



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS**

**REGENERACIÓN NATURAL DE SELVAS HÚMEDAS EN PAISAJES
AGROPECUARIOS**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

M. EN C. ISELA EDITH ZERMEÑO HERNÁNDEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTORAL:

DRA. CHRISTINA SIEBE

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN

AGOSTO, 2017



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.

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 27 de febrero de 2017, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** a la alumna **ZERMEÑO HERNÁNDEZ ISELA EDITH**, con número de cuenta **507007995**, con la tesis titulada, "**Regeneración natural de selvas húmedas en paisajes agropecuarios**", bajo la dirección del **Dr. Miguel Martínez Ramos**. Tutor principal:

Presidente: Dra. Cristina Martínez Garza
Vocal: Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup
Secretario: Dra. Julieta Benítez Malvido
Suplente: Dra. Eliane Cecon
Suplente: Dra. Christina Désirée Siebe Grabach

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"

Cd. Universitaria, Cd. Mex., a 24 de julio de 2017



Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, a todo su personal académico y administrativo por el apoyo recibido durante mis estudios de doctorado. Agradezco al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad por brindarme las facilidades logísticas y la infraestructura necesaria para desarrollar plenamente mi proyecto de investigación. Expreso mi gratitud al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de manutención recibida. La posibilidad de asistir a congresos nacionales e internacionales fue viable gracias a los apoyos económicos recibidos del Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP).

Este proyecto recibió financiamiento de los proyectos MABORTRO II “Patrones, procesos y mecanismos ecológicos y sucesión secundaria en campos tropicales abandonados” (SEP-CONACYT No. 2005-C01-51043) y “Dinámica de bosques tropicales en ambientes naturales y transformados por actividades agropecuarias: exploración de principios de conservación de la biodiversidad” (PAPIIT-IN227210) financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM.

Agradezco a mi asesor de tesis, el Dr. Miguel Martínez Ramos, por la asesoría y dirección de mi proceso formativo durante los estudios de doctorado; su confianza, enseñanzas y apoyo fueron claves para la elaboración de esta tesis.

Agradezco a los miembros de mi comité tutorial. Gracias Dra. Christina Siebe por su asesoría y sus valiosos comentarios que enriquecieron los manuscritos que conforman esta tesis. Gracias Dra. Julieta, por compartir tus conocimientos conmigo, por permitirme formar parte de tu grupo de trabajo, por facilitarme instalaciones y equipo de laboratorio para realizar mi proyecto de tesis, pero sobre todo por apoyarme en momentos difíciles tanto académicos como personales y por brindarme siempre tu apoyo; más que una tutora te has convertido en una amiga y estaré por siempre agradecida contigo.

Agradecimientos a título personal

Mi camino por este doctorado fue un proceso largo y hubo mucha gente involucrada en diferentes aspectos de la tesis que merecen mi total gratitud. Agradezco a los miembros del jurado evaluador, la Dra. Eliane Cecon, la Dra. Cristina Martínez Garza y el Dr. Diego Pérez Salicrup por sus atinados comentarios y sugerencias para mejorar el documento final. Muchas gracias al técnico Jorge Rodríguez por la ayuda logística de las salidas de campo y por ayudarme en la selección de los sitios de muestreo. A Gilberto (Gil), Héctor, Tony y todos los "Jamangapé" que me apoyaron en diferentes actividades y momentos del trabajo de campo y la toma de datos. Estoy especialmente agradecida con Gil por haber dirigido los censos de vegetación en los momentos en que no pude estar en campo de manera personal. A Lourdes por hospedarme a mí y mis acompañantes en su casa y por las comidas preparadas. A toda la chamacada (Jenny, Hiromi, Yunet y demás agregados ocasionales) por hacer las tardes en el incansable calor de la selva más amena y por estar siempre disponibles para acompañarme al río a darnos un chapuzón. No podría olvidar la ayuda y compañía de Vivi Santana, que me acompañó de manera entusiasta a identificar y ubicar a mis entrevistados en los ejidos. Gracias a los comisariados ejidales de Chajul, Loma Bonita y Playón de la Gloria por brindarme información necesaria para realizar mis entrevistas, y a cada uno de los entrevistados de los tres ejidos que aportaron información indispensable para el desarrollo de la presente investigación.

Agradezco a Francelli Macedo, Stephany Melchor Manzo, Eumir Humberto Zermeño, Melissa Zermeño y Moisés Méndez por ser parte del equipo de trabajo de campo. A France por prestar su tiempo y esfuerzo para realizar los muestreos y censos de la vegetación; no olvido que festejamos mi cumpleaños en el camino de regreso a Morelia y me diste mi primer regalo del día, una muñeca Chiapaneca, pero lo que más aprecio es que te encargaras de espantar las ranas y los sapos de la casa, ¡no sé qué hubiera hecho sola con tanto anfibio! Fanny, muchas gracias por todo tu apoyo para el procesamiento de mis muestras y la obtención de datos de laboratorio, tu ayuda fue invaluable y aprecio mucho tu dedicación. A Eumir, mi hermano, por acompañarme a mi primera salida de campo embarazada, cuidaste de Mathilda y de mí como solo un

hermano puede hacerlo. A Meli, mi hermana, gracias por estar siempre apoyándome en mis locuras y mi trabajo académico, tu ayuda y compañía en campo no se paga con nada. A Moy, mi esposo, le agradezco el apoyo brindado en cada una de las etapas de mi formación académica, desde la concepción de este trabajo, el largo camino recorrido una y otra vez (con manejadas incluidas) para llegar hasta los ejidos a realizar los censos de vegetación, la selección y realización de los análisis estadísticos, la revisión de cada una de las secciones de la tesis y hasta los pleitos defendiendo nuestros respectivos argumentos, pero sobre todo por nunca perder la confianza en mí y por motivarme siempre para terminar esta tesis. El apoyo de mis padres es, ha sido y siempre será fundamental para mí, gracias especiales por cuidar mejor que nadie de mis hijas; de Mathilda cuando tuve que dejarla por periodos de casi un mes para ir al campo, extrañarla fue difícil pero saber que se quedaba en las mejores manos hizo menos pesada la distancia, y de Layla que casi desde recién nacida compartió tanto tiempo con los abuelos para que mamá pudiera terminar la escritura de la tesis, ella disfruta y aprende mucho de las mañanas con los "abillos". Agradezco a todos los compañeros que han pasado por el laboratorio. A Erika de la Peña, Ana María G. Di Pierro, Ana Paola Martínez, Sergio Nicasio, Aline Pingarroni, Lilibeth Toledo, Marilyn Castillo y Aseneth Ureña por las nutridas discusiones y placenteras pláticas que han hecho más amenos estos años en el laboratorio, ustedes se han convertido en mi familia académica. ¡¡¡Gracias a todos!!!

Dedicatoria

Esta tesis es dedicada a mi familia, ellos son la brújula que me guía, la inspiración para llegar a grandes alturas, y mi consuelo cuando ocasionalmente falló en mis propósitos.

A mi esposo Moy, quien ha confiado plenamente en mis capacidades para culminar este proceso. Gracias por tu paciencia, por tu infinito apoyo y por compartir conmigo tus conocimientos, tu tiempo, tu espacio y tu vida.

A mis hijas, Nina Mathilda y Layla Penélope que son mi motivación para superarme e intentar ser mejor cada día. Gracias por esas sonrisas que me inspiran a levantarme para dar siempre lo mejor, por esas miradas llenas de amor que me hacen saber que soy su ejemplo a seguir y por eso debo intentar ser la mejor versión de mí. Llegaron a mi vida para enseñarme lo que es el amor pleno e infinito y por eso las amo.

A mis padres, Lilia y Humberto, gracias por ser mi soporte y mi apoyo incondicional. Mis logros son el reflejo de unos padres amorosos que siempre me han motivado y apoyado en todos los aspectos de mi vida personal y profesional. Lili, eres mi ejemplo de lucha constante y Papá, eres mi mayor ejemplo de fortaleza y honestidad. Gracias por enseñarme que la familia es el mejor regalo que la vida me pudo dar.

A Eumir, Paulina y Melissa. Porque mi infancia y mi vida sin mis hermanos no hubieran sido tan divertidas ¡Los quiero locos! A mi niño Fénix, me encanta ser tu tía; te quiero mi pequeño pollito.

*Mira profundamente en la naturaleza y entonces
comprenderás todo mejor-Albert Einstein*



ÍNDICE

RESUMEN	I
ABSTRACT	III
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO II. AGRICULTURAL LAND-USE DIVERSITY AND FOREST REGENERATION POTENTIAL IN HUMAN- MODIFIED TROPICAL LANDSCAPES	29
CAPÍTULO III. ECOLOGICAL DISTURBANCE REGIMES CAUSED BY AGRICULTURAL LAND USES AND THEIR EFFECTS ON TROPICAL FOREST REGENERATION	43
CAPÍTULO IV. EFECTO DEL USO DEL SUELO Y LA DISTANCIA A REMANENTES DE BOSQUE SOBRE LA DISPONIBILIDAD DE PROPÁGULOS Y LA DINÁMICA DE REGENERACIÓN NATURAL EN UNA REGIÓN NEOTROPICAL	59
CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GENERAL	113
LITERATURA CITADA	126
ANEXO. NATURAL FOREST REGENERATION AND ECOLOGICAL RESTORATION IN HUMAN-MODIFIED TROPICAL LANDSCAPES	145

Resumen

Uno de los principales retos en el manejo de paisajes tropicales es conciliar la creciente demanda de productos agrícolas con la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de servicios ecosistémicos críticos. Algunas prácticas agrícolas contribuyen a estos objetivos en paisajes modificados por el hombre, sin embargo, los sistemas de producción agrícola pueden tener un impacto muy variable sobre la biodiversidad y la capacidad que tienen los ecosistemas nativos para recuperarse. Actualmente, aún se sabe poco sobre el efecto de regímenes de disturbio ecológico provocados por el uso agrícola del suelo sobre la regeneración natural de un bosque. A la fecha existen evaluaciones cualitativas más que cuantitativas, en gran medida basadas en revisión de literatura. Sin embargo, son escasos los estudios experimentales que han evaluado este tema considerando más de dos usos agrícolas del suelo. Por lo tanto, en este estudio se buscó responder a la pregunta: ¿Cuál es el efecto del disturbio asociado a diferentes usos agrícolas del suelo sobre la capacidad de regeneración natural de bosques secundarios? Con esto se pretende detectar que tipos de uso agrícola del suelo permiten o limitan la regeneración natural de la selva sin la intervención de técnicas de restauración activa. Además, los resultados del estudio tienen implicaciones para la conservación, aprovechamiento y restauración del bosque húmedo en paisajes agropecuarios.

La presente tesis empleó diferentes usos agrícolas del suelo establecidos en la región de Marqués de Comillas, Chiapas como sistema de estudio. En esta región, la selva ha sido muy impactada por la deforestación y la fragmentación durante las últimas cuatro décadas, principalmente debido al avance de la frontera agrícola. El reciente aumento en el abandono de tierras agrícolas, sumado a la gran heterogeneidad de tipos de uso y manejo del suelo que se practican, así como su historia de colonización humana relativamente reciente, la convierten en un laboratorio natural ideal para responder a las siguientes preguntas: ¿Qué tan diversos son los usos agrícolas del suelo en un paisaje que ha experimentado una conversión reciente? ¿Cuáles son los regímenes de disturbio ecológico generados por los distintos tipos de uso del suelo? ¿Cuáles son los efectos de estos regímenes sobre la capacidad de regeneración de la vegetación leñosa en campos recién abandonados?

¿Es posible identificar grupos de uso de suelo con regímenes de disturbio semejantes?, y por lo tanto, ¿Pueden estos usos ejercer un efecto similar sobre el potencial de recuperación del bosque? y ¿Cómo afectan los diferentes tipos de uso agrícola del suelo y la distancia a la fuente de propágulos la recuperación de atributos de la comunidad regenerativa?

La primera aproximación para abordar las preguntas planteadas fue desarrollar un índice de disturbio ecológico (EDI). El índice incorporó información de la duración, la extensión y la severidad del manejo generada por los usos agrícolas del suelo. Con la integración de los componentes del índice se cuantificó el régimen de disturbio provocado por cada uso agrícola del suelo presente en la región. El EDI fue un indicador confiable para predecir la velocidad de recuperación de algunos atributos estructurales de la comunidad leñosa regenerativa a diferentes escalas espaciales. Los resultados mostraron que los sistemas agroforestales, los monocultivos y los cultivos extensivos son usos agrícolas del suelo que presentan niveles de disturbio ecológico contrastantes. Los sistemas agroforestales generalmente presentaron niveles de disturbio bajos que permiten la rápida recuperación de la vegetación leñosa en el corto plazo. En contraste, aquellos usos del suelo extensos, de larga duración o donde la severidad del manejo es alta, como en los pastizales y cultivos de palma, el potencial regenerativo disminuyó rápidamente. La distancia a los remanentes forestales también fue un factor que redujo el potencial de regeneración. En este caso, con el incremento en la distancia a los remanentes de selva, disminuyó la disponibilidad de propágulos en los campos abandonados. En síntesis, los resultados de la tesis permiten identificar los usos del suelo que: (i) favorecen el potencial de regeneración en los paisajes agroforestales y (ii) promueven el mantenimiento de la diversidad en bosques secundarios. En el estudio también se destaca la importancia de conservar remanentes de selva con el fin de mantener procesos ecológicos importantes para la regeneración natural y sucesión ecológica en paisajes modificados por la actividad humana.

Abstract

One of the main challenges in tropical landscapes management is to reconcile the ever-growing demand for agricultural products with the conservation of biodiversity and the maintenance of ecosystem services. Some agricultural practices contribute to these goals in human-modified landscapes; however, agricultural production systems can have a very variable impact on biodiversity and on the ability of native ecosystems to recover. Little is known about the effect of ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses on the regeneration of natural forests. Qualitative rather than quantitative evaluations exist, largely based on literature review; however, few experimental studies evaluate this subject while considering more than two agricultural land uses. Therefore, in this study I tried to understand the effects of ecological disturbance associated with different agricultural land uses on the natural regeneration capacity of secondary forests after abandonment. With this I detected, which types of agricultural land use limit or allow the natural regeneration of forest without the intervention of active restoration techniques. In addition, the results of the study have implications for the conservation, use and restoration of tropical rain forests in agricultural landscapes.

Different agricultural land uses established in the Marqués de Comillas of the Chiapas region were chosen as a study system. In this region, the forest has been greatly impacted by deforestation and fragmentation during the last four decades, mainly because of the advance of the agricultural frontier. The recent increase in the abandonment of agricultural lands, combined with the great heterogeneity in land-use types and management practices and the relatively recent human colonization, makes this region an ideal natural laboratory for exploring such topics as, how diverse are agricultural land uses in a landscape that has undergone relatively recent conversion? What regime of ecological disturbance is generated by different land-use types? In addition, what are the effects of these regimes on the regeneration capacity of woody vegetation in recently abandoned fields? Is it possible to identify groups of land uses with similar disturbance regimes? Therefore, can these uses have a similar effect on the forest recovery potential? Finally, how do those agricultural land uses and the distance from seed sources affect the recovery of regenerative community attributes?

