata* presentó el mismo nivel de herbivoría en ambas parcelas (la interacción parcela*especie: $F_{(1, 53)} = 5.45$ $p=0.02$, Fig. 5.2). El porcentaje de herbivoría en *Spondias purpurea* no pudo ser medida porque las hojas colectadas fueron infestadas hongos.

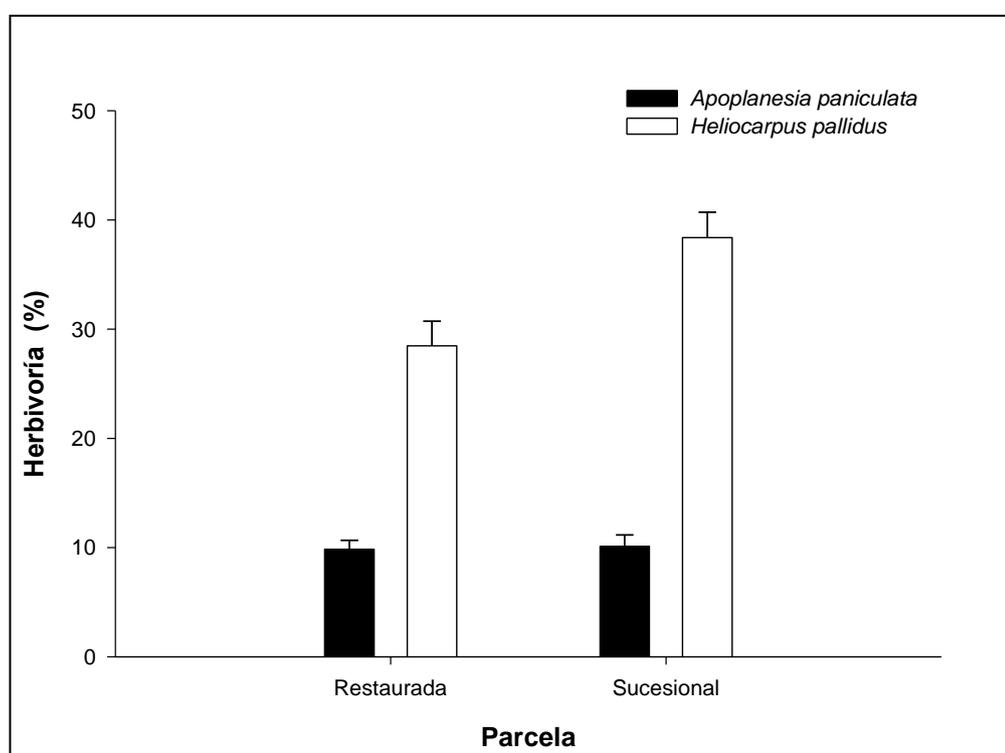


Figura 5.2: Porcentaje de herbivoría ($A0-A1/A0$) (Media \pm EE) $\text{cm}^2/\text{día}$ para *Apoplanesia paniculata* y *Heliocarpus pallidus* en la parcela restaurada y la parcela sucesional.

5.2 Diversidad de larvas de lepidópteros y abundancia de cinco grupos de invertebrados

5.2.1 Escala de la vegetación general

En la parcela restaurada se revisaron un total de 118 árboles distribuidos en 32 especies que pertenecen a 16 familias (Tabla 5.2). Se registraron un total de 46 morfoespecies de lepidópteros con una abundancia total de 119 larvas. Se lograron clasificar a nivel de familia el 46 % de las morfoespecies colectadas. Estas morfoespecies pertenecen a nueve familias (en orden de abundancia, relativa a las especies identificadas): Pyralidae, Arctiidae, Noctuidae, Saturniidae, Geometridae, Hesperidae, Megalopygidae, Notodontidae y Riodinidae (Tabla 5.1).

En la parcela sucesional se encontró un total de 117 árboles de 46 especies diferentes (8 de las cuáles no fue posible identificar) que pertenecen a 20 familias (Tabla 5.2). En relación al número de morfoespecies de lepidópteros en la parcela sucesional, se encontraron 103 larvas pertenecientes a 32 morfoespecies. Se lograron clasificar el 62% de las morfoespecies de lepidópteros colectadas hasta familia. Las morfoespecies de lepidópteros correspondieron a ocho familias (en orden de abundancia, relativa a las especies identificadas): Pyralidae, Noctuidae, Limntridae, Notodontidae, Riodinidae, Arctiidae, Dalceridae, Geometridae (Tabla 5.1).

La diversidad de morfoespecies de lepidópteros entre las parcelas comparadas no presenta diferencias, el índice de diversidad de Simpson no muestra variación significativa entre la parcela restaurada y la sucesional ($F_{(1,33)}=1.32$ $p>0.05$). Tampoco existieron diferencias significativas entre la diversidad de morfoespecies en los diferentes meses de muestreo entre ambas parcelas ($F_{(1,33)}=0.1$ $p>0.05$) Fig. 5.3). La comunidad de larvas de lepidópteros es diferente en

cada parcela estudiada. La abundancia total es más equitativa en la parcela restaurada que en la parcela sucesional (Fig. 5.4).

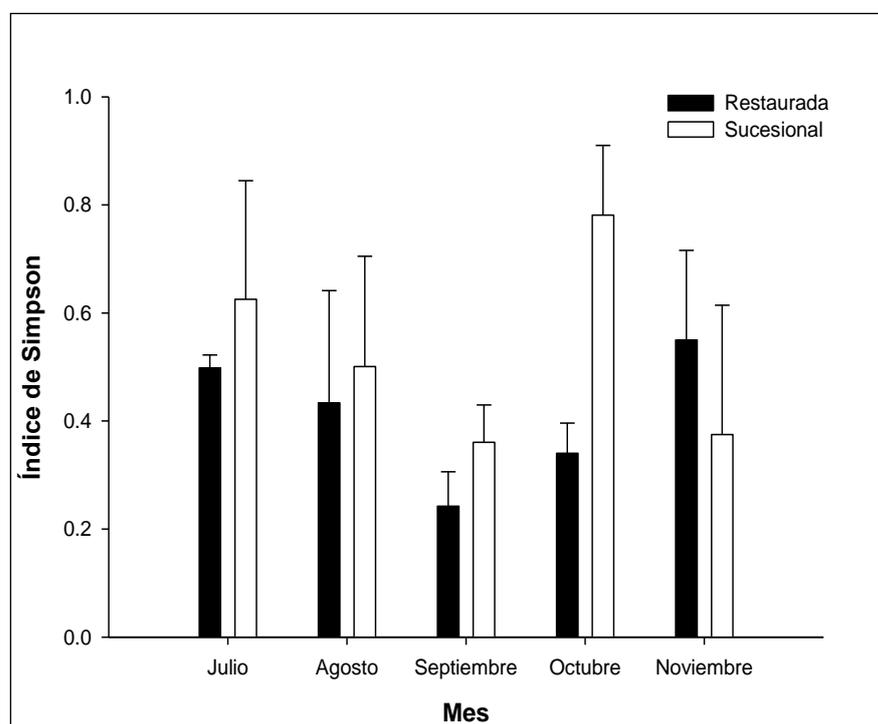


Figura 5.3 Índice de diversidad de Simpson de las morfoespecies de lepidópteros (Media por cuadrante \pm EE) en los diferentes meses de muestreo.

Tabla 5.1: Familia y Especie a la cual pertenece cada morfoespecie identificada

Familia	Especie	Morfoespecies
Arctiidae	<i>Lophocampa debilis</i>	O114
Arctiidae		O18
Dalceridae	<i>Dalcerides ingenita</i>	O161
Geometridae		O164
Hesperiidae		O58, O241
Lymantridae	<i>Orgyia sp.</i>	O30
Megalopygidae	<i>Norape tenera</i>	O64
Noctuidae		O125, O132, O247, O207
Notodontidae	<i>Dasylophia eminens</i>	O102
Notodontidae	<i>Schizura sp.</i>	O109
Notodontidae	<i>Dasylophia eminens</i>	O147
Notodontidae		O55, O217, O148
Pyralidae		O15, O69, O130, O67
Riodinidae	<i>Emesis emesia</i>	O111
Saturniidae	<i>Rothschildia cincta cincta</i>	O62