The first approach to address these questions was to develop an ecological disturbance index (EDI). EDI incorporate information obtained through interviews from landowners about extent, duration and severity caused by agricultural land uses. With the integration of these disturbance components, the regime of disturbance imposed by each land use present in the region was quantified. EDI was an effective indicator to predict recovery rate of some structural attributes of the regenerative woody vegetation at different spatial scales. The results showed that agroforestry systems, monocultures and extensive farming are agricultural land uses presenting contrasting ecological disturbance levels. Agroforestry systems generally had low levels of disturbance allowing high levels of recovery in the short term. In contrast, in extensive farming like pastures and oil palm, the regenerative potential of forest rapidly decline. Distance to forest remnants was another factor with negative effects to forest regeneration. In this case, propagule availability in abandoned land uses decreased with the increase in distance to forest remnants. In summary, the results allow to identify the land uses that: (i) stimulate the regeneration potential in agroforestry landscapes and (ii) promotes the diversity maintenance in secondary forests. This study also highlights the importance of conserving tropical rain forests remnants in order to preserve ecological processes which are basis to natural regeneration and ecological succession in human modified landscapes.

Capítulo I

Introducción General



Situación actual de las selvas húmedas: uso de tierras en paisajes tropicales

La selva alta perennifolia (*sensu* Miranda & Hernández Xolocotzi 1963), bosque tropical perennifolio (*sensu* Rzedowski 2006) o selvas húmedas de tierras bajas son uno de los ecosistemas más diversos del planeta. A pesar de que sólo abarcan el 3% de la superficie terrestre del planeta, más del 50 % de las especies conocidas a nivel global habitan en estos ecosistemas (FAO 2000, Malhi y Grace 2000). Se calcula que entre 5-10 millones de especies de artrópodos y entre 40-53 mil especies de árboles habitan en las selvas húmedas (Bdegaard 2000, Alvarez-Loayza et al. 2015). La mayor riqueza de las especies arbóreas se comparte entre América Latina y la región Indo-Pacífica, con al menos 19-25 mil especies (Bdegaard 2000). Además, casi todas las especies de árboles se restringen sólo a una región y una alta proporción de ellas son raras (Bdegaard 2000). Por lo tanto, estas selvas juegan un papel muy importante para la conservación de la biodiversidad planetaria.

Los bosques tropicales ofrecen también una amplia gama de servicios ecosistémicos importantes para las sociedades humanas. Los servicios ecosistémicos son los beneficios que las sociedades obtienen de los ecosistemas (Milleniun-Ecosystem-Assessment 2005). Estos servicios se clasifican en los de: (i) *suministro*, aquellos que se pueden consumir directamente, incluyendo alimentos, agua, fuentes de energía, materiales de construcción o medicinas, entre otros; (ii) *regulación*, aquellos que favorecen condiciones ambientales propicias para la producción de alimentos, suministro de agua potable, el amortiguamiento de eventos climáticos extremos, entre otros; (iii) *culturales*, abarcan beneficios recreativos y estéticos, así como aquellos asociados a la identidad, el legado cultural y el sentido de pertenencia; (iv) *soporte*, aquellos relacionados con procesos básicos de los ecosistemas que influyen en la circulación de nutrientes, la formación del suelo y la producción primaria, entre otros (Balvanera 2012). Las selvas húmedas son especialmente importantes para la regulación del clima, la conservación de suelos y el mantenimiento de la calidad del agua, además de disminuir riesgos de deslizamientos e inundaciones así como reducir el impacto de eventos ambientales extremos (Milleniun-Ecosystem-Assessment 2005, Balvanera 2012). En conjunto, estos bienes

y servicios determinan la calidad de vida y el bienestar económico de las sociedades humanas (Balvanera 2012).

Sin embargo, la deforestación que han experimentado las selvas húmedas en los últimos años reduce su biodiversidad y con ello su capacidad de proveer servicios ecosistémicos. En las últimas décadas, las selvas han sufrido un proceso de deforestación extenso y acelerado a nivel mundial. Se calcula que entre 2010 y 2015 se deforestaron en el mundo alrededor de 27.5 millones de hectáreas de selva húmeda por año (Keenan et al. 2015). La tasa anual de pérdida de selvas en este periodo fue de 5.5 millones de hectáreas, apenas un 58% de la reportada en los 90s (Keenan et al. 2015). En México, el panorama es muy similar, en siete años (1997-2000) se perdieron casi 30 millones de hectáreas con una tasa de cambio de 2.06% anual (Velázquez et al. 2002). La causa de deforestación más común, tanto en México como en otras regiones tropicales, ha sido la conversión de selvas maduras a campos agrícolas y pecuarios (Lambin et al. 2003, McGill 2015). Recientemente, las plantaciones de palma de aceite han cobrado importancia en muchos sistemas agrícolas tropicales (Höbinger et al. 2012). Los cultivos de palma han ocasionado graves problemas de deforestación, pérdida de biodiversidad, destrucción de suelos y modificación del paisaje tradicional (Fitzherbert et al. 2008, Koh and Wilcove 2008). Con estos cambios, se crea un mosaico complejo de usos del suelo conformado por plantaciones diversas, campos agrícolas y pecuarios, bosques secundarios y remanentes de selva. Esta transformación modifica la configuración, la composición y la estructura del paisaje (Seppelt et al. 2016). Además, se reduce el hábitat disponible para muchas especies de plantas y animales, se alteran las comunidades vegetales y animales y se reducen funciones importantes del ecosistema (Guariguata and Ostertag 2001, Chazdon 2003, 2014, Finegan and Nasi 2004, Chazdon and Uriarte 2016, Omeja et al. 2016, Strassburg et al. 2016). Por lo tanto, las actividades humanas asociadas a la agricultura y la ganadería reducen la cobertura de selvas primarias. Con esta reducción también se modifica el paisaje y se afectan funciones importantes de los ecosistemas amenazando su estabilidad a largo plazo.

Recientemente, se ha observado una tendencia global en el abandono de tierras agrícolas. La pérdida de productividad del suelo, la

pobreza, el desarrollo urbano, la migración y los conflictos políticos son algunos de los factores que han promovido este cambio en el uso del suelo (Aide & Grau 2004, Cramer *et al.* 2008, Marcano-Vega *et al.* 2002, Thomlinson *et al.* 1996; Figura 1). Este abandono ha resultado en un aumento en la superficie de bosques secundarios en algunas regiones de Latinoamérica (Aide and Grau 2004, Hobbs and Cramer 2007, Grau and Aide 2008, Aide et al. 2013, Graesser et al. 2015). En Puerto Rico, el paisaje dominado por cultivos de caña y pastizal pasó a tener más de la mitad del área cubierta por bosque denso (Thomlinson et al. 1996). Mientras que en la gran región del Amazonas, un 30% de los bosques secundarios derivaron del abandono de tierras agrícolas (Houghton et al. 2000). Comparado con otros países de Sudamérica, el abandono de cultivos agrícolas en México hasta principios de los noventa fue muy incipiente (Figura 1). Sin embargo, en los últimos años esta tendencia ha incrementado en algunas regiones tropicales del país (Bray and Klepeis 2005). Por ejemplo, en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, el abandono de campos agropecuarios generó que bosques secundarios de menos de 20 años ocupen más del 16% de la superficie (Zermeño 2008). Así, aunque la tasa de deforestación sigue siendo importante en muchas regiones tropicales, la proporción del paisaje ocupada por bosque secundarios derivados de actividades humanas es cada vez mayor. Aunque la recuperación de bosques secundarios es menos evidente que la deforestación, y es un proceso que presenta mucha variación a escala global, es un fenómeno real. En los últimos años ha habido un interés creciente por entender y refinar el conocimiento existente sobre la regeneración natural y la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados. Este conocimiento es fundamental para evaluar la importancia actual y futura de los bosques secundarios con el fin de promover la conservación de la biodiversidad y de los servicios ecosistémicos que pueden derivarse de ellos.

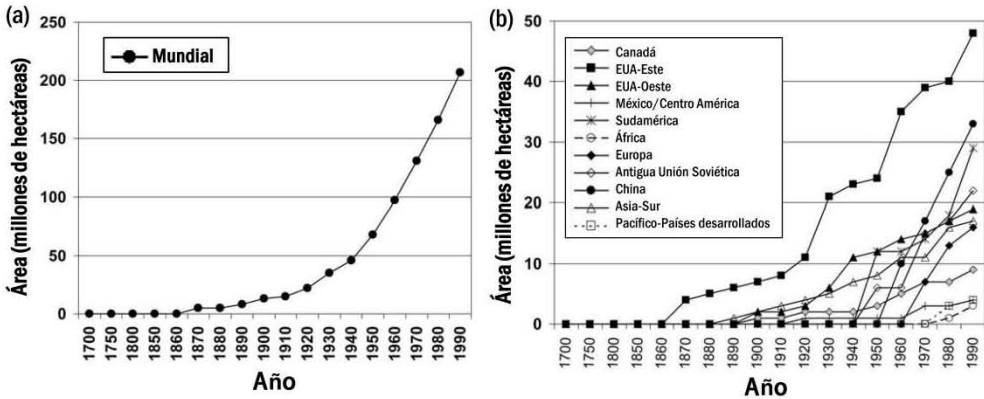


Figura 1. Área estimada de cultivos abandonados, usando datos de inventarios históricos (tomado de Hobbs y Cramer 2007). Las figuras representan tierras abandonadas agrupadas.

Regeneración natural y sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados

La regeneración natural es el proceso de renovación de un bosque. A través de este proceso ocurre un reemplazo, en el espacio y en el tiempo, de individuos, poblaciones y especies en las comunidades vegetales (Martínez-Ramos 1994, Chazdon 2008a). La regeneración natural tiene dos componentes: el primero se refiere a la caída natural de árboles maduros (los cuales constituyen el dosel del bosque), y el segundo, se refiere al reclutamiento de árboles que reemplazan a aquellos que van dejando lugares vacantes (Martínez-Ramos 1994). Los individuos que se reclutan provienen de una o varias fuentes de propágulos: (i) banco de semillas, que son las semillas latentes en el suelo, (ii) lluvia de semillas, son aquellas semillas recién dispersadas, (iii) banco de plántulas y brinzales, son todas las plántulas y árboles jóvenes que se establecen antes de que ocurra la caída de un árbol, y (iv) banco de rebrotes que incluye los rebrotes de árboles rotos (Martínez-Ramos 1994). Con el proceso de regeneración natural generalmente se incrementa la abundancia y la riqueza de las especies después de que se forman claros grandes en el bosque (Aide et al. 2000, Latawiec et al. 2016, Martínez-Ramos et al. 2016, Mukul et al. 2016). También, a través de este proceso se recupera la estructura y la composición de las comunidades vegetales, así como la funcionalidad del ecosistema

(Guevara et al. 2004, Strassburg et al. 2016). Aunque la regeneración natural opera de manera lenta y continua dentro del bosque maduro, se acelera al presentarse un disturbio (Grubb 1985). Por esta razón es un término comúnmente usado para referirse al crecimiento de la vegetación después de que ha ocurrido un disturbio, el cual da paso al proceso de sucesión secundaria.

La sucesión secundaria se define como el proceso de reemplazo temporal de especies en una comunidad que inicia después de que ha ocurrido un disturbio (van der Maarel 2005, Chazdon 2008b, Morin 2011). A diferencia de la sucesión primaria, que se inicia después de un disturbio severo que elimina toda forma de vida, como después de la erupción de un volcán o la formación de una nueva isla, la sucesión secundaria ocurre en suelos ya existentes, después de que un disturbio interrumpe las comunidades establecidas sin eliminar completamente la biota preexistente (Chapin et al. 2011, Morin 2011). La sucesión secundaria, por lo tanto, es aquella que se establece sobre un ecosistema ya existente que ha sido alterado por un incendio, una inundación, deslaves, la tala de árboles o el cultivo de productos agrícolas, entre otros. Estos eventos de disturbio inician la sucesión y solo las especies adaptadas a las nuevas circunstancias ambientales podrán establecerse (Chapin et al. 2011). De acuerdo con Finegan (1996), la sucesión secundaria como parte de la renovación natural de las selvas húmedas involucra tres fases principales que se presentan cuando el suelo no ha sido degradado y existen fuentes de semillas cercanas. La primera fase es dominada por hierbas, arbustos y trepadoras. Estas desaparecen bajo la sombra de árboles pioneros de vida corta, los cuales rápidamente desarrollan un dosel cerrado y dominan la segunda fase de la sucesión. La segunda fase puede durar entre 10 y 30 años, que es la esperanza de vida promedio de los árboles pioneros. Las especies pioneras de vida larga predominan en la tercera fase, la cual puede durar de 75 a 150 años. La colonización por especies tolerantes a la sombra características de bosques maduros ocurre continuamente, y eventualmente la dominancia de estas especies caracteriza el estado sucesional más avanzado, conocido como bosque maduro (Guariguata and Ostertag 2001). A lo largo de la sucesión, aumenta la cantidad de plantas, la biomasa del bosque y la diversidad de especies (Chazdon et al. 2007, Norden et al. 2015, Poorter et al. 2016). Existe un consenso

general del modelo descriptivo de la sucesión secundaria en el Neotrópico. Sin embargo, el fenómeno de sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados puede ser muy variable en las características estructurales, de composición y dinámicas de la vegetación y se requiere de estudios que cubran importantes vacíos que aún existen para el entendimiento de este proceso (Chazdon 2014).