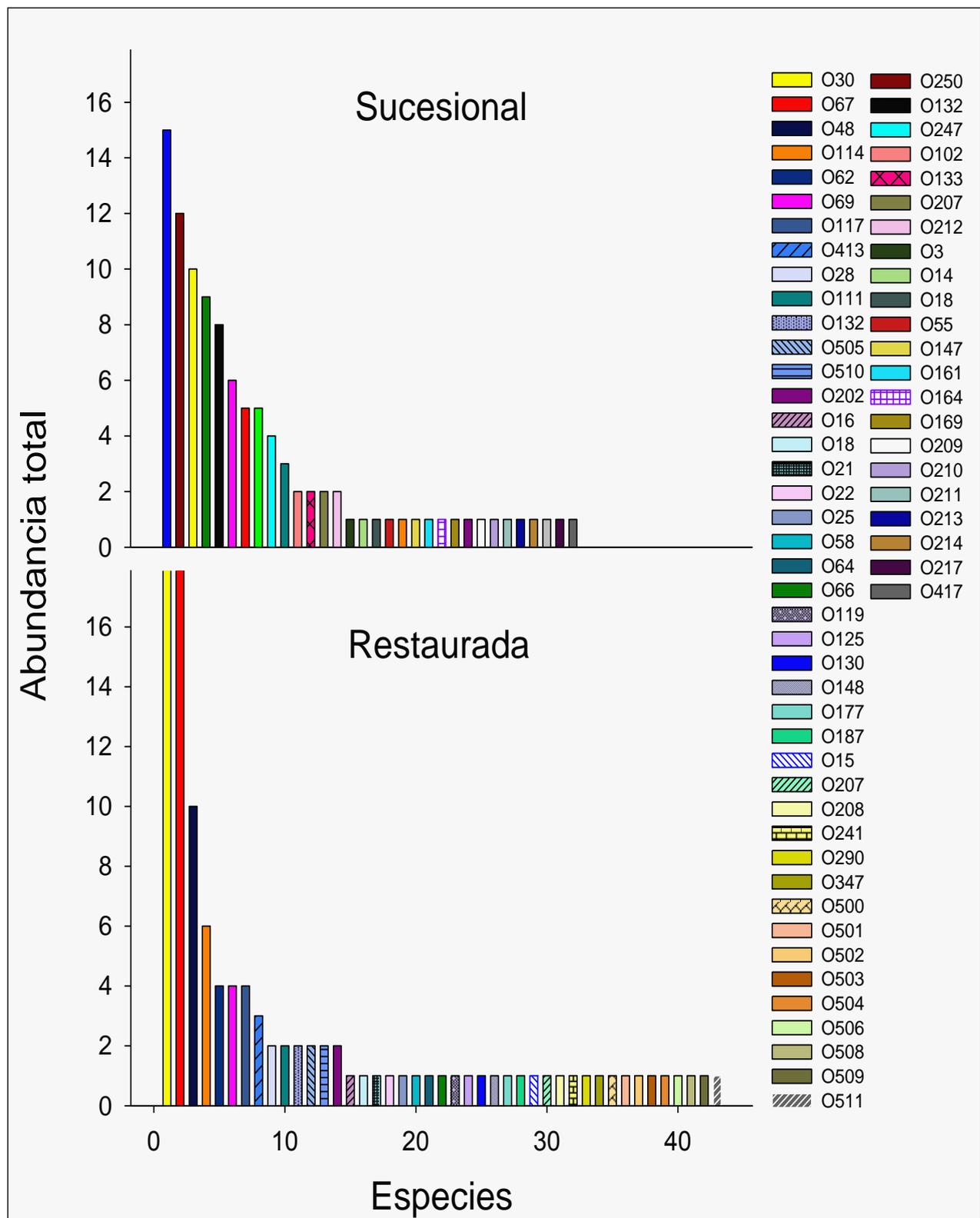


Figura 5.4: Abundancia total de cada morfoespecie de lepidóptero, las parcelas estudiadas. La leyenda indica las morfoespecies encontradas.

5.2.2 Escala especie específica

5.2.2.1 Riqueza de morfoespecies

La riqueza de morfoespecies de larvas de lepidópteros no difiere entre las parcelas restaurada y la sucesional ($F_{(1,88)}=2.93$ $p>0.05$), mientras que si se encontraron diferencias significativas en el número de morfoespecies de larvas de lepidópteros entre las especies arbóreas estudiadas ($F_{(2,88)}=14.22$ $p<0.001$). No se encontró una interacción entre especie de planta y la parcela ($F_{(2,88)}=0.66$ $p<0.5$; Fig. 5.5).

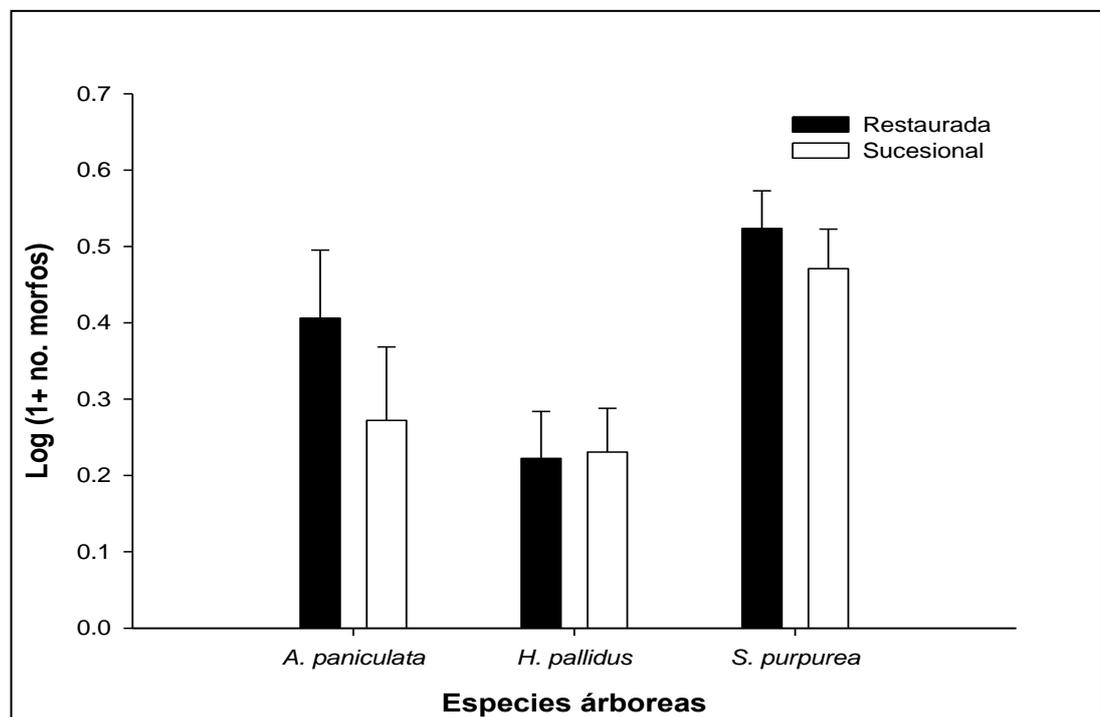


Figura 5.5: Promedio (Media \pm EE) de morfoespecies de lepidópteros por especie arbórea en las dos parcelas estudiadas. Las líneas muestran el error estándar. Las letras indican las diferencias significativas.

Tabla 5.2: Lista de especies arbóreas identificadas en la parcela con sucesión secundaria y restauración.