El tipo de uso de suelo para actividades agrícolas modifica los mecanismos y la trayectoria de la sucesión secundaria en campos abandonados. En las selvas húmedas, la caída natural de ramas grandes, árboles completos y/o trozados son disturbios locales recurrentes que crean claros en el dosel del bosque. Los claros producen cambios ambientales que disparan el proceso de sucesión secundaria dando lugar al recambio de especies (Whitmore 1984, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1986, Brokaw 1987, Martínez-Ramos et al. 1988). En este contexto, las selvas húmedas pueden concebirse como mosaicos dinámicos con especies de plantas que han evolucionado asociadas a disturbios naturales que suceden a pequeña escala (Martínez-Ramos 1985, Denslow 1987, Martínez-Ramos 1994). Sin embargo, cuando se producen disturbios de gran extensión y magnitud, como aquellos ocasionados por el cambio de uso del suelo para establecer campos agropecuarios, la capacidad de regeneración natural del bosque puede verse severamente comprometida. Por ejemplo, se ha reportado que la intensificación del uso del suelo generalmente afecta la diversidad y la composición de las especies (Fujisaka et al. 1998, Mesquita et al. 2015, Jakovac et al. 2016). Otros factores como la historia de uso del suelo, los atributos del paisaje y la fuente regional de especies pueden modificar la sucesión en bosques secundarios (Purata 1986, Uhl et al. 1988, Aide et al. 1996, Mesquita et al. 2001, Chazdon et al. 2007, Arroyo-Rodríguez et al. 2015, Mesquita et al. 2015). Considerando que todos estos factores determinan la velocidad y la trayectoria de la sucesión, la teoría de la dinámica de claros y sucesión cíclica desarrollada para selvas húmedas debería modificarse (Guariguata y Ostertag 2001, Myster 2004, Chazdon, Letcher et al. 2007). Para ello, un primer paso para entender la dinámica de regeneración natural y sucesión secundaria en paisajes modificados por el hombre sería evaluar cómo el disturbio ocasionado por diferentes usos agrícolas del suelo altera los mecanismos que intervienen en la recuperación de la vegetación después del abandono.

Disturbio ecológico y potencial regenerativo en campos agrícolas abandonados

Los disturbios son una parte importante de la dinámica de todos los ecosistemas. Un disturbio se define como cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que altera la estructura y el funcionamiento de un ecosistema, de una población o de una comunidad biótica y causa cambios en las condiciones abióticas, la disponibilidad de recursos o la naturaleza y magnitud de las interacciones bióticas (Pickett y White 1985). Los disturbios son ocasionados por agentes de origen natural o por actividades humanas (Walker 2012). Entre los agentes naturales se encuentran todos aquellos eventos que son independientes de la influencia humana como los huracanes, fuegos, sequías, terremotos, explosiones volcánicas, heladas, epidemias, entre otros (e.g. Guariguata 1990, Turner et al. 2011). Por otro lado, la deforestación, el derrame de sustancias tóxicas, la introducción de especies invasoras, el uso del suelo para fines agrícolas y el pastoreo son algunos disturbios de origen humano. Los disturbios que ocurren de manera natural, como incendios y huracanes, son propiedades normales de los ecosistemas que muchas veces regulan de manera cíclica las poblaciones y comunidades (Chapin et al. 2011). Sin embargo, además del impacto que generan los disturbios de origen humano, muchas veces también modifican y con frecuencia agudizan los efectos de los disturbios naturales (Walker 2012). Esto tiene como consecuencia la pérdida abrupta de biomasa y el cambio en la estructura y funciones del ecosistema, lo cual muchas veces resulta en afectaciones a las sociedades humanas. Cuando esto ocurre, los disturbios naturales como huracanes y fuegos, que normalmente son parte de las fluctuaciones del ecosistema, son considerados desastres. (Chapin et al. 2011). Así, los ecosistemas son moldeados por un conjunto de atributos relacionadas con los disturbios, que interactúan entre sí formando lo que se conoce como régimen de disturbio (Walker 2012). De acuerdo con Pickett y White (1985), un régimen de disturbio se caracteriza por la distribución espacial, extensión o tamaño, la intensidad o severidad, así como de la frecuencia, duración y tasa de retorno del disturbio. En síntesis, los disturbios son eventos que dependiendo de su origen y magnitud determinan las propiedades emergentes de los ecosistemas y pueden pasar de ser una fluctuación natural del

ecosistema a ser considerados desastres que impactan negativamente a los ecosistemas y a la sociedad.

El impacto de un disturbio depende de: (i) el tipo de disturbio, (ii) la sensibilidad del ecosistema y (iii) la severidad o intensidad del disturbio (Chapin et al. 2011). Diferentes tipos de disturbio tienen efectos radicalmente diferentes en los ecosistemas. Por ejemplo el fuego elimina la materia orgánica viva y muerta y eleva las temperaturas ambientales a niveles letales, las inundaciones y los deslizamientos de tierra eliminan o agregan sedimentos y agotan el oxígeno del suelo, mientras que huracanes, tormentas tropicales y la tala de árboles remueven o dañan a los organismos (Guariguata 1990, Boucher et al. 2001, Kennard et al. 2002, Peña-Claros et al. 2008). Las especies suelen adaptarse para soportar disturbios que ocurren con relativa frecuencia en su historia evolutiva, pero pueden ser vulnerables a nuevos disturbios. Así por ejemplo, muchas especies de tierras altas son intolerantes a las inundaciones, mientras que los árboles de ambientes húmedos generalmente toleran inundaciones periódicas, pero tienen cortezas delgadas que las hacen muy susceptibles al fuego. Por otro lado, la sensibilidad a un disturbio en particular depende de las propiedades del sistema al momento del disturbio. Por ejemplo, las características de las especies como la profundidad de las raíces o la tolerancia a las heladas, el fuego o la sequía influyen en la sensibilidad de los organismos individuales. Además, las propiedades del sistema, como la densidad o la configuración de las plantas, pueden influir en la propagación del fuego, patógenos o plagas de insectos y, por lo tanto, en la sensibilidad del paisaje al disturbio. Finalmente, la severidad de un disturbio es la magnitud en la pérdida de biomasa, recursos del suelo y especies como consecuencia de los impactos generados por el disturbio. La intensidad es una medida de la fuerza de un disturbio que indica la energía liberada por unidad de área y tiempo después de un evento de cambio (Walker et al. 2000). Algunos ejemplos de mediciones de intensidad de un disturbio son la explosividad de una erupción volcánica, la magnitud de un terremoto, la temperatura del fuego, la velocidad del viento durante un tifón y acumulación de lluvia por hora. En muchas ocasiones, la intensidad puede ser alterada tanto por disturbios previos como por condiciones actuales prevalecientes en los sitios. Por ejemplo, la temperatura del fuego depende de la cantidad de combustible presente

en el sitio, que a su vez depende de la intensidad y la respuesta biológica a incendios pasados. La velocidad del viento, la temperatura y la humedad en el momento del incendio también afectarán a la temperatura del fuego. Por lo tanto, es necesario entender de manera integral cómo los disturbios, tanto naturales como de origen humano, interrumpen los ecosistemas y los procesos naturales de recuperación para que podamos ayudar a facilitar algunos de estos procesos.

Las actividades asociadas a la conversión de selvas a campos agrícolas y su manejo pueden ser visualizadas como un régimen de disturbio, el cual afecta la resistencia y la resiliencia del bosque, así como la subsecuente trayectoria de la sucesión. La resistencia es la capacidad de un ecosistema de persistir en presencia de un disturbio sin una alteración sustancial en la biomasa, la biodiversidad u otras características de ecosistema (Walker 2012). Por otro lado, la resiliencia es la capacidad del ecosistema de recuperarse después del disturbio (Holling 2001, Walker 2012). La recuperación puede ser lenta o rápida, parcial o completa, y puede comenzar de inmediato o después de un período de retraso (Walker 2012). Los ecosistemas tienden a ser resistentes (e.g. bosques de pino a un incendio) o resilientes (e.g. pastizales a incendios) y esto depende de la interacción entre los efectos del disturbio (pérdida de biomasa) y la respuesta de las comunidades al disturbio. Existen muchas características del ecosistema previo al disturbio que pueden recuperarse. Entre éstas se encuentran la estructura física de la vegetación, la composición de especies, funciones del ecosistema (e.g. productividad primaria), e incluso la resistencia a futuros disturbios (Fattorini and Halle 2004, Chazdon 2008b, Martínez-Ramos et al. 2016). Así, es clave identificar y entender cuáles son los factores que resultan claves para la resiliencia del ecosistema ante eventos de disturbio severos.

En el caso de la recuperación de atributos de las comunidades vegetales en un campo agrícola abandonado, existen dos factores ecológicos que determinan en conjunto el potencial regenerativo o la resiliencia del sistema: la calidad de sitio y la disponibilidad de propágulos (Figura 2; Hobbs and Cramer 2007, Martínez-Ramos and García-Orth 2007, Chazdon 2008a, Martínez-Ramos et al. 2016). La calidad de sitio se refiere a las condiciones físico-químicas del suelo, el

microclima y los factores bióticos (Chazdon 2008a). El régimen de disturbio asociado al uso del suelo afecta la calidad de sitio de modo que puede reducir la resiliencia del bosque. Por ejemplo, la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo, así como la existencia de sitios seguros para la germinación y el establecimiento de las semillas determinan la supervivencia de las plántulas colonizadoras. Además, una vez que una semilla logra dispersarse a un campo abandonado o emerge del banco de semillas, se enfrenta a nuevos riesgos como son la depredación de semillas y plántulas, la exposición a sequías, la competencia de raíces y la erosión que puede ocasionar la pérdida de micorrizas necesarias para que las plantas colonizadoras asimilen los nutrientes (Nepstad et al. 1996, Carpenter et al. 2001, Chazdon 2003). Así, una baja calidad de sitio provocado por un régimen de disturbio severo afecta el establecimiento, la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de las plantas (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Por otro lado, también afecta la disponibilidad de propágulos que están presentes al momento del abandono; como el banco de semillas, el banco de plántulas y juveniles, los rebrotes de árboles y arbustos así como la lluvia de semillas (Benítez-Malvido et al. 2001, Martínez-Ramos and García-Orth 2007). Después del abandono de un campo agrícola, la calidad de sitio y la disponibilidad de propágulos suelen ser negativamente afectadas. De modo que, para que la regeneración ocurra, es importante la presencia de una alta disponibilidad de propágulos, pero también una calidad de sitio suficientemente buena para que los propágulos prosperen.

Por lo tanto, la resiliencia de un bosque a un disturbio y su subsecuente trayectoria sucesional, dependerá no sólo del impacto inicial del disturbio, es decir, de su tamaño, frecuencia, duración y severidad (Figura 3). Las características de la matriz y la configuración de los elementos en el paisaje son factores que en conjunto influyen en el reclutamiento y sobrevivencia de la vegetación después del disturbio (Figura 3). Existen estudios que muestran que periodos prolongados de un cultivo, muchas veces acompañados de incendios y aplicación de pesticidas, reducen la capacidad de regeneración al eliminar el banco de semillas, el banco de plántulas y/o la capacidad que tienen las plantas de rebrotar (Aide and Cavelier 1994, Andreasen et al. 1996, Kladvivko 2001, Kennard et al. 2002, Hole et al. 2005, Ochoa-Gaona et al. 2007). De este

modo, la regeneración del bosque en los campos cultivados frecuentemente es más lenta y presentan una composición de especies diferente que aquellos campos menos usados (Holl 2007). Por otro lado, los usos del suelo que implican área de cultivo de gran escala, sobre todo si son intensivos, constituyen una barrera para el movimiento y arribo de semillas, especialmente de especies con dispersión zoócora, que son características del bosque maduro. La limitación de dispersión reduce drásticamente la lluvia de semillas, en ocasiones a unos cuantos metros del borde remanentes de selva (Aide y Cavelier 1994, Holl 1999, Martínez-Garza y González-Montagut 1999, Zimmerman et al. 2000, Cubiña y Aide 2001, Hooper, Legendre et al. 2005). Al aumentar la severidad de uso del suelo (por ejemplo, un aumento en la frecuencia de uso de maquinaria, fuegos y agroquímicos, la eliminación del dosel forestal y el sobrepastoreo) disminuye la abundancia de propágulos y el ingreso de semillas (Aide y Cavelier 1994, Aide et al. 1995, Wijdeven y Kuzee 2000, Guariguata y Ostertag 2001). Además, se cambian en mayor grado las propiedades físico-químicas (*e.g.* aumento de compactación del suelo, erosión, pérdida N y C) y biológicas originales del suelo (*e.g.* pérdida de micorrizas y fauna). Todos estos cambios reducen la capacidad regenerativa del bosque (Buschbacher et al. 1988, Uhl, Buschbacher et al. 1988, Nepstad et al. 1990, Aide y Cavelier 1994, Holl 1999, Zahawi y Augspurger 1999, Kladivko 2001, Kennard et al. 2002, Williams-Linera 2002, Brye y Pirani 2005, Celedón-Muñoz 2006).

Los diferentes usos agrícolas del suelo en un paisaje dado pueden concebirse como un gradiente de regímenes de disturbios (Martínez-Ramos et al. 2016). En este *continuum* las consecuencias para la regeneración del bosque son difíciles de caracterizar y evaluar (Figura 3; Slocum 2001, Schroth y Harvey 2007). Sin embargo, es posible identificar en un extremo, usos agrícolas con un nivel de disturbio reducido, como por ejemplo la tala selectiva de árboles, en donde la reducción en la disponibilidad de propágulos y de la calidad de sitio es mínima, sobre todo si no se usa maquinaria pesada en la extracción de los árboles (Peña-Claros et al. 2008). En este tipo de uso del suelo sería esperable que después de la extracción de madera, la regeneración del bosque fuera rápida y de manera semejante a como ocurre en un claro natural grande al interior de la selva (Hartshorn 1989). En el otro extremo, se encontrarían prácticas donde la velocidad de regeneración

sería lenta o nula (Ceccon y Martínez-Ramos 1999), por ejemplo, en las plantaciones extensivas de monocultivos anuales (*e.g.*, chile, tabaco, maíz y soya) o perennes (*e.g.*, pastizales para la crianza de ganado y los eucaliptos). En estos sistemas, el uso prolongado de agroquímicos, las quemadas recurrentes y la modificación mecánica, sumados a la gran extensión que pueden alcanzar (decenas a centenas de hectáreas), reducen notablemente la disponibilidad de propágulos y afectan la calidad de sitio (Uhl 1987, Buschbacher, Uhl et al. 1988, Aide y Cavelier 1994, Aide, Zimmerman et al. 1995, Holl 1999, Wijdeven y Kuzee 2000, Kladivko 2001, Kennard, Gould et al. 2002). Los efectos del uso del suelo previo al abandono sobre la regeneración del bosque pueden ser evaluados a través de dos enfoques: (i) el tipológico, que compara diferentes tipos de uso del suelo, o (ii) el continuo, en el cual se arreglan los diferentes usos del suelo a lo largo de gradientes de disturbio (Zermeño-Hernández et al. 2015). En este estudio se usaron los dos enfoques.

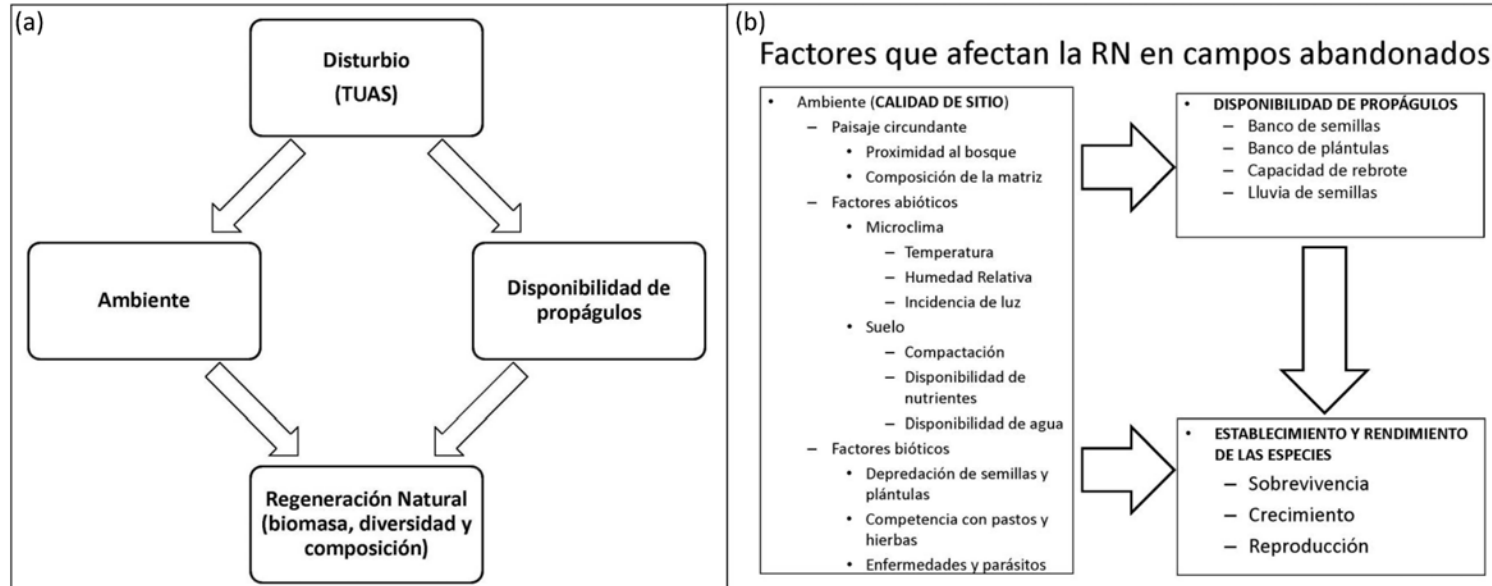


Figura 2. Modelo diagramático de: (a) el efecto del disturbio ocasionado por el tipo de uso agrícola del suelo (TUAS) sobre dos ejes principales que determinan la regeneración natural (RN) del bosque en campos agrícolas abandonados y (b) los factores que forman parte de estos ejes.

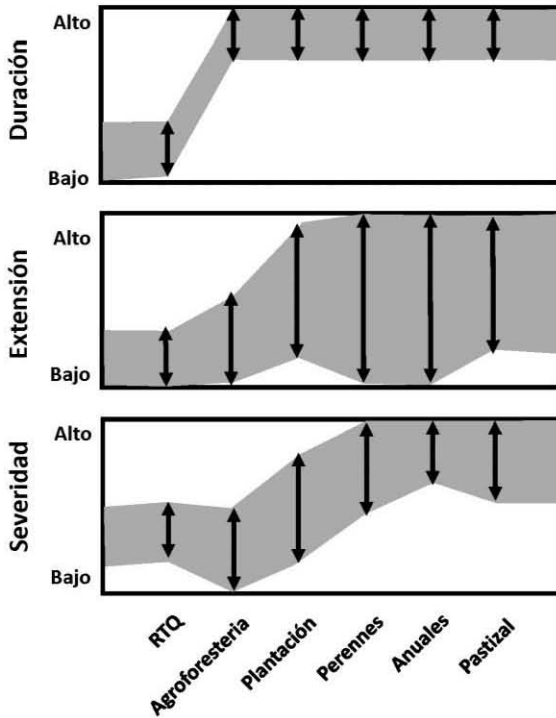


Figura 3. Variabilidad típica en la duración, extensión y severidad de seis principales tipos de sistemas agrícolas en los trópicos. RTQ se refiere a los sistemas de cultivo de roza-tumba-quema. La aptitud de las flechas con doble punta indica la magnitud de cada componente de disturbio provocado por cada tipo de uso del suelo (Boucher et al. n.d.).

Objetivos y estructura de la tesis

Uno de los principales retos en el manejo de paisajes tropicales es conciliar la creciente demanda de productos agrícolas con la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de servicios ecosistémicos críticos (DeFries et al. 2007, Harvey et al. 2008). Algunas prácticas agrícolas contribuyen a estos objetivos en paisajes modificados por el hombre, sin embargo, los sistemas de producción agrícola pueden tener un impacto muy variable sobre la biodiversidad y la capacidad que tienen los ecosistemas nativos para recuperarse (Melo et al. 2013, Zermeño-Hernández et al. 2015). Se reconoce que los paisajes agroforestales más diversos, y por lo tanto más heterogéneos, con usos del suelo que pueden retener una abundante cobertura arbórea que incorporan diversidad florísticas y mayor complejidad estructural (*e.g.*, cafetales y cacaotales, silvopastoreo u otros usos con sistemas tradicionales de manejo), proveen más funciones y servicios ecosistémicos y son menos dañinos para el ambiente (Vallejo et al. 2015). Estos paisajes también ofrecen un mayor valor de conservación que aquellos dominados por sistemas más homogéneos o pastizales

donde no existen elementos del bosque y los cuales imponen al ambiente un mayor impacto ecológico (Moguel y Toledo 1999, Rice y Greenberg 2000, Finegan y Nasi 2004, Harvey et al. 2005). En el pasado, las áreas abandonadas derivadas de actividades agrícolas fueron fuertemente rechazadas y subestimadas. Sin embargo, actualmente se reconoce que los bosques secundarios que crecen en tales campos pueden proveer diferentes funciones ecosistémicas, por ejemplo: reducción de la erosión y pérdida de nutrientes por escorrentía, producción de productos forestales maderables y no maderables, protección de áreas ribereñas, amortiguamiento de efectos de borde en los fragmentos de bosque maduro, preservación de la diversidad de especies, entre otras (Brown y Lugo 1990, Finegan 1992, Aide, Zimmerman et al. 1996). Además, un manejo apropiado de los bosques secundarios, ya sea para producción, protección, conservación, restauración o la combinación de algunos de éstos, podría llevar a reducir la presión de deforestación de los remanentes de bosques maduros (Anderson 1990, Brown y Lugo 1990, Finegan 1992). Los bosques secundarios pueden suministrar madera para la venta y el autoconsumo, así como una amplia gama de productos no maderables además, pueden proporcionar un entorno ideal para el establecimiento de cultivos de sombra. De hecho, existe una amplia gama de posibilidades para el manejo adecuado y eficiente de los bosques secundarios, las cuales pueden surgir de discusiones entre los profesionales y los agricultores.

El reciente aumento en el abandono de tierras agrícolas (Thomlinson et al. 1996, Marcano-Vega, Mitchell Aide et al. 2002, Cramer et al. 2008, Aide et al. 2013) nos brinda la oportunidad de realizar estudios que ayuden a evaluar, de manera experimental, cuál es el efecto que tienen diferentes usos agrícolas del suelo sobre la capacidad de regeneración natural de bosques secundarios. Tales estudios también pueden aportar conocimiento básico a la teoría de la sucesión ecológica. La presente tesis empleó como sistema de estudio diferentes usos agrícolas del suelo presentes en Marqués de Comillas, Chiapas, que es parte de la llamada región Selva Lacandona. Esta región alberga a uno de los remanentes de selva húmeda más extensos (ca. 400,000 ha) y biodiversos de México, la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (Lazcano-Barrero et al. 1992). En la región de Marqués de Comillas, la

selva ha sido muy impactada por la deforestación y la fragmentación durante las últimas cuatro décadas, principalmente debido al avance de la frontera agrícola (De Jong et al. 2000). El reciente aumento en el abandono de tierras agrícolas, sumado a la gran heterogeneidad de tipos de uso y manejo del suelo que se presenta en Marqués de Comillas, así como su historia de colonización humana relativamente reciente, la convierten en un laboratorio natural ideal para responder diferentes preguntas: ¿Qué tan diversos son los usos agrícolas del suelo en un paisaje que ha experimentado una conversión relativamente reciente? ¿Cuáles son los regímenes de disturbio ecológico generados por los distintos tipos de uso del suelo y cuáles son los efectos de estos regímenes sobre capacidad de regeneración de la vegetación leñosa en campos recién abandonados? ¿Es posible identificar grupos de usos de suelo que imponen regímenes de disturbio semejantes, y por lo tanto, pueden ejercer un efecto similar sobre el potencial de recuperación del bosque? ¿Cómo afectan los diferentes tipos de uso agrícola del suelo y la distancia a la fuente de propágulos la recuperación de atributos de la comunidad regenerativa? ¿Cómo se recupera la diversidad de especies y la biomasa del bosque bajo diferentes regímenes de disturbio asociados a usos agrícolas del suelo?

En el contexto anterior, se planteó la hipótesis general que establece que el régimen de disturbio impuesto por los usos agrícolas del suelo, al disminuir la disponibilidad de propágulos y la calidad de sitio, reduce el potencial de regeneración natural de la selva después del abandono. Así, se espera que aquellos tipos de uso agrícolas del suelo que imponen un bajo régimen de disturbio tengan un alto potencial de regeneración, semejante a lo que ocurre en un claro natural grande de selva. En contraste, aquellos usos del suelo que generan altos regímenes de disturbio (incluyendo una baja calidad de sitio y la pérdida de la disponibilidad de propágulos, debido a la reducción/pérdida de la matriz forestal circundante) reducirán el potencial regenerativo del bosque ocasionando la pérdida de resiliencia del ecosistema (Figura 4).

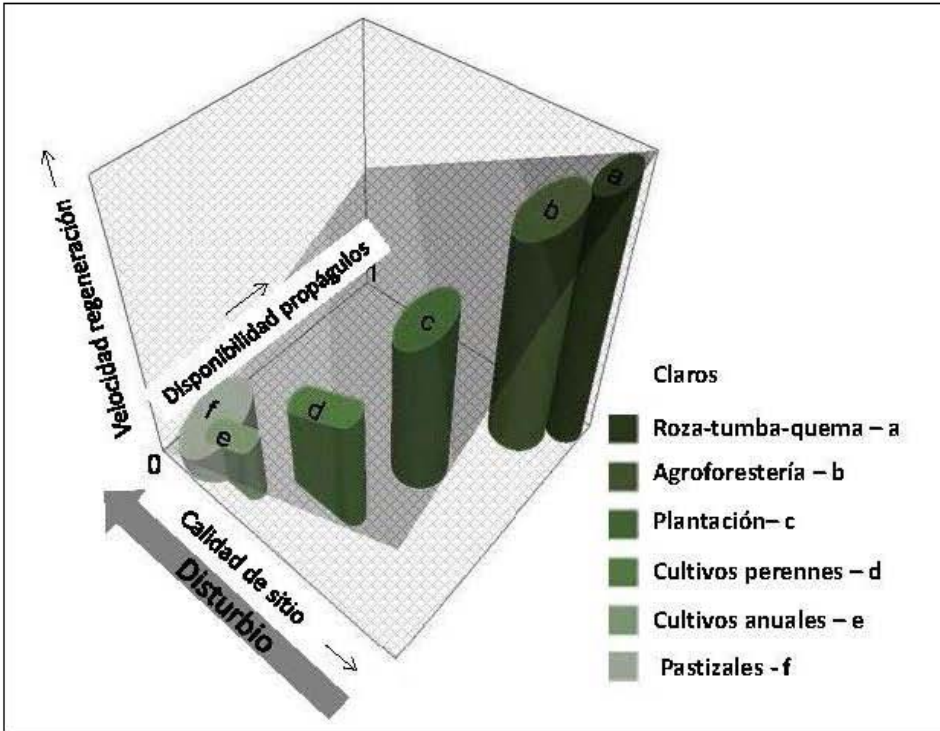


Figura 4. Esquema hipotético que muestra cómo la velocidad de regeneración (eje-z), medida con la densidad, diversidad y acumulación de biomasa de plantas leñosas, varía en función de los efectos de regímenes de disturbio (producidos por diferentes usos agrícolas del suelo) sobre la calidad de sitio (eje-x) y la disponibilidad de propágulos (eje-y). Los tipos de uso agrícola del suelo son posicionados en un plano x-y basados en la duración, extensión y severidad del disturbio (ver Figura 3).

Con este marco conceptual llevé a cabo varios estudios con el fin detectar que tipos de uso agrícola del suelo permiten/limitan la regeneración natural de la selva sin la intervención de técnicas de restauración activa. Con esto se pretendió generar conocimiento que puede ser útil para la conservación, aprovechamiento y restauración del bosque húmedo en paisajes agropecuarios. Actualmente, aún se sabe poco sobre el efecto de regímenes de disturbio ecológico provocados por usos agrícola del suelo sobre la regeneración natural de un bosque (Fernandes y Sanford 1995, Fujisaka et al. 1998, Pascarella et al. 2000, Ochoa-Gaona et al. 2007). Existen al respecto evaluaciones cualitativas más que cuantitativas, en gran medida basadas en revisión de literatura. Son contados los estudios experimentales que han evaluado este tema considerando más de dos usos agrícolas del suelo (Fernandes and

Sanford 1995, Fujisaka et al. 1998, Pascarella et al. 2000, Benítez-Malvido et al. 2001, 2005).

Así, en el **Capítulo I** se describió el marco conceptual que sustenta este estudio y se estableció el objetivo principal del cual se deriva la hipótesis central de trabajo. Además se plantearon las preguntas particulares que se responden en cada capítulo. El **Capítulo II** de la presente tesis se enfocó en diferenciar aquellos usos agrícolas del suelo que generan niveles de disturbio ecológico contrastantes. Con ello se pretendió identificar aquellos usos del suelo que pueden ser potencialmente menos dañinos para la regeneración y la conservación del bosque. Así mismo, se buscó identificar aquellos escenarios donde sería necesario implementar prácticas de manejo que promuevan la regeneración y/o el mantenimiento de la diversidad. En particular, se cuantificó la diversidad de usos agrícolas del suelo en tres paisajes del bosque tropical lluvioso. También se evaluaron los regímenes de disturbio asociados a esos usos del suelo, a una escala tanto de parcela como de paisaje y se identificaron los grupos de usos agrícolas con efectos contrastantes para la regeneración potencial del bosque.