	Especie	Familia	Parcela	
			Restaurada	Sucesión secundaria
1	<i>Acacia farnesiana</i>	Leguminosae	√	-
2	<i>Acacia sp</i>	Leguminosae	√	-
3	<i>Acaciella angustissima</i>	Fabaceae	-	√
4	<i>Adenocalymma inundatum</i>	Bignoniaceae	-	√
5	<i>Albizia occidentalis</i>	Leguminosae	√	-
6	<i>Amphipterygium adstringens</i>	Julianaceae	√	-
7	<i>Apoplanesia paniculata</i>	Leguminosae	√	√
8	<i>Bunchosia sp</i>	Malpigiaceae	-	√
9	<i>Caesalpinea coriaria</i>	Leguminosae	√	√
10	<i>Caesalpinea eriostachys</i>	Leguminosae	√	-
11	<i>Caesalpinea platyloba</i>	Leguminosae	√	-
12	<i>Caesalpinea sclerocarpa</i>	Leguminosae	√	-
13	<i>Caesalpinia elacnoides</i>	Fabaceae	-	√
14	<i>Casearia sp</i>	Flacourtiaceae	-	√
15	<i>Casearia corymbosa</i>	Flacourtiaceae	-	√
16	<i>Choroleucon mangense</i>	Leguminosae	√	-
17	<i>Coccoloba barbadensis</i>	Polygonaceae	√	-
18	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	√	-
19	<i>Colletoides sp</i>	Euphorbiaceae	-	√
20	<i>Colubrina triflora</i>	Rhamnaceae	-	√
21	<i>Cordia sp</i>	Boraginaceae	-	√
22	<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	√	√
23	<i>Cordia elaeagnoides</i>	Boraginaceae	√	-
24	<i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae	√	-
25	<i>Croton pseudoniveus</i>	Euphorbiaceae	-	√
26	<i>Croton roxanae</i>	Euphorbiaceae	-	√
27	<i>Croton septemnerius</i>	Euphorbiaceae	-	√
28	<i>Crytostoma binatum</i>	Bignoniaceae	-	√
29	<i>Delbergia congestiflora</i>	Fabaceae	-	√
30	<i>Entrelobium cyclocarpum</i>	Fabaceae	√	-
31	<i>Eriostachys sp</i>	Caesalpiniae	-	√
32	<i>Forchameria pallida</i>	Capparaceae	-	√
33	<i>Guapira macrocarpa</i>	Nyctaginaceae	-	√
34	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	√	-
35	<i>Guetarda elliptica</i>	Rubiaceae	-	√
36	<i>Gyrocarpus sp</i>	Hernandiaceae	-	√
37	<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i>	Hernandiaceae	√	-
38	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Leguminosae	√	-
39	<i>Helietta sp</i>	Rutaceae	-	√
40	<i>Heliocarpus pallidus</i>	Tiliaceae	√	√
41	<i>Hintonia latiflora</i>	Rubiaceae	√	-
42	<i>Ipomoea wolcottiana</i>	Convolvulaceae	√	-
43	<i>Jacquinia sp</i>	Theophrastaceae	-	√
44	<i>Jatropha platiphyllo</i>	Euphorbiaceae	-	√
45	<i>Lagrezia monosperma</i>	Amaranthaceae	√	-
46	<i>Leucaena lanceolata</i>	Fabaceae	-	√
47	<i>Lochoncarpus eriocalinaris</i>	Leguminosae	√	-
48	<i>Lonchocarpus sp1</i>	Fabaceae	-	√
49	<i>Lonchocarpus sp2</i>	Fabaceae	-	√
50	<i>Luehea candida</i>	Tiliaceae	√	-
51	<i>Lysiloma microphyllum</i>	Leguminosae	√	-
52	<i>Mirabilis sp</i>	Nyctaginaceae	-	√
53	<i>Piptadenea constricta</i>	Fabaceae	-	√
54	<i>Piscidea carthagenensis</i>	Fabaceae	-	√
55	<i>Platymiscium lasiocarpum</i>	Fabaceae	-	√
56	<i>Pristimera celastroides</i>	Hippocrateaceae	-	√
57	<i>Pterocarpus orbiculatus</i>	Leguminosae	-	√
58	<i>Recchia mexicana</i>	Simaroubaceae	√	-
59	<i>Ruprechtia fusca</i>	Polygonaceae	√	-
60	<i>Santhoxylum fagara</i>	Rutaceae	-	√
61	<i>Senna pallida</i>	Fabaceae	-	√
62	<i>sp. 1</i>	Fabaceae	-	√
63	<i>sp. 2</i>	Tiliaceae	-	√
64	<i>sp. 3</i>	Rubiaceae o acanthoaceae	-	√
65	<i>Spondia purpurea</i>	Anacardiaceae	√	√
66	<i>Stemmadenia donnel-smithii</i>	Apocynaceae	-	√
67	<i>Swietenia humilis</i>	Melianaceae	√	-
68	<i>Tabebuia rosae</i>	Bignoniaceae	√	-
69	<i>Trichilia trifolia</i>	Melaceae	-	√
70	<i>Zanthoxylum fagara</i>	Rutaceae	-	√

5.2.2.2 Abundancia de larvas de lepidópteros

Respecto a la abundancia de las orugas, el número de individuos fue similar entre la parcela restaurada y la de sucesional ($F_{(1,88)}=1.62$ $p>0.05$). En relación a las tres especies de árboles estudiadas, se encontró que existe una diferencia significativa en el número de individuos de larvas de lepidópteros ($F_{(2,88)}=7.81$ $p<0.001$). No existió interacción entre parcela y especie arbórea para la abundancia de morfoespecies de lepidópteros, por lo que se mantienen las jerarquías de abundancia por especie en ambas parcelas ($F_{(2,88)}=0.38$ $p>0.05$; Fig. 5.6).

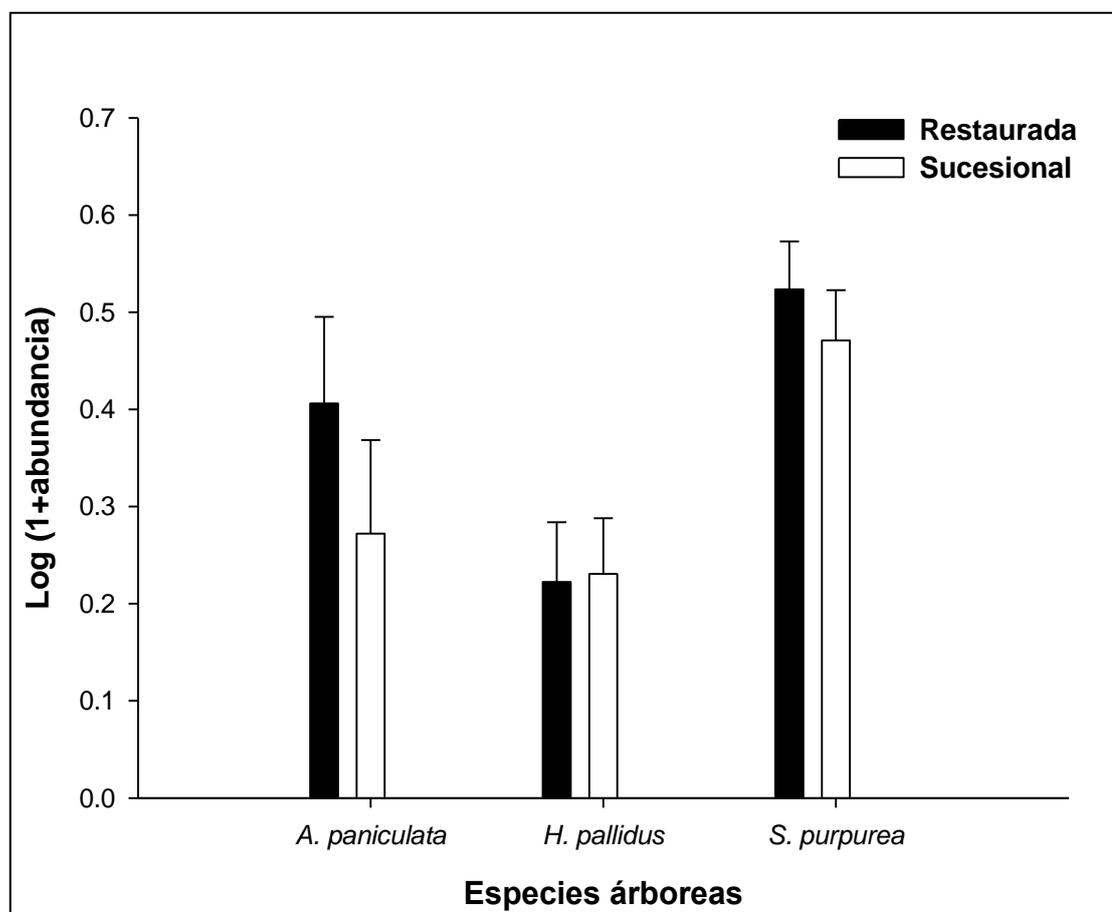


Figura 5.6: Abundancia de larvas de lepidópteros (Media \pm EE) por parcela para tres especies arbóreas: *Spondias purpurea*, *Heliocarpus pallidus*, *Apoplanesia paniculata* en ambas parcelas de estudio. La barra representa el error estándar. Las letras indican diferencia significativa.

La abundancia de lepidópteros a través del tiempo no fue diferente entre las parcelas ($F_{(1,88)}=1.61$, $p>0.05$). Sin embargo, para cada una de las especies arbóreas sí hay diferencias en la abundancia de lepidópteros a través del tiempo ($F_{(2,88)}=7.81$, $p<0.001$). Para *S. purpurea* en la parcela restaurada la mayor abundancia de larvas fue en septiembre mientras que en la parcela sucesional la mayor abundancia de larvas fue en el mes de agosto (Fig. 5.7).

En relación a las semejanzas entre las comunidades de lepidópteros asociadas a las diferentes especies arbóreas estudiadas, el índice de similitud de Jaccard informa que las comunidades se asemejan más por especie que por parcela (Fig. 5.8), en particular las comunidades asociadas a *S. purpurea* son casi idénticas.

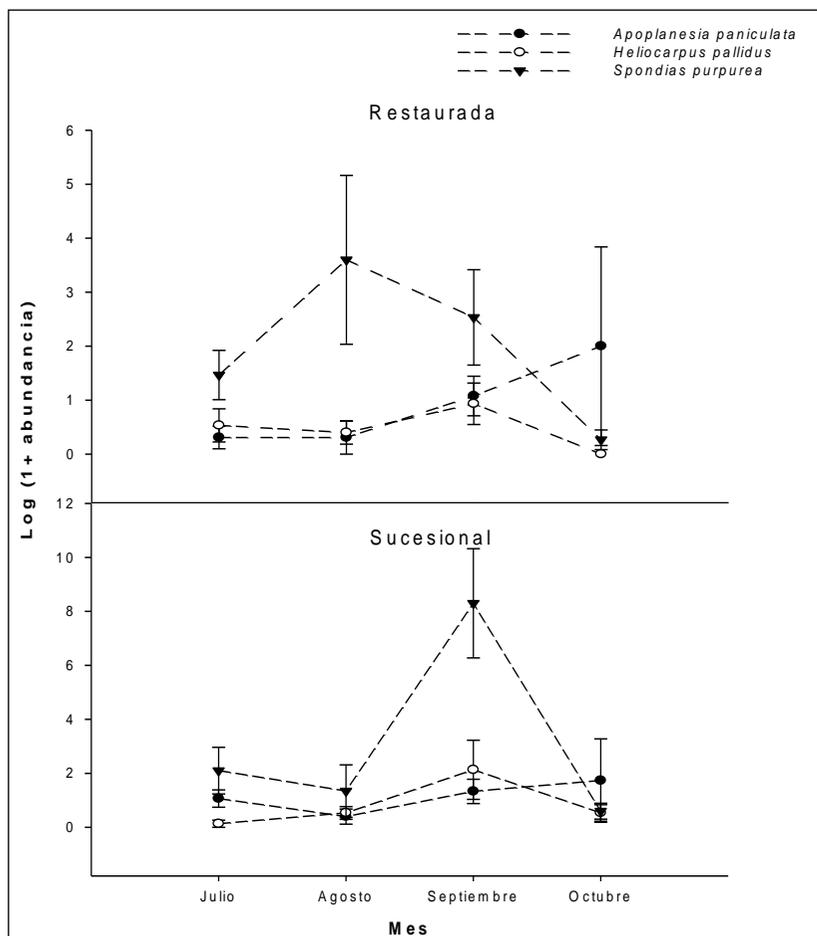


Figura 5.7: Abundancia de larvas de lepidópteros (Media \pm EE) a través del tiempo en la parcela restaurada y la sucesional para las tres especies arbóreas estudiadas. Las barras son el error estándar.

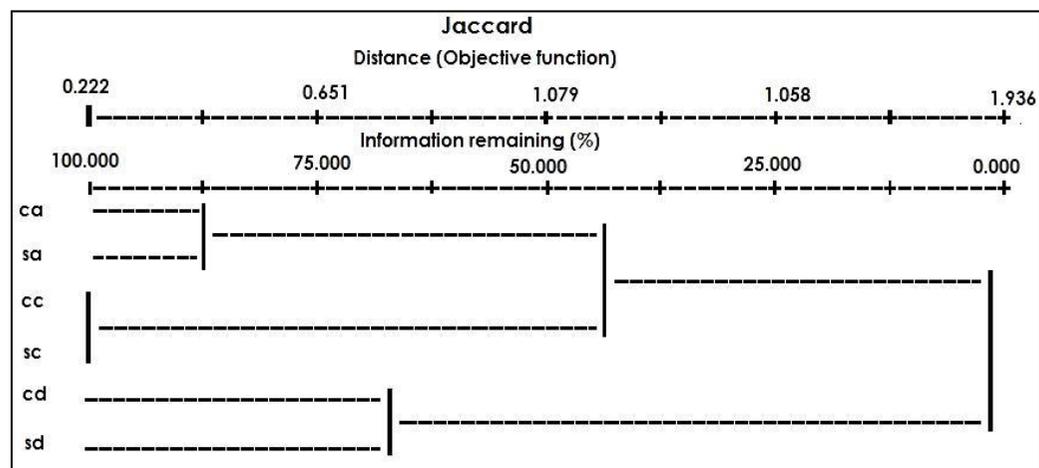


Figura 5.8 Índice de similitud Jaccard de la comunidad de larvas de lepidópteros en tres especies de árboles comunes en las parcelas estudiadas. (ca) *A. paniculata* en restaurada, (sa) *A. paniculata* en sucesional, (cc) *S. purpurea* en restaurada, (sc) *S. purpurea* en sucesional, (cd) *H. pallidus* en restaurada, (sd) *H. pallidus* en sucesional.

5.3 Abundancia de coleópteros, ortópteros, hemípteros, gasterópodos y arañas

5.3.1 Escala de la vegetación general

La abundancia de los otros grupos de invertebrados asociados a la vegetación no fue diferente entre la parcela restaurada y la sucesional ningún caso: coleópteros ($p=0.48$), ortópteros ($p=0.56$), hemípteros ($p=0.92$), gasterópodos ($p=0.96$), y arañas ($p=0.49$).

La abundancia mensual de coleópteros ($p= 0.11$), ortópteros ($p=0.64$), hemípteros ($p=0.85$) y gasterópodos ($p=0.09$) tampoco mostró diferencias significativas. Mientras que, la abundancia de las arañas sí presentó diferencias significativas entre meses ($p = 0.01$), su abundancia se mantiene similar de julio a octubre pero aumenta en el mes de noviembre (Fig. 5.9).

No existió interacción significativa entre parcela y mes para la abundancia de ninguno de los grupos estudiados: coleópteros ($p=0.34$), ortópteros ($p=0.09$), hemípteros ($p=0.04$), gasterópodos ($p= 0.37$) y arañas ($p=0.17$).

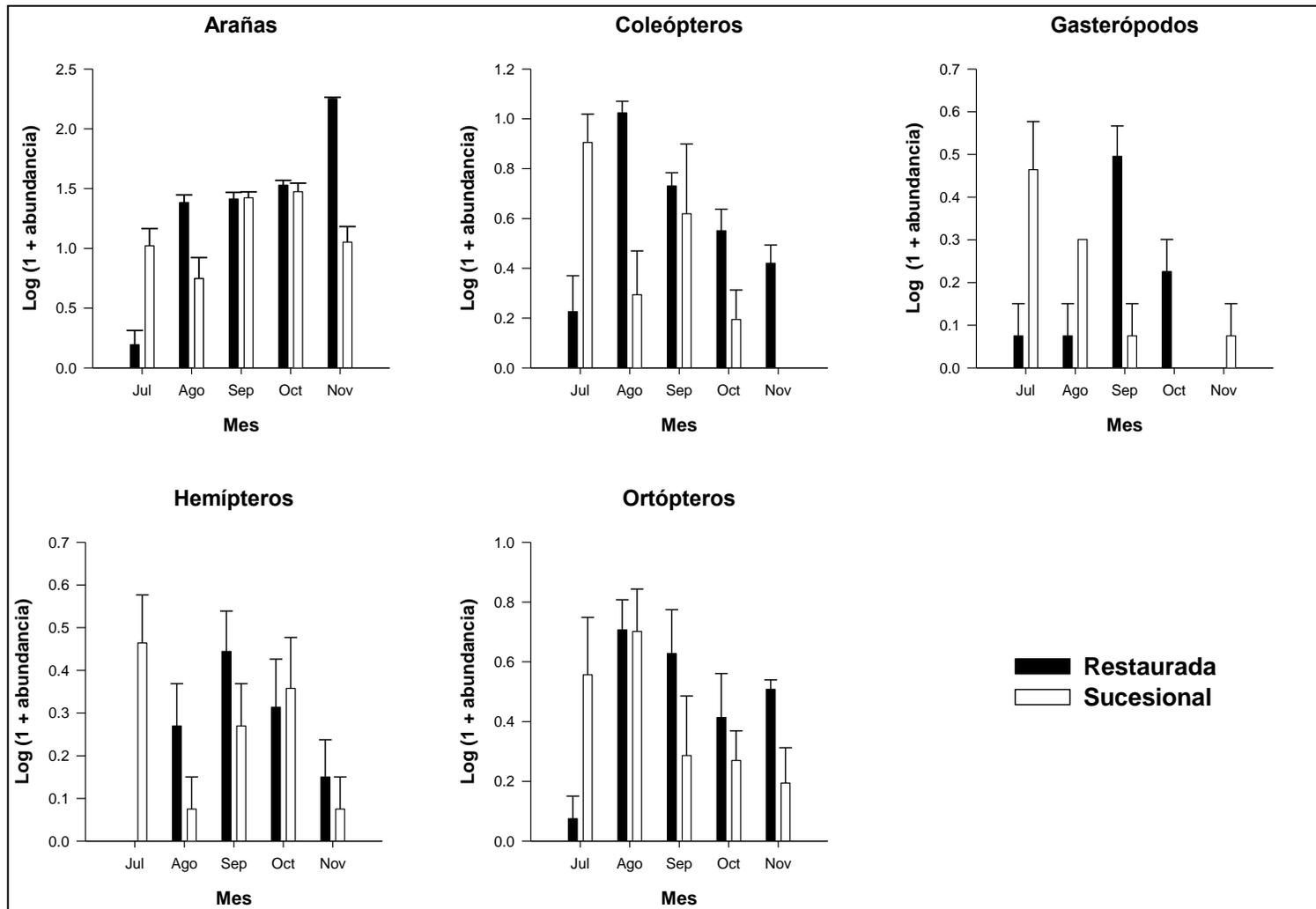


Figura 5.9: Abundancia de grupos de invertebrados (promedio de Log (1+abundancia) \pm EE) en ambas parcelas en los diferentes meses de muestreo. Las líneas negras representan el error estándar.