El **Capítulo III** se dirigió a construir un índice de disturbio ecológico (EDI, por sus siglas en inglés), con base en información obtenida de ejidatarios a través de entrevistas. En este índice se integraron diferentes componentes del régimen de disturbio ecológico provocado por usos agrícolas del suelo (*i.e.*, extensión, duración y severidad de las prácticas agrícolas aplicadas en un campo dado). Usando el EDI, se caracterizó el régimen de disturbio en un grupo de tipos de uso agrícola del suelo que representaron un gradiente de regímenes de disturbio. Se evaluó la capacidad del EDI para predecir la regeneración de algunos atributos de la vegetación leñosa (*i.e.*, densidad de plantas, riqueza y diversidad de especies y biomasa en pie). Se exploró además la contribución relativa de cada componente del disturbio a la regeneración y si éstos componentes afectan la recuperación de cada atributo de la vegetación de una manera complementaria o sinérgica. Finalmente se comparó el poder predictivo del EDI con respecto a las propiedades físico-químicas y del microclima, medidas al momento del abandono.

En el **Capítulo IV** se exploró si el tipo de uso del suelo y la distancia a la fuente de propágulos afectan la dinámica de la comunidad regenerativa durante los primeros años después del abandono. Además se buscó identificar cuál es la contribución relativa del banco y la lluvia de semillas en la dinámica regenerativa y si ésta contribución es afectada por el uso agrícola del suelo y la distancia a la fuente de propágulos.

El **Capítulo V** consiste de una síntesis sobre los principales hallazgos encontrados durante el trabajo de investigación. Con base en los resultados de las investigaciones desarrolladas, se proponen algunas acciones de manejo que benefician la capacidad de regeneración de bosques secundarios en paisajes agroforestales. Con ello se contribuye al mantenimiento a largo plazo de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos. Este tipo de propuestas son fundamentales para lograr un balance entre la conservación, la producción y el bienestar humano en los paisajes tropicales. Finalmente, como **anexo** se presenta una colaboración realizada durante el proceso doctoral. En este artículo se integra la información de varios estudios para desarrollar un marco conceptual que permite evaluar el potencial regenerativo del bosque en campos agrícolas a escalas local y de paisaje. La contribución principal de los datos generados en este estudio, fue demostrar que una simple métrica del paisaje basada en el uso del suelo puede ser suficiente para predecir los atributos de la regeneración secundaria del bosque en un paisaje agrícola.

Literatura citada

- Aide, T. and J. Cavelier (1994). "Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia." Restoration Ecology **2**(4): 219-229.
- Aide, T., et al. (1996). "Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico." Forest Ecology and Management **77**(1-3): 77-86.
- Aide, T. M., et al. (2013). "Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010)." Biotropica **45**(2): 262–271.

- Aide, T. M., et al. (1995). "Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico." Forest Ecology and Management **77**(1): 77-86.
- Anderson, A. (1990). Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest. New York, Columbia University Press.
- Arroyo-Rodríguez, V., et al. (2015). "Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research." Biological reviews.
- Benítez-Malvido, J., et al. (2001). "Seed rain vs. seed bank and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation." Dissertationes Botanicae **346**: 185-203.
- Brokaw, N. V. L. (1987). "Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest." Journal of Ecology **75**: 9-19.
- Brown, S. and A. E. Lugo (1990). "Tropical secondary forests." Journal of Tropical Ecology **6**(1): 1-32.
- Brye, K. R. and A. L. Pirani (2005). "Native soil quality and the effects of tillage in the Grand Prairie region of Eastern Arkansas." The American Midland Naturalist **154**(1): 28-41.
- Buschbacher, R., et al. (1988). "Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation." Journal of Ecology **76**(3): 682-699.
- Ceccon, E. and M. Martínez-Ramos (1999). "Aspectos ambientales referentes al establecimiento de plantaciones de eucalipto de gran escala en áreas tropicales: aplicación al caso de México." Interciencia **24**(6): 352-359.
- Celedón-Muñiz, H. (2006). Impacto del sistema agrícola de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la Selva Lacandona de Chiapas. Facultad de Ciencias. México, Universidad Nacional Autónoma de México. **Maestría**: 122.
- Cramer, V. A. (2007). "Old fields as complex systems: new concepts for describing the dynamics of abandoned farmland." Old fields: Dynamics and restoration of abandoned farmland: 31-46.

- Cramer, V. A., et al. (2008). "What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly." Trends in Ecology & Evolution **23**(2): 104-112.
- Cubiña, A. and T. M. Aide (2001). "The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture." Biotropica **33**(2): 260-267.
- Chazdon, R., et al. (2009). "Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes." Biotropica **41**(2): 142-153.
- Chazdon, R. L. (2003). "Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances." Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **6**(1-2): 51-71.
- Chazdon, R. L., et al. (2007). "Rates of changes in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances." Philosophical Transactions of the Royal Society B **362**: 273-289.
- De Jong, B. H., et al. (2000). "Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico." AMBIO: A Journal of the Human Environment **29**(8): 504-511.
- DeFries, R., et al. (2007). "Land use change around protected areas: management to balance human needs and ecological function." Ecological Applications **17**(4): 1031-1038.
- Denslow, J. S. (1987). "Tropical treefall gaps and tree species diversity." Annual Review of Ecology and Systematics **18**: 431-451.
- Diaz, S., et al. (1999). "Functional implications of trait-environment linkages in plant communities." Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats: 338-362.
- FAO (1993). Forest resource assessment.
- FAO (2000). Global forest resource assessment 2000. Roma.
- Fernandes, D. N. and R. L. Sanford (1995). "Effects of recent land-use practices on soil nutrients and succession under tropical wet forest in Costa Rica." Conservation Biology **9**(4): 915-922.
- Finegan, B. (1992). "The management potential of neotropical secondary lowland rain forest." Forest Ecology and Management **47**(1): 295-321.

- Finegan, B. (1996). "Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession." Trends in Ecology & Evolution **11**(3): 119-124.
- Finegan, B. and R. Nasi (2004). The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes. G. Schroth, G. A. B. da Fonseca, C. Harvey et al., Island Press: 153-197.
- Fujisaka, S. A. M., et al. (1998). "Plant community diversity relative to human land uses in an Amazon forest colony." Biodiversity and Conservation **7**(1): 41-57.
- Grubb, P. J. (1985). Plant Populations and Vegetation in Relation to Habitat, Disturbance and Competition: Problems of Generalization. The Population Structure of Vegetation. J. White, Springer Netherlands. **3**: 595-621.
- Guariguata, M. R. and R. Ostertag (2001). "Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics." Forest Ecology and Management **148**(1-3): 185-206.
- Hartshorn, G. S. (1989). "Application of gap theory to tropical forest management: Natural regeneration on strip clear-cuts in the Peruvian Amazon." Ecology **70**(3): 567-576.
- Harvey, C., et al. (2008). "Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot." Conservation Biology **22**(1): 8-15.
- Harvey, C. A., et al. (2005). "Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes." Agriculture, Ecosystems & Environment **111**(1): 200-230.
- Hobbs, R. J. and V. A. Cramer (2007). Why Old Fields? Socioeconomic and Ecological Causes and Consequences of Land Abandonment. Old fields. Dynamics and restoration of abandoned farmland. V. Cramer and R. Hobbs. Washington, D.C., USA., Island Press: 1-14.
- Holl, K. D. (1999). "Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil." Biotropica **31**(2): 229-242.
- Holl, K. D. (2007). Old field vegetation succession in the neotropics. Old fields. Dynamics and restoration of abandoned farmland. V.

Cramer and R. Hobbs. Washington, D.C., USA., Island Press: 93–118.

Hooper, E. (2008). Factors Affecting the Species Richness and Composition of Neotropical Secondary Succession: A Case Study of Abandoned Agricultural Land in Panama. Post-agricultural succession in the neotropics. R. W. Myster. Puerto Rico, Springer: 141-164.

Hooper, E., et al. (2005). "Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama." Ecology **42**: 1165-1174.

Kelt, D. A., et al. (1995). "Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using small mammals." Ecology: 1283-1296.

Kennard, D. K., et al. (2002). "Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest." Forest Ecology and Management **162**(2-3): 197-208.

Kladivko, E. J. (2001). "Tillage systems and soil ecology." Soil & Tillage Research **61**(1-2): 61-76.

Lazcano-Barrero, M. A., et al. (1992). "Importancia y situación actual de la Selva Lacandona: perspectivas para su conservación." Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. Pub. Esp. Ecosfera **1**: 393-437.

Malhi, Y. and J. Grace (2000). "Tropical forests and atmospheric carbon dioxide." Trends in Ecology & Evolution **15**(8): 332-337.

Marcano-Vega, H., et al. (2002). "Forest regeneration in abandoned coffee plantations and pastures in the Cordillera Central of Puerto Rico." Plant Ecology **161**(1): 75-87.

Martínez-Garza, C. and R. González-Montagut (1999). "Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico." Plant Ecology **145**(2): 255-265.

Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Investigación sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México. G.-P. A. and d. A. S. México, D. F., Editorial Alhambra Mexicana, S.A 191-239.

- Martínez-Ramos, M. (1994). "Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas." Boletín de la Sociedad Botánica de México **54**: 179-224.
- Martínez-Ramos, M. and E. Alvarez-Buylla (1986). Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. Frugivory and seed dispersal. A. Estrada and T. H. Fleming. Holanda, Dordrecht, Junk Publisher: 333-346.
- Martínez-Ramos, M., et al. (1988). "Trefall age determination and gap dynamics in a tropical forest." Journal of Ecology **76**: 700-716.
- Martínez-Ramos, M. and X. García-Orth (2007). "Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas." Boletín de la Sociedad Botánica de México **80**: 69-84.
- Melo, F. P., et al. (2013). "On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes." Trends in Ecology & Evolution **28**(8): 462-468.
- Mesquita, R., et al. (2001). "Alternative successional pathways in the Amazon Basin." Journal of Ecology **89**(4): 528-537.
- Mesquita, R. d. C. G., et al. (2015). "Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy?" Bioscience **65**(9): 849-861.
- Millenium-Ecosystem-Assessment (2005). Ecosystems and Human Well-being: Synthesis, Island Press.
- Moguel, P. and V. M. Toledo (1999). "Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico." Conservation Biology **13**(1): 11-21.
- Myster, R. (2004). "Regeneration filters in post-agricultural fields of Puerto Rico and Ecuador." Plant Ecology **172**(2): 199-209.
- Nepstad, D., et al. (1990). "Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: A case study from Paragominas, Pará, Brazil." In Anderson, AB ed. Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest. New York, Columbia University Press: 215-229.
- Norden, N., et al. (2015). "Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable." Proceedings of the National Academy of Sciences **112**(26): 8013-8018.

- Ochoa-Gaona, S., et al. (2007). "Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en La Selva Lacandona, Chiapas, México." Boletín de la Sociedad Botánica de México **81**: 65-80.
- Ojima, D., et al. (1994). "The global impact of land-use change." Bioscience **44**(5): 300-304.
- Pascarella, J. B., et al. (2000). "Land-use history and forest regeneration in the Cayey mountains, Puerto Rico." Ecosystems **3**(3): 217-228.
- Peña-Claros, M., et al. (2008). "Beyond reduced-impact logging: silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees." Forest Ecology and Management **256**(7): 1458-1467.
- Pickett, S. T. A. and P. S. White (1985). The ecology of natural disturbance and patch dynamics: An introduction. San Diego, California, USA, Academic Press.
- Purata, S. (1986). "Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability." Journal of Tropical Ecology: 257-276.
- Rice, R. A. and R. Greenberg (2000). "Cacao cultivation and the conservation of biological diversity." AMBIO: A Journal of the Human Environment **29**(3): 167-173.
- Rudel, T. and J. Roper (1996). "Regional patterns and historical trends in tropical deforestation, 1976-1990: a qualitative comparative analysis." Ambio: 160-166.
- Schroth, G. and C. A. Harvey (2007). "Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: An overview." Biodiversity and Conservation **16**(8): 2237-2244.
- Slocum, M. G. (2001). "How tree species differ as a recruitment foci in a tropical pasture." Ecology **82**(9): 2547-2559.
- Soule, M. and K. Kohm (1989). Research priorities for conservation biology, Island Pr.
- Temperton, V. M. (2004). Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice, Island Press.
- Thomlinson, J. R., et al. (1996). "Land-use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape (1936-1988)." Biotropica: 525-536.

- Thomlinson, J. R., et al. (1996). "Land-use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape (1936-1988)." *Biotropica* **28**(4): 525-536.
- Uhl, C. (1987). "Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia." *The Journal of Ecology*: 377-407.
- Uhl, C., et al. (1988). "Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession." *The Journal of Ecology*: 663-681.
- Vallejo, M., et al. (2015). "Agroforestry systems of the lowland alluvial valleys of the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve: an evaluation of their biocultural capacity." *Journal of ethnobiology and ethnomedicine* **11**(1): 8.
- Weihner, E. and P. Keddy (2001). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press.
- Whitmore, T. C. (1984). *Tropical rain forest of the far east*. Reino Unido, Oxford, Clarendon Press.
- Wijdeven, S. and M. Kuzee (2000). "Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica." *Restoration Ecology* **8**(4): 414-424.
- Williams-Linera, G. (2002). "Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest." *Biodiversity & Conservation* **11**(10): 1825-1843.
- Zahawi, R. A. and C. K. Augspurger (1999). "Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador." *Biotropica* **31**(4): 540-552.
- Zermeño-Hernández, I., et al. (2015). "Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration." *Applied Vegetation Science* **18**: 443-455.
- Zermeño, I. (2008). Evaluación del disturbio ecológico por diferentes tipos de uso agrícola del suelo en una región tropical húmeda. *Centro de Investigaciones en Ecosistemas*. Morelia, Michoacán, México, UNAM. **Maestría**: 75.
- Zimmerman, J., et al. (2000). "Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico." *Restoration Ecology* **8**(4): 350-360.

Capítulo II

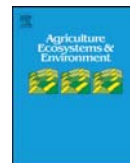
Agricultural land-use diversity and forest regeneration potential in human-modified tropical landscapes

Isela Zermeño-Hernández, Aline Pingarroni y Miguel Martínez-Ramos. 2016. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 230:210-220.