5.3.2 Escala especie específica

En los árboles de las especies estudiadas a mayor detalle, encontré otros grupos de invertebrados como coleópteros, ortópteros, hemípteros, gasterópodos y arañas, que pueden actuar además de herbívoros como depredadores. A excepción de las arañas, la abundancia de coleópteros, ortópteros, hemípteros y gasterópodos no es significativamente diferente entre la parcela restaurada y la parcela sucesional ($p > 0.05$; Tabla 4). Las arañas si presentan diferencias significativa entre sitios ($p < 0.05$), en la parcela sucesional se observa una menor abundancia de arañas que en la parcela restaurada (Fig. 5.10).

Al comparar la abundancia de los diferentes grupos entre las especies arbóreas no encontré diferencias significativas para coleópteros, ortópteros, hemípteros y gasterópodos entre *S. purpurea*, *H. pallidus* y *A. paniculata* ($p > 0.05$), todos presentan abundancias similares.

La interacción parcela y especie no es significativamente diferente para la abundancia de hemípteros, gasterópodos y arañas ($p > 0.05$). Ahora bien, al contrastar la abundancia de coleópteros de las especies arbóreas revisadas entre las dos la parcelas, el análisis muestra una diferencia significativa ($F_{(2,88)} = 4.63$ $p < 0.05$), el número de escarabajos sobre *A. paniculata* es nulo en la parcela sucesional. En *H. pallidus* es menor en la parcela sucesional, pero es mayor en *S. purpurea* en la parcela sucesional. Para los ortópteros también existe una interacción significativa ($F_{(2,88)} = 3.95$ $p < 0.05$); la abundancia de ortópteros es mayor en la parcela sucesional para *A. paniculata* y *S. purpurea*, mientras que la abundancia de grillos en *H. pallidus* es mayor en la parcela restaurada.

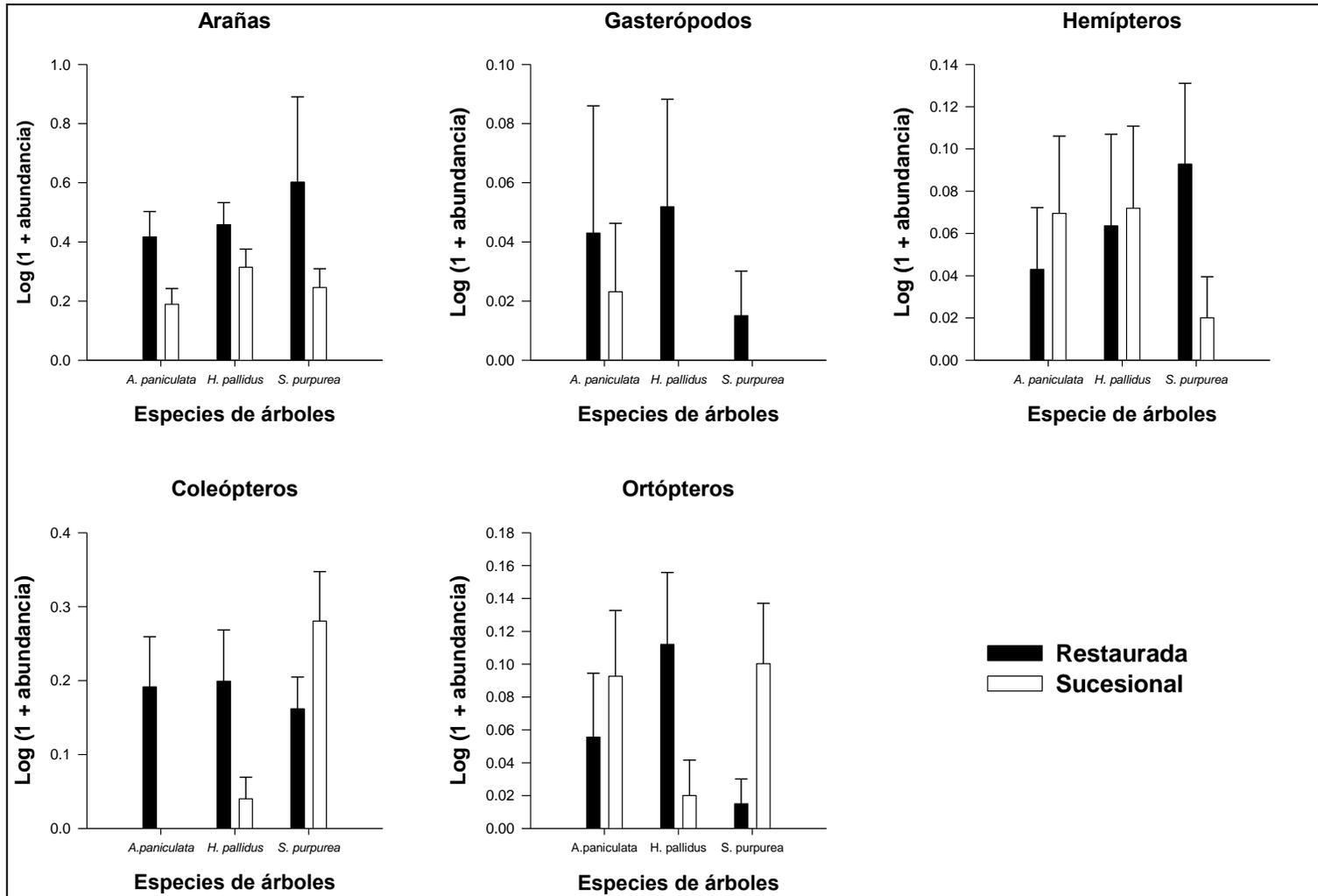


Figura 5.10: Abundancia promedio (log (1+abundancia)) de los grupos de invertebrados en *Apoplanesia paniculata*, *Heliocarpus pallidus*, *Spondias purpurea* tanto en la parcela restaurado como en la sucesional. La línea negra representa el error estándar.

Tabla 5.3: Análisis de Varianza para la abundancia de los distintos grupos de invertebrados con respecto a la parcela (restaurada o sucesional), especie arbórea (*Apoplanesia paniculata*, *Heliocarpus pallidus* y *S. purpurea*) y la interacción entre la parcela y especie arbórea. Código de significancia: 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05 '.'

	DF	Coleópteros			Ortópteros			Hemípteros			Gasterópodos			Araneae		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Sitio	1	0.59	2.55	0.11	0.02	0.25	0.61	0.03	0.32	0.57	0.09	1.88	0.17	1.96	5	0.03
Especie	2	0.57	2.48	0.09	0.02	0.23	0.79	0.008	0.08	0.92	0.03	0.61	0.55	0.73	1.87	0.16
Sitio: Especie	2	1.06	4.63	0.01*	0.34	3.95	0.02	0.13	1.24	0.29	0.02	0.37	0.69	0.19	0.49	0.61

5.6 Depredación de orugas artificiales

El experimento de depredación en el que se colocaron orugas artificiales (Tabla 5.4), mostró que la depredación no fue significativamente diferente entre la parcela restaurada y la parcela sucesional ($X^2 = 2.769$, $p > 0.05$).

Tabla 5.4 Número de orugas artificiales depredadas en la parcela restaurada y la parcela sucesional

	Restaurada	Sucesional
Depredada	37	40
No depredada	132	98

VI. DISCUSIÓN

6.1 Herbivoría

Al comparar las tasas de herbivoría medidas en términos de área foliar consumida ($\text{cm}^2 / \text{día}$) se encontró que no existen diferencias significativas entre parcelas, es decir que los herbívoros están removiendo la misma cantidad de tejido foliar en ambos sitios. Sin embargo, al transformar esta área consumida a porcentaje, es decir a la cantidad de tejido removido en relación al tejido vegetal disponible, la diferencia entre la parcela restaurada y la sucesional si es significativa. Esto se puede interpretar argumentando que a pesar de que los herbívoros están consumiendo la misma cantidad de biomasa en ambos sitios, representa una pérdida mucho mayor en la parcela sucesional, porque el área foliar original de las hojas de la parcela sucesional es menor. Con lo cual probablemente las repercusiones en adecuación de las plantas en la parcela restaurada son menores, particularmente para *H. pallidus* que tiene un 10% menos de herbivoría y por lo tanto tiene un mayor porcentaje de área foliar remanente para fotosintetizar.

Las tasas de herbivoría entre las especies estudiadas fueron diferentes, *H. pallidus* presentó una mayor tasa en ambas parcelas que *A. paniculata*. Se ha documentado que la herbivoría depende de factores intrínsecos de la planta como la calidad de la hoja y las defensas contra los herbívoros (Herms y Mattson 1992), así como de factores extrínsecos relacionados con el ambiente en el que vive, es decir: la disponibilidad de nutrientes (Bryant *et al.* 1983; Coley *et al.* 1985), la abundancia y diversidad de herbívoros (Novotny *et al.* 2006), las características propias del herbívoro

para consumir la planta (Herms y Mattson 1992), de la presencia de los depredadores de los herbívoros (Price *et al.* 1980) y de la competencia con otras plantas (del-Val y Crawley 2005). Debido a que *S. purpurea* presentó la mayor abundancia y diversidad de insectos asociados, podríamos esperar que también hubiese presentado una tasa de herbivoría mayor a la de las otras dos especies estudiadas, pero este factor no pudo evaluarse y queda como un tema pendiente por investigar.

Un factor esencial para la herbivoría es la capacidad del herbívoro para encontrar su alimento (Dirzo y Sarukhán 1984), y con los resultados obtenidos parece que los herbívoros de ambas especies arbóreas están llegando de igual forma a las dos parcelas y por lo tanto los herbívoros están consumiendo cantidades similares de tejido en ambas. Cabe resaltar que ambas parcelas están cerca del bosque tropical maduro lo cual podría facilitar la llegada de herbívoros como las larvas de lepidópteros (Hilt *et al.* 2006).

El que la tasa de herbivoría fuera similar en ambas parcelas también puede sugerir que la disponibilidad de nutrientes del suelo es parecida, por lo que la calidad de sus hojas es similar desde el punto de vista de los herbívoros (Dirzo y Sarukhán 1984, Coley *et al.* 1985, Jefferies 1999). Esto indicaría que el ambiente de ambas parcelas mantiene condiciones similares que se reflejan en tasas de herbivoría parecidas lo que es importante para las experiencias de restauración porque de lo contrario se podrían desencadenar una cascada de eventos con diferentes resultados: una mayor tasa de herbivoría podría desembocar en una mortalidad mayor de las especies introducidas en la restauración (Blanco-García y Lindig-Cisneros 2005) mientras que una menor herbivoría podría cambiar las relaciones de competencia entre los árboles sembrados (Jefferies 1999). Sin embargo las hojas de *H. pallidus* fueron más grandes en la parcela

restaurada lo cual puede estar hablando de diferencias en la disponibilidad de nutrientes del sitio o de diferencias en la genética de los individuos.

Hay que resaltar que aunque la herbivoría sea semejante en ambas parcelas esto no necesariamente implica que las plantas no se ven afectadas de forma diferente, lo cual está ejemplificado en *H. pallidus* que presenta un porcentaje mayor de área foliar removida en la parcela sucesional. La herbivoría es una fuerza biótica dominante que afecta el desempeño de la planta (Herms y Matson 1992). El grado de estrés que cause la herbivoría sobre la planta depende además de la cantidad de tejido removido, del ambiente que la rodea y se podría reflejar en un crecimiento o reproducción diferencial que implicaría diferencias en la adecuación (Marquis 1984), por lo que para evaluar el efecto neto de las tasas similares de herbivoría habría que medir posteriormente la adecuación de las plantas en ambas parcelas.

6.2 Diversidad y composición de larvas de lepidópteros

La diversidad vegetal está vinculada estrechamente con la diversidad de lepidópteros (Coley y Barone 1992), por lo tanto el no haber encontrado diferencias entre el número de especies y abundancia de lepidópteros entre la parcela sucesional y la restaurada, seguramente es consecuencia del número similar de especies arbóreas presentes (32 especies en la parcela restaurada y 46 especies en la parcela sucesional). Por lo cual podemos decir que una diversidad vegetal similar trajo como resultado la semejanza en el número de especies de lepidópteros independientemente de la trayectoria que siguió cada parcela, a pesar de que la identidad de las especies de lepidópteros no es la misma.

Otro factor que pudo estar vinculado con esta similitud en la diversidad de orugas es la cercanía a los remanentes de bosque maduro de ambas parcelas (Hilt *et al.* 2006). De esta forma, la continuidad facilitaría la llegada de familias como los Geometridae que tienen muy poca movilidad, u otros como los Noctuidae que son mas móviles (Pescador-Rubio *et al.* 2002.). La zona restaurada se encuentra dentro de la reserva ecológica de Chamela-Cuixmala y la zona de sucesión está cercada y en la zona de influencia de la reserva, por tanto se podría considerar que existe una continuidad en el hábitat para las mariposas en ambas parcelas.

Otro motivo por el cual no varió la diversidad podría ser que las condiciones que permiten el establecimiento de estos insectos son similares en ambas parcelas. La llegada de lepidópteros a un sitio determinado depende de la movilidad del adulto, sin embargo su establecimiento depende de las condiciones del ambientales tales como: el microclima y la disponibilidad de alimento (Martel y Mauffette 1997), así como de los depredadores que se alimentan de los herbívoros (Price *et al.* 1980).

Es importante resaltar que si bien el número y abundancia de especies en ambos sitios es similar, la composición de especies de la comunidad de larvas de lepidópteros resultó ser diferente. Se ha documentado que muchas especies de lepidópteros son específicas en sus hospederos por lo que al diferir la composición vegetal entre parcelas se justifica la diferencia en la composición de orugas (Novotny *et al.* 2006). Si bien a nivel parcela cambia la composición de lepidópteros, en los árboles comunes estudiados, el índice de Jaccard muestra una mayor similitud de la composición de lepidópteros por especies de árboles y no por sitios, por lo que las especies de lepidópteros efectivamente están seleccionando a su hospedero, como se ha discutido en la literatura (Dyer *et al.* 2007).

En la parcela restaurada se presenta una mayor cantidad de especies únicas (*singletons*) de lepidópteros y menos especies abundantes en comparación con la parcela de sucesión secundaria (Fig. 5.3). Las especies únicas son consideradas como especies turistas, esto es, especies que no se establecen y que están ahí momentáneamente, lo cual se considera como una característica de un sitio con una sucesión temprana. Si se toma en cuenta que la parcela restaurada tienen la mitad de edad de la parcela sucesional, entonces es comprensible que se hayan encontrado más especies únicas en la parcela restaurada por lo que se podría decir que sigue un comportamiento de una parcela con sucesión temprana porque hay una mayor cantidad de especies dominantes y la mitad de especies únicas (Brown y Ewel 1987).

La presencia de larvas de lepidóptero es importante en el ecosistema porque además de ser herbívoros, forman parte de la cadena alimenticia, al ser un recurso para otros animales, y al consumir plantas también devuelven materia orgánica en forma de heces al suelo para otros microorganismos (Price 1997). Además las orugas son organismos que al pasar de un estadio a otro (después de la metamorfosis) cambian su función en el ecosistema, cuando son larvas son herbívoros y cuando se transforman en mariposas se convierten en polinizadores contribuyendo a su reproducción (Summerville *et al.* 2004); de hecho en el BTC de Chamela las mariposas representan el 12 % de los polinizadores (M. Quesada com. pers.) por lo que son muy importantes para mantener la reproducción de varias especies arbóreas.

En cuanto a la depredación de orugas se encontró que si bien el experimento fue limitado, la depredación fue igual en ambos sitios. La depredación es un factor conocido que controla la abundancia de las larvas de lepidópteros y demuestra que

las parcelas estudiadas también son similares en este aspecto (Carson y Root 1999, Hunter y Price 1992). En particular la abundancia de arañas, que es un grupo de depredadores de las orugas, no presentó diferencia significativa entre sitios, por lo cual podemos decir con mayor certidumbre que no hay variación en al menos uno de los grupos de depredadores. Esta similitud en tasas de depredación de orugas artificiales puede estar contribuyendo a la equidad en riqueza y abundancia de larvas de lepidópteros en ambas parcelas (Price 1997).