Contents lists available at [ScienceDirect](http://www.sciencedirect.com)

Agriculture, Ecosystems and Environment

journal homepage: www.elsevier.com/locate/agee

Agricultural land-use diversity and forest regeneration potential in human- modified tropical landscapes



Isela Zermeño-Hernández*, Aline Pingarroni, Miguel Martínez-Ramos

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex-Hacienda de San José de la Huerta. C.P. 58190, Morelia, Michoacán, Mexico

ARTICLE INFO

Article history:

Received 3 August 2015

Received in revised form 29 May 2016

Accepted 5 June 2016

Available online xxx

Keywords:

Agroforestry systems

Biodiversity conservation

Ecological disturbance regimes

Extensive farming

Monoculture practices

Tropical rain forest

ABSTRACT

A major challenge in tropical human-modified landscapes (HMLs) is meeting the ever-growing demand for agricultural products while conserving biodiversity and ecosystem services provided by forest ecosystems. Within this challenge, a major issue is the understanding of the forest potential to naturally regenerate in abandoned agricultural fields. To assess such potential, it is necessary to know the diversity of agricultural land uses in the landscape, quantify the ecological disturbance inflicted by such uses, and evaluate forest regeneration as a function of disturbance both at the field and landscape levels. Our previous work has shown that in abandoned fields the abundance and species diversity of regenerating rain forest trees decline as disturbance level increases. Here we aimed to achieve the following: 1) to quantify the diversity of agricultural land uses in HMLs; 2) to assess ecological disturbance regimes caused by different agricultural land uses, at the field and landscape scales; and 3) to identify groups of agricultural land uses with contrasting effects for forest regeneration at the landscape level. We approach these issues by using a case study of HMLs in a southeastern region of Mexico, which are representative of landscapes in the agricultural frontier in the Neotropics. We interviewed 68 landowners to gather information on agricultural land uses and management of 156 fields. Based on this information, we quantified an ecological disturbance regime associated with each field considering the following: field size (in hectares), duration of agricultural use (in years), and land-use disturbance severity (i.e. frequency or magnitude of fire, agrochemicals, machinery, grazing or removal of tree cover). By integrating disturbance inflicted by different land uses and the proportion of the landscape covered by each land use, we constructed a landscape ecological disturbance index. Finally, by using this index and data gathered from nine landscapes (3 × 3 km each), we tested the hypothesis that structural attributes (abundance, biomass, and species diversity of trees) of regenerating forests decrease as agriculture disturbances increase in the landscape. There was a high inequality in the proportion of land allocated to the 13 recorded agricultural land uses, with cattle pastures representing ca. 90% of total agricultural land. There was a wide disturbance gradient, ranging from land uses with high (e.g. cattle pastures) to low disturbance (e.g. coffee and cocoa plantations). Three major groups of land uses with contrasting disturbance regimes were detected: 1) agroforestry systems, characterized by small size, low to intermediate duration, and low disturbance severity; 2) monocultures, typically small size, long duration, and medium to high disturbance severity; and 3) extensive farming, large size, short to intermediate duration, and high disturbance severity. Biomass and species diversity of regenerating forests consistently reduced with increasing levels of agriculture disturbance in the landscape. We conclude that positive balances between biodiversity conservation and agricultural production in HMLs will depend on establishing agricultural land uses that inflict low disturbance regimes (such as agroforestry systems) embedded in a matrix of old-growth forest and long-lasting second-growth forests. Our results may inform farmers, policy makers and land managers about HMLs where agricultural production and conservation of biodiversity and ecosystem services can be conciliated.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

* Corresponding author.

E-mail addresses: isela.zermeo@gmail.com, izermeo@cieco.unam.mx (I. Zermeño-Hernández), a_pingarroni@cieco.unam.mx (A. Pingarroni), mmartinez@cieco.unam.mx (M. Martínez-Ramos).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.007>

0167-8809/© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Beyond harboring the major biodiversity on Earth, tropical rain forests play a paramount role in human societies by providing critical goods and ecosystem services (Gibson et al., 2011). These forests, however, have experienced strong deforestation and degradation mostly because of forest conversion to agriculture (Geist and Lambin, 2002; Quezada et al., 2014). The major challenge in tropical land management is meeting the ever-growing demand for agricultural products while conserving biodiversity and enhancing rural livelihoods (DeFries et al., 2007; Harvey et al., 2008; Phalan et al., 2011).

Tropical rain forest conversion to agriculture on a large scale is a relatively recent phenomenon (Geist and Lambin, 2002). Contemporary human colonization of areas formerly covered by old-growth forests started a few decades ago, especially in the Neotropics (Lepers et al., 2005). Currently, it is increasingly common to find human-modified landscape (HMLs) composed of mosaics of different agricultural land uses, remnants of old-growth forests, patches of second-growth forests, and degraded lands (Chazdon, 2014). With the advance of the agricultural frontier, not only forest tends to disappear, but the forest regeneration potential may also decline under the effect of different agricultural land uses (Chazdon, 2014). Therefore, to meet the conservation of biodiversity, goods and services of tropical forest ecosystems with agricultural production, besides preserving old-growth forest remnants, one must find agricultural land uses that are friendly to forest regeneration.

It has been recognized that agroforestry and traditional smallholder agricultural land uses contribute to biodiversity conservation in HMLs, especially when land uses retain abundant tree cover that provides complementary habitats, resources, and connectivity for native biota (DeFries et al., 2007; Harvey et al., 2008). In the tropics, however, there is a wide array of agricultural land uses, and their impact on forest regeneration potential, once a field is abandoned, is poorly known (Melo et al., 2013; Zermeño-Hernández et al., 2015). In this context, a first step for exploring agriculture land uses which are friendly to biodiversity conservation is to quantify the diversity of agricultural land uses in the landscape, assess the ecological disturbance regimes imposed by such uses, and evaluate the impact of these disturbance regimes on forest regeneration potential (Zermeño-Hernández et al., 2015). Because in recent times there has been a global trend of land abandonment in the tropics (Cramer et al., 2008; Aide et al., 2013), this issue is of wide relevance.

In this paper, we aim to quantify the diversity of agricultural land uses, assess their associated ecological disturbance regimes, and evaluate effects of such regimes on forest regeneration potential at the field and landscape level. We based this analysis on an ecological disturbance index (EDI) we developed elsewhere with information provided by farmers and landowners (Zermeño-Hernández et al., 2015). We have shown that EDI is an inexpensive, quickly and efficiently predictor of forest regeneration potential at the field scale; we proved that plant density, richness, and species diversity of regenerating forest trees decrease exponentially as EDI increases. Here we expand our analysis to the landscape scale by assessing how structural attributes of second-growth forests change along landscapes differing in diversity of agricultural land uses and, therefore, in disturbance regimes. We used a study case in the Marqués de Comillas region, southeastern Mexico, where the old-growth forest to agriculture conversion resulted in the loss of 40% of old-growth forest in just 20 years (1976–1996, De Jong et al., 2000). This fast conversion dynamics has occurred in several HMLs found in the agro-forest frontier (i.e. those forested areas under recent conversion to agriculture) in the Neotropics as documented by Houghton (1994) and Lambin et al. (2003). Specifically, we ask

the following questions: How diverse are the agricultural land uses in tropical HMLs undergoing forest conversion to agriculture? Which ecological disturbance regimes are inflicted by these agricultural land uses? Can these uses be classified according to their disturbance regime? What is the potential for forest regeneration in landscapes with contrasting levels of agriculture disturbance? Finally, we offer recommendations for farmers, landscape managers and policy makers that can promote positive balances between biodiversity conservation and agricultural production in HMLs.

2. Methods

2.1. Study area

The study was conducted in the region known as Marqués de Comillas (16° 74.01'N, 90°55'27.01'W), southeastern Mexico (Fig. 1). The climate is warm and humid, with a mean annual rainfall of about 3000 mm and a mean annual temperature of 23° C (Martínez-Ramos et al., 2009). The primary vegetation is tropical rain forest varying in structure and composition across different geomorphological units (Siebe et al., 1996).

Marqués de Comillas has undergone an extensive process of land-use change and forest loss (De Jong et al., 2000). Deforestation had an important boost during the 70s of the past century when the Mexican government opened the region to colonization and provided subsidies for cattle ranching, as was also the case for other regions in México (Challenger and Soberón, 2008) and other countries (e.g. Walker et al., 2000). Deforestation continued during the 80s, fostered by the country's economic crisis, population growth and a deepening of rural poverty (Barbier and Burgess, 1996; Mendoza and Dirzo, 1999). This led to a highly modified and complex agricultural landscape, where crop fields, cattle pastures, patches of secondary forests and old-growth forest remnants are intermixed. The relatively recent land-use history in the study area provides the opportunity to compile land-use information directly from stakeholders.

2.2. Agricultural land-use characterization and associated ecological disturbance regimes

To characterize diversity of agricultural land uses in the landscape, we conducted 68 semi-structured interviews (corresponding to 156 agricultural fields) with landowners of three villages: Chajul (27 interviews), Loma Bonita (26) and Playón de la Gloria (15). The first village has 398 inhabitants and an area of 4840 ha, the second 164 inhabitants and 1731 ha, and the third 209 inhabitants and 1740 ha (INEGI, 2010). Thereafter, we considered these territories as different landscapes. With the interviews, we gathered information about type (e.g., cattle pasture, cornfield, chili, fruit orchard), field size (hectares under a specific land use), duration (number of years under a specific land use) and disturbance severity (harshness of land-use practices considering fire incidence, agrochemical and machinery use, grazing intensity, and remaining tree cover in the field) of the agricultural use (Table 1) for each of the 156 studied fields. In addition, we inquired to each landowner how much area (in hectares) maintains covered by old-growth forest or secondary forest. Based on this data, for each landscape and for all landscapes combined, we quantify the diversity of agricultural land uses and the proportion of the landscape covered by each land use; see below.

To quantify disturbance regimes imposed by different agricultural land uses at the local field scale, we used the ecological disturbance index (EDI) developed by Zermeño-Hernández et al. (2015). This index incorporates, in an additive way, three major disturbance components (Pickett and White, 1985): size, duration

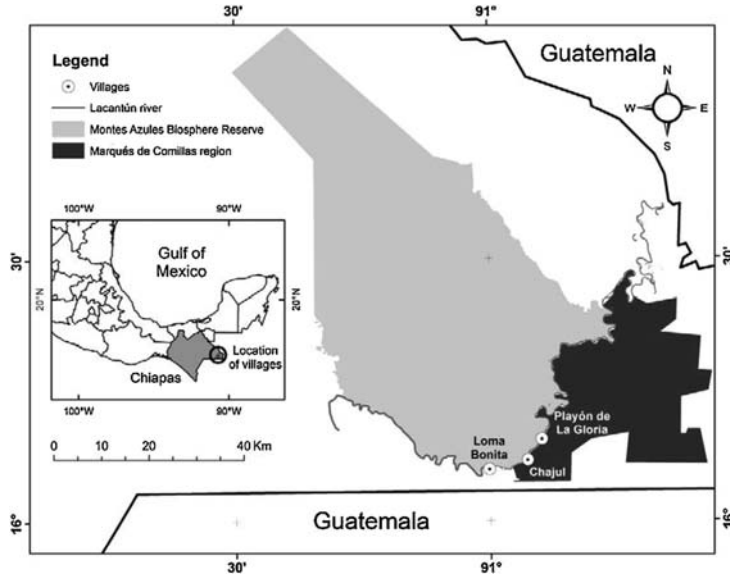


Fig. 1. Geographical location of the study area. Chajul, Loma Bonita and Playón de la Gloria villages are adjacent to Montes Azules Biosphere Reserve in the Marqués de Comillas municipality (dark area).

and disturbance severity, which were quantified as described in the supplementary material (A.1). This index varies from 0 to 3, with 3 being the maximum disturbance value; see details in Zermeño-Hernández et al. (2015). Additionally, we assigned a disturbance value of 0 to the old-growth forest remnants and of 0.25 to the secondary forest patches present in the studied fields, considering that old-growth forest represents the undisturbed condition and secondary forests may attain important levels of biodiversity and biomass, as documented by other studies conducted in Marqués de Comillas (van Breugel et al., 2006; Norden et al., 2015). Old-growth forests are at least 500 years old, corresponding to the time when Lacandon people occupied neighboring areas (De Vos, 1980). In contrast, because of short fallow periods, secondary forests are usually less than 15 years old and rarely reach 25 years (van Breugel et al., 2006).

To assess ecological disturbance regimes and forest regeneration potential at the landscape level, we used a system of nine

landscapes of 3 × 3 km each that differed in the percentage of land covered by of old-growth forest remnants (7–100%), second-growth forests (0–88%), and agricultural land uses (0–93%). These landscapes were directionally selected by identifying areas with contrasting land cover types (i.e. old-growth forest, secondary forests, and agricultural land uses) and by avoiding overlapping. For this purpose we used satellite SPOT-5 (March 2013, free of clouds) images (10-m resolution) and a geographic information system (SAGA GIS). Land cover types were classified using the variance of the texture as described by Willhauck et al. (2000) and Castillo-Santiago et al. (2010). The spectral values for land cover type were as follows: 6.37 ± 2.05 μm for old-growth forest, 12.64 ± 3.33 to 20.15 ± 4.04 μm for secondary forest, and 33.05 ± 8.62 μm for agricultural land uses. In each landscape, a central core of 1 × 1 km was delimited where 30 circular plots (15 m radius, 708 m²) were established at random. In the field, we located these plots by using a Global Positioning System (GPS). In

Table 1
Characterization of the ecological disturbance imposed by different agricultural land uses by using the ecological disturbance index (EDI; Zermeño-Hernández et al., 2015) components for three landscapes and combining them at Marqués de Comillas, in southeastern Mexico. Each disturbance component (columns) and mean values (bold figures) for different landscapes are separated by slashes. NA= Land use not available in a landscape.

Land Use	Duration (years)	Size (ha)	Disturbance severity				
			Fire Incidence	Chemical Use	Machinery Use	Grazing Severity	Tree Cover
Chajul/Loma Bonita/Playón de la Gloria/All landscapes (mean)							
Banana	15/NA/NA/ 15.0	0.3/NA/NA/ 0.3	0/NA/NA/ 0	2.0/NA/NA/ 2.0	0/NA/NA/ 0	–	25 – 50%
Bean	23/23/18/ 21.3	1.2/0.4/0.8/ 0.8	0.4/0.2/0.5/ 0.4	1.6/0.3/1.8/ 1.2	0.6/0/0.1/ 0.2	–	0 – 25%
Chili	15/4/7/ 8.7	0.8/0.6/1.4/ 0.9	0.4/0/0.7/ 0.4	3.8/8.5/10.7/ 7.7	3.8/8.5/10.7/ 7.7	–	0 – 25%
Cocoa	25/12/14/ 17.0	4.0/4.4/4.5/ 4.3	0/0.1/0/0	0/0/0/0	0/0/0/0	–	> 50%
Coffee	NA/4/25/ 14.5	NA/0.5/1.0/ 0.8	NA/0.3/0/0.2	NA/0/0/0	NA/0/0/0	–	> 50%
Corn/Bean	20/13/NA/ 16.5	0.8/1.0/NA/ 0.9	0.2/0/NA/ 0.1	2.0/1.5/NA/ 1.8	0.1/0/NA/ 0	–	0 – 25%
Cornfield	25/15/18/ 19.3	1.1/1.3/1.5/ 1.3	0.3/0.4/0.2/ 0.3	1.7/0.4/1.1/ 1.1	0.3/0/0.1/ 0.1	–	0 – 25%
Mahogany	11/NA/NA/ 11	6.0/NA/NA/ 6.0	0/NA/NA/ 0	0/NA/NA/ 0	0/NA/NA/ 0	–	> 50%
Oil Palm	1.3/NA/NA/ 1.3	8.7/NA/NA/ 8.7	0.3/NA/NA/ 0.3	5.0/NA/NA/ 5.0	0.3/NA/NA/ 0.3	–	25 – 50%
Orchard	NA/12/15/ 13.5	NA/0.9/0.3/ 0.6	NA/0.1/0.3/ 0.2	NA/0.2/0/1.0	NA/0/0/0	–	> 50%
Pasture	19/10/10/ 13.0	18/12.5/16.7/ 15.7	0.4/0.3/0.3/ 0.3	2.9/0.2/0.7/ 1.3	0/0/0/0	2.4/1.5/1.6/1.8	25 – 50%
Rice	NA/15/NA/ 15.0	NA/0.5/NA/ 0.5	NA/1.0/NA/ 1.0	NA/0/NA/ 0	NA/0/NA/ 0	–	0 – 25%
Vegetables	NA/NA/12/ 12.0	NA/NA/0.4/ 0.4	NA/NA/10/ 10	NA/NA/1.0/ 1.0	NA/NA/0.5/ 0.5	–	1 – 25%

each plot, all trees with a diameter at breast height (DBH) of ≥ 10 cm were recorded, identified and measured in DBH. Moreover, we assigned a land use (agricultural type, old-growth forest, or secondary forest) to each plot; informants provided us with the fallow age of secondary forests. This classification matched $\geq 75\%$ with the classification of land cover types gathered from the satellite images and the GIS analysis.

2.3. Data analysis

2.3.1. Diversity of agricultural land uses

To quantify the number of agricultural land uses present in the study area, we obtained curves of the cumulative number of agricultural land uses as a function of the cumulative number of interviews for each village and for the three villages as a group. For this, we constructed a matrix with the agricultural land uses as columns and the interviews as rows and cells containing presence (1) absence (0) scores. We then used EstimateS v.8 (Colwell, 2009) to generate the cumulative curves. We assumed that the interviews covered the total of agricultural land uses practiced in the region when the curve reached an asymptote.

Agricultural land-use diversity was calculated using different indices commonly used in the ecological literature (Magurran, 2004): 1) Shannon index [$H' = -\sum p_i \log(p_i)$], which gives more relevance to less frequent elements (i.e. agricultural land uses with low proportions of land cover); 2) Shannon evenness [$E = H'/\log(S)$], which measures the heterogeneity among elements (with S as the number of different agricultural land uses); and 3) inverse Simpson index ($D = 1/\sum p_i^2$), which gives more weight to dominant elements (diversity of the landscape increases as the value of D increases). In all these indices, we considered p_i as the proportion of land covered by each agricultural land use; we calculated p_i for each village and for the three villages as a total. Finally, we computed the Gini index (Gastwirth, 1972) to assess the inequality in the proportion of land covered by the different agricultural land uses. The Gini index varies between zero (highest equality, with all agricultural land uses having the same proportion of landscape area) and 1 (maximal inequality, with only one existing agricultural land use).

2.3.2. Ecological disturbance regimes at the field level

Differences in size and duration of disturbance among agricultural land uses were assessed using one-way ANOVA; data were log-transformed when they did not meet normality according to Shapiro-Wilk tests. Because the values of disturbance severity and EDI are non-normal distributed variables, as they are bounded between 0 and 5 and 0 and 3, respectively, differences were assessed through ANOVA on ranks. In all the analyses, each village was considered as a replicate, and only agricultural land uses with disturbance values in at least two landscapes were included. The differences in size and duration among agricultural land uses were compared by a Fisher *post-hoc* test for pairwise comparisons, while for those of disturbance severity and EDI we used *t*-tests as indicated for bounded variables (Crawley, 1993). The significance level was adjusted to 0.05 for all tests applied. All statistical analyses were performed with the statistical package R version 3.1.0 (R-Core-Team-R, 2015).

2.3.3. Similarity in disturbance regimes among agricultural land uses

To identify agricultural land uses with similar disturbance regimes, we performed a principal component analysis (PCA) with the statistical package CANOCO v. 4.5. For this analysis, we constructed a matrix with the disturbance components (size, duration, and disturbance severity) as columns, the agricultural land uses as rows and the relative value (from 0 to 1) of each disturbance component in the cells. We extracted two principal

components that explained the higher amount of variance and integrated them within a two-dimensional Euclidean graph.

2.3.4. Disturbance regimes and forest regeneration at the landscape level

To quantify disturbance regimes at the landscape level, we calculated an EDI weighted mean (EDI_{wm}) for each landscape and combined them. This index was calculated as $EDI_{wm} = \sum EDI_i \cdot p_i$, where p_i is the proportion of the landscape covered for the land use i , EDI_i is the value of the ecological disturbance index corresponding to the agricultural land use i , the old-growth remnants and the secondary forest patches, and \sum indicates the sum of all the products between EDI_i and p_i . In the index we included old-growth forest remnants and secondary forest patches as two additional agricultural land uses to have an integral assessment of the status conservation of the landscapes. Finally, the EDI_{wm} values obtained for each landscape were scaled to 3, the maximum possible value of EDI, to have a final value between 0 and 1.

To assess the effects of agricultural disturbance regimes on forest regeneration at the landscape level, we used the data gathered from the nine 3×3 km landscapes described above. For each landscape, we calculated the corresponding EDI_{wm} value, and by using only plots covered by secondary forests, we calculated an average value of tree density, basal area, species density, and species diversity per plot. Finally, we regressed the mean values of each of these attributes against EDI_{wm} . Through a multiple linear regression analysis, we assessed whether EDI_{wm} effects on each one of the forest attributes were independent of secondary forest age, considering that structural attributes of second-growth forests increase with fallow age (Norden et al., 2015). Furthermore, landscapes with low EDI_{wm} (i.e. recently opened to agriculture) could have younger secondary forests, and thus lower structural attribute values than landscapes with high EDI_{wm} .

3. Results

3.1. Agricultural land uses' diversity

The cumulative curve of the number of agricultural land uses against the number of interviews reached an asymptote, indicating that our sampling effort was enough to represent the diversity of agricultural land uses in each landscape and in the three landscapes as a whole (Fig. A.1). The old-growth forest remnants covered 33% (691 ha) of the total area of the three studied landscapes, while 17% (356 ha) was covered by secondary forests of different ages (0.5–25 years). Approximately 50% (1031 ha) of the land surface was allocated to 13 different agricultural land uses (Table A.1). Livestock pastures were the most extensive land use in the three landscapes, representing 85% of the total agricultural land (Table A.1).

Diversity of agricultural land uses varied among landscapes. While in Chajul the agricultural land uses showed the highest values of richness, diversity and evenness, those in Playón de la Gloria exhibited the lowest values (Table 2). The Gini index showed that each landscape, and all landscapes as a group, had a high inequality (i.e. Gini values near to one) in the land proportion covered by different land uses. The highest inequality uses were found in Playón de la Gloria, followed by Loma Bonita and Chajul. When we incorporated old-growth forest remnants and secondary forest patches, however, the inequality was reduced a little (Table 2).

3.2. Disturbance regimes produced by agricultural land uses

We found significant differences in field size among land uses ($F_{7,13} = 27.7$, $P \leq 0.001$, Fig. 2a). Livestock pasture had the biggest

Table 2
Diversity of agricultural land uses at three landscapes (villages) and combining them at Marqués de Comillas region, Chiapas, México.

Index	Chajul	Loma Bonita	Playón de la Gloria	All landscapes
Shannon	0.59	0.56	0.48	0.60
Shannon's Evenness	0.62	0.59	0.53	0.54
Simpson	3.21	2.72	2.49	3.18
Gini _a *	0.84	0.88	0.89	0.85
Gini _a **	0.79	0.82	0.84	0.79

*G_a = considering only agricultural land uses in the landscape; ** G_i = including old-growth forest remnants and secondary forest patches.

size with a mean (±SD) of 15.5 ± 2.9 ha, followed by oil palm plantations (8.7 ha, only present in one of the three studied landscapes), and cocoa plantations (3.3 ± 1.7 ha). Other crops did not exceed 2 ha (Fig. 2a, Table 1). Excluding crops of recent (< 2 years) introduction (i.e., oil palm plantations, vegetable crops, and mahogany plantations), agricultural land-use duration was similar (F_{7,13} = 1.3, P ≥ 0.05) among land uses (Fig. 2b) with an average of 15.5 ± 5.3 years. Disturbance severity was higher in

monocultures (i.e., corn, chili and beans) and livestock pastures than in tree plantations (i.e., cocoa, coffee, fruit orchards; F_{7,13} = 6.8, P < 0.01, Fig. 2c). Disturbance inflicted by the chili crop was very severe, mainly because of the high use of agrochemicals, the recurrent use of heavy machinery, the burning events and negligible tree cover (Fig. 2c, Table 1). Disturbance severity in pastures was high because of livestock trampling, recurrent use of fire (to promote grass growth) and frequent use of agrochemicals. Pastures, though, had greater tree cover in the field than monocultures (Fig. 2c, Table 1). Disturbance severity was lower in fruit orchards, cocoa and coffee plantations because fires were rare, the tree cover was high, and the land clearing was carried out only by hand weeding or machete.

The recorded agricultural land uses represented a disturbance gradient, ranging from land uses with high EDI values such as pastures and oil palm crop to those with a small EDI value, corresponding to tree plantations: coffee, cocoa and fruit orchards, as in Fig. 2d and Table S1. EDI also varied widely within the same land-use type depending on management characteristics associated with each field (Table 1); see standard deviation values in Fig. 2.

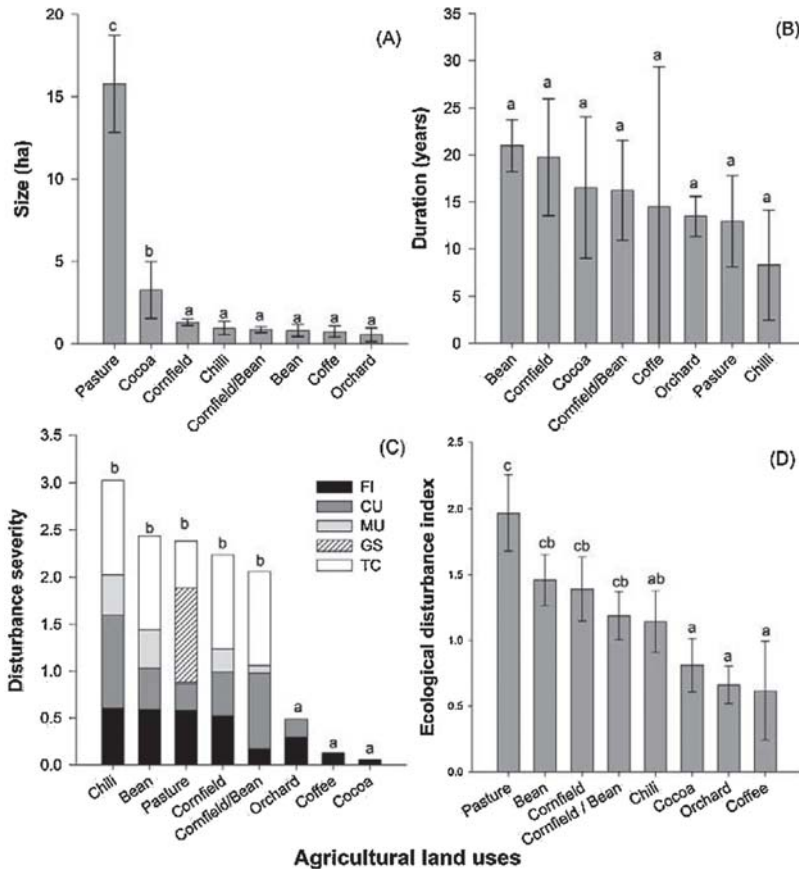


Fig. 2. Ecological disturbance regimes assessed for different agricultural land uses (agricultural land uses) found at the Marqués de Comillas study region, Chiapas. We provide for each agricultural land use the following: (a) field size in hectares, (b) duration under the same land use in years, (c) disturbance severity of land use considering five common management practices and (d) an integrated ecological disturbance index. The bars indicate one standard deviation. Bars not sharing the same letter are significantly different (P < 0.05). Components of disturbance severity: FI = Fire incidence, CU = Chemical use, MU = Machinery use, GI = Grazing intensity, TC = Tree cover in the field. Banana, mahogany, oil palm, rice and vegetable land uses are not included in the figures because of their low representativeness in the studied landscapes (n = 1).

3.3. *Similarity among agricultural land uses in disturbance regimes*

The two main PCA axes explained 89.2% of the total variation among the 156 studied fields. Disturbance severity was highly and positively correlated with axis-1 ($r=0.99$), while size and duration were positively ($r=0.86$) and negatively ($r=-0.52$) correlated, respectively, to axis-2. Based on this analysis, three major groups of agricultural land uses with contrasting disturbance regimes were detected (Fig. 3). Coffee, cocoa, mahogany and fruit orchards formed a distinctive group (hereafter called “agroforestry systems”) characterized by small size, low to intermediate duration, and low disturbance severity. Annual and biannual monocultures (maize, beans, rice, vegetables, and chili), which are practiced either by crop rotation on the same land or by rotation of the same crop in different land portions, formed a second group. This group was characterized by small size, long duration, and medium to high disturbance severity. Finally, livestock pasture and oil palm (*Elaeis guineensis*) plantations constituted a group (hereafter called “extensive farming”) characterized by large size, intermediate to short duration, and high disturbance severity.

3.4. *Disturbance regimes and forest regeneration at the landscape level*

Loma Bonita was the landscape with the higher ecological disturbance index at the landscape level ($EDI_{wm}=0.49$) compared to Playón de la Gloria (0.35) and Chajul (0.33). The three landscapes as a group had an intermediate EDI_{wm} value of 0.38. Chajul represented the landscape with the higher land proportion covered with old-growth and secondary forests (Fig. 4).

Biomass, species richness and species diversity, but not stem density of second-growth forest trees, consistently declined as EDI_{wm} increased across our nine 3×3 km landscapes (Fig. 5). Multiple linear regression analysis showed that these relationships were independent of secondary forest age in the landscapes, since

all structural forest variables’ effect on fallow age was not significant ($P>0.10$).