6.3 Abundancia de otros grupos de invertebrados

En general, en los grupos de invertebrados estudiados asociados a la vegetación no hubo diferencias significativas en la abundancia entre ambas parcelas, lo cual concuerda con un estudio sobre la recolonización de invertebrados en los sitios restaurados, donde no hay variación entre sitios con sucesión natural y sitios restaurados (Reay y Norton 1999) y contrasta con otro donde existe una diferencia entre ambas condiciones (Longcore 2003). Nuevamente la causa principal de esta divergencia seguramente tiene su origen en la diferencia de la edad de abandono del sitio, la cercanía con una matriz de bosque y la distancia de dispersión de la especie (Brady *et al.* 2002). Si los dos sitios se encuentran inmersos en la misma matriz y tienen edades similares es probable que tengan comunidades de invertebrados similares, como se encontró en este estudio.

El análisis de estos invertebrados no llegó a nivel de diversidad en este estudio, porque no se identificaron los individuos a nivel de especie sino únicamente a nivel de orden, por lo cual no puedo afirmar que se recupera totalmente la estructura y composición de la comunidad de estos grupos. Sin embargo, dado que las especies

de árboles de la parcela restaurada son componentes nativos del BTC de Chamela-Cuixmala (Schaman 2004) es probable que se colonice con especies de invertebrados nativos como se ha documentado en otros sitios (Reay y Norton 1999).

En términos de la evaluación de los procesos ecológicos comparando una parcela restaurada y un con sucesión natural, observé que la comunidad de herbívoros a pesar de no tener la misma composición tiene una riqueza similar y remueven una misma cantidad de tejido (cm²) en las dos parcelas. Sin embargo la repercusión para las plantas es diferencial dependiendo del área foliar original, para *A. paniculata* no hay diferencias mientras que para *H. pallidus* las repercusiones son mayores en la parcela sucesional. La evaluación de herbivoría en ambos sistemas indica que el proceso ecológico se está restableciendo en el sitio restaurado a pesar de que la identidad de las especies de herbívoros presentes en el sistema sea diferente.

VII. PROYECCIONES

Este estudio muestra como la restauración de bosques tropicales caducifolios es factible pues además de restablecerse la cobertura vegetal, la parcela restaurada está siendo colonizada por invertebrados asociados a la vegetación y se está restableciendo el proceso ecológico investigado: la herbivoría. Por otro lado el estudio demuestra que la sucesión natural del BTC en sitios cercanos a las áreas naturales protegidas también puede restablecer la estructura y funcionamiento del ecosistema.

La parcela restaurada parece acelerar el proceso de restablecimiento del ecosistema pues a pesar de tener la mitad de edad de abandono que la parcela bajo sucesión, presentan herbivoría similar.

En este trabajo solamente se evaluó un proceso ecológico, para tener conclusiones más robustas sobre el restablecimiento del funcionamiento del ecosistema bajo condiciones de restauración habría que evaluar otras interacciones entre especies como polinización, asociaciones micorrízicas, depredación, etc.

Otro elemento que sería necesario evaluar es la distancia de las parcelas, ya sea en sucesión natural o restaurada, a la fuente de propágulos, pues seguramente una parcela restaurada lejos de un área natural protegida tendrá una mayor dificultad para restablecer los procesos ecológicos. Además tomar en cuenta las barreras de dispersión que pueden existir entre las parcelas estudiadas y la fuente de propágulos.

VIII. CONCLUSIONES

- La restauración evaluada en el BTC de la región de Chamela-Cuixmala parece funcionar porque el proceso ecológico de herbivoría se restableció. Las tasas de herbivoría (cm^2 de área foliar removida /día) de dos especies arbóreas son iguales en la parcela restaurada y en la parcela bajo sucesión natural aunque el porcentaje de área foliar removida para *H. pallidus* es mayor en la parcela sucesional. Por otro lado la depredación de larvas de lepidópteros fue similar en las dos parcelas.
- En cuanto a la diversidad de larvas de lepidópteros se encontró que la abundancia y número de especies es igual en ambas parcelas, pero no así la identidad de las mismas. La abundancia de coleópteros, hemípteros, ortópteros, gasterópodos y arañas, fue similar en ambas parcelas, lo cual quiere decir que ambos sitios son recolonizados por estos grupos de invertebrados y que la restauración fomenta su llegada al ofrecer heterogeneidad para los diversos organismos.
- A pesar de que la parcela sucesional tiene 8 años más, la parcela restaurada tiene las características necesarias que permiten el mismo nivel de funcionamiento del ecosistema en cuanto a herbivoría, la depredación de orugas, la diversidad de la comunidad de larvas de lepidópteros y la abundancia de otros invertebrados asociados a la vegetación, por lo tanto en este sistema de BTC la restauración ecológica sería una estrategia recomendable para acelerar los procesos naturales que ocurren bajo la sucesión natural.

VIII. LITERATURA CITADA

- Aide MT, Zimmerman JK, Pascarella JB, Rivera L, Marciano-Vega H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8:328-338.
- Andersen NA y Sparling GP. 1997. Ants as indicators of restoration success: Relationship with soil microbial biomass in the Australian Seasonal Tropics. *Restoration Ecology* 5: 109-114.
- Blanco-Garcia A y Lindig-Cisneros R. 2005. Incorporating restoration in sustainable forestry management: Using pine-bark mulch to improve native species establishment on tephra deposits. *Restoration Ecology* 13 : 703-709
- Blanke V, Schulze B, Gerighausen U, Küster S, Rothe R, Schulze H y Siñeriz M. 2007. The power of regeneration: lessons from a degraded Grassland. *Restoration Ecology* 15 : 307-311
- Boege K y Marquis R. 2006. Plant quality and predation risk mediated by plant ontogeny: consequences for herbivores and plants. *Oikos* 115: 559- 572.
- Bradshaw AD. 1984. Land restoration: now and in the future. *Proc. R. Soc. Lond B* 223: 1-23.
- Brady VJ, Cardinale BJ, Gathman JP, Burton TM. 2002. Does facilitation of faunal recruitment benefit ecosystem restoration? An experimental study of invertebrate assemblages in Wetland Mesocosms. *Restoration Ecology* 10(4): 617-626.
- Brown BJ y Ewel JJ. 1987. Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. *Ecology* 68: 108-116.

-
- Bryant JP, Chapin III FS, Klen DR. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
 - Bullock SH. 2002. Fenología de plantas en Chamela. En Noguera-Aldarte AN, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada M (editores). Historia natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. Pp 572.
 - Bullock SH y Solís-Magallanes JA. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.
 - Bullock SH. 1994. Wind pollination of Neotropical dioecious trees. *Biotropica* 26: 172-179.
 - Burgos A y Maass JM. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 104:475-481
 - Burgos Tornadú AL. 2004. Estrategias para el abordaje ecosistémico de una investigación en restauración ecológica, aplicada al caso del bosque tropical seco de la región de Chamela. UNAM-CIEco. Pp 192.
 - Carson PW y RB Root. 1999. Top-down effects of insect herbivores during early succession: influence on biomass and plant dominance. *Oecologia* 121: 260-272
 - Chapin SF, Matson PA y Mooney HA. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Ed. Springer, Estados Unidos Americanos. Pp 433.
 - Coley PD y Barone JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-328.
 - Coley PD, Bryant JP y FS Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230 (4728): 895-899.

- Crawley MJ. 1990. Rabbit grazing, plant competition and seedling recruitment in acid grassland. *Journal of Applied Ecology* 27: 803-820.
- D.O.F.1993. Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de reserva de la biosfera la región conocida como Chamela-Cuixmala ubicada en el municipio de La Huerta, Jalisco. Pp 45-53. En: Diario Oficial de la Federación. Órgano del gobierno constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. 30 de diciembre.1993. Tomo CDLXXXIII No.22 México. D.F.
- del-Val E y Dirzo R. 2003. Does ontogeny cause changes in the defensive strategies of the myrmecophyte *Cecropia peltata*? *Plant Ecology* 169:35-41.
- del-Val y Crawley MJ. 2005. What limits herb biomass in a grassland: competition or herbivory? *Oecologia* 142: 202 – 211.
- Dirzo R y Sarukhán J. 1984. Perspectives in plant population biology. Sinauer Sundeerland, MA. Pp 141-165.
- Dirzo y Miranda 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity – A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4 (4): 444-447.
- Dyer LA, Singer MS, Lill JT, Stireman JO, Gentry GL, Marquis RJ, Ricklefs RE, Greeney HF, Wagner DL, Morais HC, Diniz IR, Kursar TA y Coley PD. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448: 696-700.
- Evans Cabrera MA. 2006. Caracterización de la vegetación natural de sucesión primaria en el Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas, Guatemala. CATIE. Costa Rica. Pp 91.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:487-515

-
- García-Oliva F, Camau A y Mass JM. 2002 El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En Noguera-Aldarte AN, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada M. Historia natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. Pp 572.
 - Gonzalez Díaz G. 2002. Restauración de la Selva Baja Caducifolia en la Reserva de la Biosfera Chamela Cuixmala, Jalisco: Un enfoque experimental usando comunidades sintéticas. Facultad de Ciencias. UNAM.
 - Gonzáles-Iturbide JA, Olmsted I, Tun-Dzul F. 2002. Tropical dry recovery after long term Henequen (*sisal, Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 167: 67-82.
 - Halmiton EW, Frank DW. 2001. Plant defoliation promotes microbial nitrogen cycling through increased root exudation of carbon. *Ecology* 82: 2397-2402.
 - Hamer KC, Hill JK, Benedick S, Mustaffa N, Sherratt TN, Maryati M y Chevy VK. 2003. Ecology of butterflies in natural and selectively logged forest of Northern Borneo: the importance of habitat heterogeneity. *Journal of Applied Ecology* 40:150-162.
 - Herms DA y Mattson WJ. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* 67: 283-313.
 - Hilt N, Brehm G y Fiedler K. 2006. Diversity and ensemble composition of geometrid moths along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. *Journal of Tropical Ecology* 22: 155-166.
 - Hobbs RJ y Harris JA. 2001. Restoration Ecology: Repairing the Earth's Ecosystems in the New Millennium. *Restoration Ecology* 9:239-246.

- Hobbs RJ. 2007. Setting effective and realistic restoration goals: Key directions for research. *Restoration Ecology* 15:354-357.
- Hodacová D y Prach K. 2003. Spoil heaps from brown coal mining: Technical reclamation versus spontaneous revegetation. *Restoration Ecology* 11: 385–391.
- Huante P, Rincón E y Acosta I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in México. *Functional Ecology* 9: 849-858.
- Huante, Barradas VL y Rincón E. 2002. Ecofisiología vegetal. En Noguera-Aldarte AN, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada M. 2002. Historia natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. Pp 572.
- Hunter MD y Price PW. 1992. Playing chutes y ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up y top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732.
- INE.2008. www.ine.gob.mx.
- Intachat J, Holloway JD, y Staines H. 2001. Effects of weather and phenology on the abundance and diversity of geometroid moths on a natural Malaysian tropical rain forest. *Journal of tropical Ecology* 17: 411-429.
- Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American naturalist* 104 (940): 501-525.
- Jefferies RL. 1999. Herbivores, nutrients and trophic cascades in terrestrial environments. En Olff H, Brown VK y Drent RH. 1999. Herbivores: Between plants and predators. Ed. The British Ecological Society by Blackwell Science. Reino Unido. Pp 639.

-
- Lindell CA. 2008. The value of animal behaviour in evaluations of restoration success. *Restoration ecology* 16: 197-203.
 - Lomov B, Keith DA, Britton DR y Hochuli FD. 2006. Are butterflies and moths useful indicators for restoration monitoring? A pilot study in Sydney's Cumberland plain woodland. *Ecological Management and Restoration* 7: 204-210.
 - Longcore T. 2003. Terrestrial arthropods as indicators of ecological restoration success in coastal sage scrub (California, U.S.A.). *Restoration Ecology* 11:397-409.
 - Lott EJ. 1985. Listado Florístico de la Estación de Biología Chamela Jalisco. Instituto de Biología, UNAM. México.
 - Malmstrom CM, Butterfield HS, Barber C, Dieter B, Harrison R, Qi J, Riaño D, Schrotenboer A, Stone S, Stoner CJ, y Wirka J. 2009. Using Remote Sensing to Evaluate the Influence of Grassland Restoration Activities on Ecosystem Forage Provisioning Services. *Restoration ecology* 17: 526-538.
 - Mandujano S. 2002. *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). Ciruelo. En Noguera- Aldarte AN, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada M (editores). 2002. Historia natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. Pp 572.
 - Marquis R. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
 - Marshall MR y Cooper RJ. 2004. Territory size of a migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure. *Ecology* 85: 432-445.
 - Martel J y Mauffette Y. 1997. Lepidopteran communities in temperate deciduous forest affected by forest decline. *Oikos* 78: 48-56.

- Martínez-Ramos M y García-Orth X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín Sociedad Botánica de México* 80(suplemento): 64-84.
- Masera OR, Ordoñez MJ y Dirzo R. 1997. Carbon emission from Mexican forest: current situation and long term scenarios. *Climate Change* 32: 265-295.
- McVaugh R. 1983. Flora Novo-Galiciana: A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Ed. William R. Anderson. Vol. 5. The University of Michigan. EUA. Pp 786.
- Naeem S. 2006. Biodiversity and ecosystem functioning in restored ecosystems: Extracting principles for a synthetic perspective. Pp 210-237. En Falk DA, Palmer MA y Zedler JB. *Foundations of Restoration Ecology*. 2006. Ed. Islandpress. Pp 364
- Novotny V, Drozd P, Miller SE, Kulfan M, Milan J, Basset Y y Weiblen GD. 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforest? *Science*.313: 1115-1117.
- Ortiz, T. 2001. Estructura arbórea en sitios perturbados y caracterizados por la presencia de *Mimosa arenosa* (Willd) Poir. *Var leiocarpa* (D.C.) BARNEY, en el bosque tropical seco de la costa de Jalisco, México. Facultad de ciencias, Universidad Autónoma de México, DF México.
- Palmer MA, Ambrose RF, y Poff NL. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology* 5: 291-300.
- Pennington TD y Sarukhán J. 1998. Árboles tropicales de México: Manual para la identificación de las principales especies. Ed. Científicas Universitarias. Fondo de Cultura Económica-UNAM. México. Pp 521.

-
- Pescador-Rubio A, Rodríguez-Palafox A y Noguera FA. 2002. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. En Noguera-Aldarte AN, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada M (editores). Historia natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. Pp 572.
 - Pfadenhauer J. 2001. Some remarks on the socio-cultural background of restoration ecology. *Restoration Ecology* 9: 220-229.
 - Prach K y Richard J. Hobbs. 2008. Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology* 16: 363-366.
 - Price PW. 1997. Insect Ecology. 3th Edition, Ed John Wiley y Sons, Inc. EUA. Pp 874.
 - Price PW, Bouton CE, Gross P, McPheron BA, Thompson JN y Weis AE. 1980. Interaction among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 41-65.
 - Reay SD y Norton DA. 1999. Assessing the Success of Restoration Plantings in a Temperate New Zealand Forest. *Restoration Ecology* 7: 298-308
 - Richards LA and Coley PD. 2007. Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos* 116: 31-40.
 - Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F.
 - Sachman Ruiz B. 2004. Efecto de la introducción de especies en la recuperación de la dinámica de C y N de un sitio perturbado de SBC en Chamela, Jal. Tesis Maestría. Instituto de Ecología. UNAM.

- Sampaio AB, Holl KD y Scariot A. 2007. Does restoration enhance regeneration of seasonal deciduous forest in pastures in Central Brazil? *Restoration Ecology* 15: 462-471.
- SER. 2007. Principios de SER Internacional sobre la Restauración Ecológica. Society for Ecological Restoration International. EUA. Pp 15.
- Solís VE. 1993. Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ecología. UNAM
- Speight RM, Hunter MD, y Watt AD. 1999. Ecology of insects: Concepts and applications. Ed. Blackwell Science, Gran Bretaña. Pp 350
- Strauss SY y Agrawal AA. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 179-185.
- Summerville KS, Bonte AC, y Fox LC. 2007. Short-term temporal effects on community structure of Lepidoptera in restored and remnant tallgrass Prairies. *Restoration Ecology* 15:179–188.
- Summerville KS y Crest TO. 2003. Determinants of lepidopteron community composition and species diversity in eastern deciduous forest: roles of season, eco-region and patch size. *Oikos* 100: 134-148.
- Summerville KS, Steichen RM y Lewis MN. 2005. Restoring Lepidopteron Communities to oak Savannas: Contrasting influences of habitat quantity and quality. *Restoration Ecology* 13(1):120-128.
- Summerville KS, Ritter LM y Crest TO. 2004. Forest moth taxa as indicators of lepidopteron richness and habitat disturbance: a preliminary assessment. *Biological Conservation* 116: 9-18.

-
- Sanding KN, Gross KL y Houseman GR. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 46-53
 - Sweeney BW, Chaka SJ y Yerkes T. 2002. Riparian forest restoration: Increasing success by reducing plant competition and herbivory. *Restoration Ecology* 10 (2): 392-400.
 - Teja T y Hawkins AB. 2002. Multitrophic level interaction. Cambridge University Press. UK.
 - Trejo I y Dirzo R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133-142.
 - Trejo I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM, México. Pp 209
 - Vieira DML y Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.
 - Waltz AEM y Covington WW. 2004. Ecological restoration treatments increase butterfly richness and abundance: Mechanisms of response. *Restoration Ecology* 12(1):85-96.
 - Zimmerman JK, Pascarella JB, Aide TM. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8: 350-360.