4. Discussion

4.1. *Diversity of agricultural land uses in modified tropical landscapes*

In several Neotropical regions, HMLs have been subjected to a strong process of forest conversion to agriculture (Geist and Lambin, 2002; FAO, 2009; Gibbs et al., 2010). In Marqués de Comillas, in fewer than 45 years almost 70% of the former old-growth forest has been converted to a wide array of agricultural land uses. We found that such conversion was accompanied by the predominant establishment of extensive cattle pastures, which was the land use with the highest ecological disturbance; in abandoned pastures, we recorded the highest reductions in forest regeneration potential at the field level (Zermeño-Hernández et al., 2015). On a larger spatial scale, second-growth forests exhibited the lowest species diversity and biomass in landscapes predominantly covered by pastures (Fig. 5). Pastures are widespread in the Neotropical HMLs, tending to homogenize the landscape (Lambin et al., 2003; Wassenaar et al., 2007). Therefore, the challenge of meeting the demand for agricultural products while conserving biodiversity (Harvey et al., 2008) in HMLs is particularly difficult to achieve under the actual dominance of extensive farming systems. Consequently, the value of HMLs for biodiversity conservation is increasingly under debate (Estrada and Coates-Estrada, 2002; Harvey et al., 2004; Harvey and González-Villalobos, 2007; Melo et al., 2013). Our results, however, support schemes proposing that more diverse and heterogeneous landscapes, with agricultural land uses retaining abundant tree cover of native species (e.g., agroforestry systems), are favorable for forest regeneration and biodiversity conservation (Moguel and Toledo, 1999; Rice and Greenberg, 2000; Finegan and Nasi, 2004; Harvey et al., 2005).

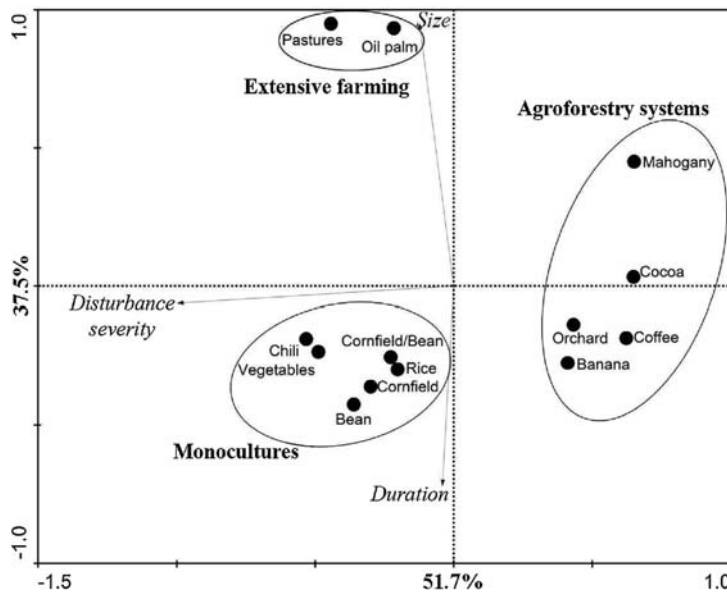


Fig. 3. PCA ordination of agricultural land uses based on components of ecological disturbance regimes in Marqués de Comillas, Chiapas. The values on the axes correspond to the percentage of variance explained by each axis. The length of vectors indicates the percentage of variance explained by each variable, and the arrow direction shows the direction of the relationship (positive or negative) vis-à-vis the axes.

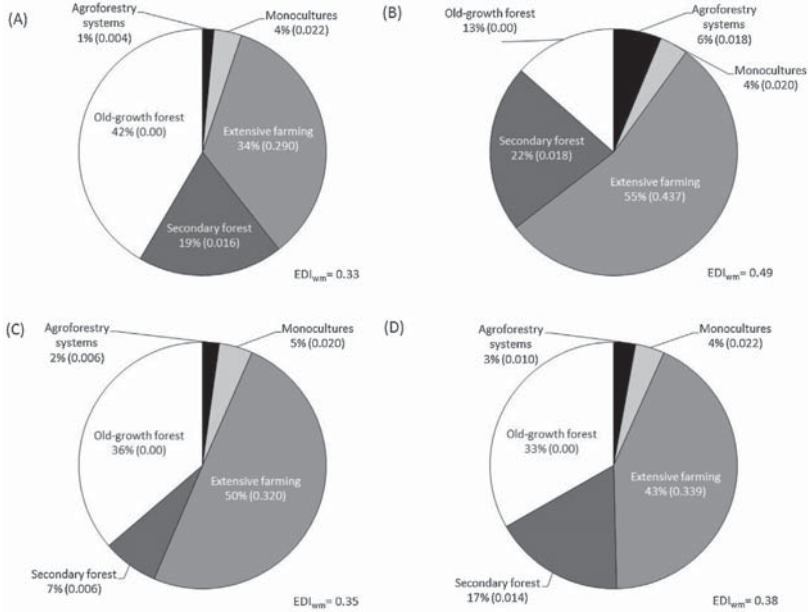


Fig. 4. Composition of land uses in human-modified landscapes (HMLs) in Marqués de Comillas region, southeastern Mexico. The pie graphs denote the percentage of land devoted to three agricultural land-use groups (agroforestry systems, monocultures and extensive farming), secondary patches and old-growth forests in the following HMLs: (A) Chajul, (B) Loma Bonita, (C) Playón de la Gloria landscapes and (D) all landscapes combined. The product of multiplying the EDI value of each agricultural land-use group by the proportion of land covered by that group (p_i) is shown in brackets ($EDI_i \cdot p_i$). At the bottom of each pie graph, the EDI weighted mean (EDI_{wm}), which is the sum of the $EDI_i \cdot p_i$ values in each landscape, is presented.

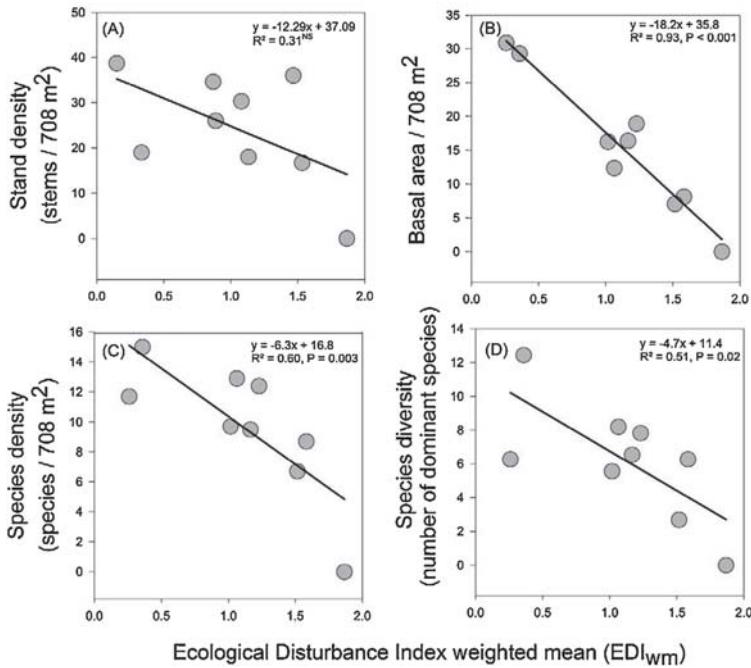


Fig. 5. The change in structural attributes of secondary forests along a gradient of human-modified tropical landscapes differing in ecological disturbance regimes (EDI_{wm}) inflicted by agricultural land uses in Marqués de Comillas, southeastern Mexico. (A) Stem density, (B) basal area, (C) species richness and (D) species diversity (inverse of the Simpson index) of trees (DBH ≥ 10 cm) in nine 3×3 km landscapes; in each panel best adjusted regression models, proportion of explained variation (R^2), and statistical significance are provided.

4.2. Disturbance regimes associated with contrasting agricultural land uses

4.2.1. Agroforestry systems

This group of land uses was characterized by low ecological disturbance regimes (i.e. low EDI values). Generally, agroforestry systems are of traditional production, conserve heterogeneous canopies of native tree species (Perfecto et al., 1996; Benton et al., 2003; Perfecto and Vandermeer, 2008), and are maintained by hand weeding. Agroforestry systems produce shaded environments in the understory, reduce temperature and vapor pressure deficit at the ground level (Perfecto et al., 1996; Klein et al., 2002; Harvey et al., 2005; Zermeño-Hernández et al., 2015), and enable high levels of organic matter, nutrient content and diversity of soil organisms (Kennedy and Smith, 1995; Lupwayi et al., 1998; Kladivko, 2001; Jansa et al., 2002; Zermeño-Hernández et al., 2015). In addition, often these systems are located near forest patches with a high diversity of trees species functioning as seed sources (Zermeño-Hernández et al., 2015). All these properties favor the maintenance of abundant and diverse banks of regenerative propagules, including dormant seeds, recently dispersed seeds, seedlings, and resprouts of forest tree species (Estrada et al., 1993, 1994; Estrada et al., 1997; Kennard et al., 2002; Benton et al., 2003), which promote a rapid forest regeneration after agriculture abandonment. In Marqués de Comillas, Zermeño-Hernández et al. (2015) documented that tree density and species diversity of regenerating forests increased more rapidly in recently abandoned agroforestry fields than in cornfields and pastures. In line with this, in Costa Rica, biomass and species diversity of secondary forests of 25–30 years grown in abandoned coffee plantations were similar to those of old-growth forest, even when these plantations had been used for decades (Pascarella et al., 2000).

4.2.2. Monoculture systems

This group included agricultural land uses with intermediate levels of ecological disturbance. The relatively high EDI values for monocultures were mostly because of high disturbance severity. Agrochemicals and machinery used in monocultures negatively affect the structure of vegetation (Andreasen et al., 1996), as well as the diversity of vertebrates (Relyea, 2005) and invertebrates (Haughton et al., 1999; Wardle et al., 1999; Klein et al., 2002). Although the small size (<2 ha) of monocultures and their closeness to riparian vegetation may favor the arrival of seeds dispersed by animals into the fields (Saunders and de Rebeira, 1991; Quintana-Ascencio et al., 1996; Thomlinson et al., 1996), the application of agrochemicals and fire may limit the migration of many animals (including seed dispersers) to monocultures (Perfecto and Vandermeer, 2008). Frequent burning produces soil acidity, the loss of carbon and nitrogen from the soil (Celedón-Muñiz, 2006; Zermeño-Hernández et al., 2015), and the depletion of propagules of native forest species (Kennard et al., 2002). Such detrimental effects are exacerbated by the typical long duration of monocultures (Ewel, 1980; Allen, 1985; Eden et al., 1991; Martins et al., 1991), as was the case in our study region. Using EDI and an experimental system, Zermeño-Hernández et al. (2015) proved that forest regeneration potential in abandoned monocultures is lower than in abandoned agroforestry fields.

4.2.3. Extensive farming

This group included land uses with harsher ecological disturbance regimes. The high EDI values for pastures and oil palm plantations were mostly caused by their large size and high disturbance severity. In extensive pastures, seed dispersal of native tree species, especially of large-seeded ones, is confined to areas close to remnant forest vegetation (Holl, 1999; Cubiña and Aide,

2001). As a result, seed rain in pastures is often low in abundance and diversity (Holl and Lulow, 1997; Holl, 1999; Martínez-Garza and González-Montagut, 1999; Cubiña and Aide, 2001), which is a major barrier for forest regeneration (Holl, 2007). Although isolated trees in pastures may act as attractors of animals that disperse seeds (Guevara et al., 2004; Murray et al., 2008), playing the role of potential regeneration nuclei (Zahawi and Augspurger, 1999; Guevara et al., 2004; Murray et al., 2008; García-Orth and Martínez-Ramos, 2011), several factors can limit this function. For example, seed predation by insects and vertebrates is intense in pastures (Corzo Domínguez, 2007; García-Orth and Martínez-Ramos, 2008), frequent fires eliminate soil seeds (López-Toledo and Martínez-Ramos, 2011), and cattle grazing and trampling eliminate emerging seedlings and young trees. Furthermore, cattle affect soil structure and quality (Buschbacher et al., 1988; Holl, 1999; Martínez and Zinck, 2004), limiting germination or establishment of rain forest plants (Trouse and Humbert, 1961; Sun and Dickson, 1996). After abandonment, regenerating plants are exposed to water and heat stress, which affect their growth and survival (García-Orth and Martínez-Ramos, 2008). All these conditions result in very low regeneration rates in abandoned pastures (Zermeño-Hernández et al., 2015). In Marqués de Comillas, six years after abandonment, abundance, biomass and species richness of tree communities were two to nine times lower in pastures than in cornfields (Martínez-Ramos et al., 2016, in press). In Brazil, secondary forests in abandoned pastures were monopolized by *Vismia* species, and after 25 years species diversity and biomass were much lower than in abandoned clear-cut stands (Mesquita et al., 2015). Furthermore, in acidic and low fertility soils, cattle pastures subjected to recurrent fires are infested by weed species which propagate profusely, which arrests forest regeneration (see also Robiglio and Sinclair, 2011; Suazo-Ortuño et al., 2015).

Disturbance caused by extensive oil palm plantations (frequent use of fire, high amounts of fertilizers and pesticides, and lack of tree cover) are expected to cause similar negative effects on forest regeneration than disturbance caused by pastures. For example, in Costa Rica, secondary forests grown on abandoned palm plantations (*Bactris gasipaes*) had lower abundance and biomass of rain forest trees than secondary forests of the same age regenerating in abandoned cocoa plantations (Fernandes and Sanford, 1995). Therefore, overall, we conclude that extensive farming may impose the strongest barriers to natural forest regeneration after agriculture abandonment (Fernandes and Sanford, 1995; Fujisaka et al., 1998; Zermeño-Hernández et al., 2015).

4.3. Disturbance regimes and forest regeneration at the landscape level

According to our ecological disturbance weighted mean index (EDI_{wm}), the three studied landscapes differed importantly in their agricultural land-use diversity and, hence, in the potential to affect forest regeneration. The prediction that landscapes with higher EDI_{wm} have lower forest regeneration potential was supported by our results when applied to our nine 3×3 km landscapes. The observed reduction in biomass and species diversity of secondary forests as EDI_{wm} increased (Fig. 5) may be caused by changes in the magnitude of two major determinants of forest regeneration: propagule availability (seed sources present in old-growth forest remnants) and the harshness of the environmental conditions at the time of field abandonment. As old-growth forests are reduced in the landscape, fewer species are available for regeneration, which may reduce the effective number of species colonizing second-growth forests (Dalle and de Blois, 2006). Similarly, Zermeño-Hernández et al. (2015) showed that forest regeneration potential was low in abandoned fields where land use inflicted extensive and severe disturbances, such as cattle pastures which

had the highest EDI values among the land uses we assessed in Marqués de Comillas (Fig. 2d); the harsh environmental conditions prevailing in abandoned pastures limits the establishment and growth of several native rain forest species (Martínez-Ramos et al., in press). The EDI_{wm} values were largely determined by the percentage of land covered by pastures since this land use encompassed between 7 and 93% of the area of studied landscapes. Considering these facts, it is possible that the secondary forests of low diversity and biomass we found in the landscapes with high EDI_{wm} were developed in abandoned pastures with a scarce forest matrix. Further studies, however, are needed to test this idea.

EDI_{wm} is an attempt to assess in an integrative way the impact of the diversity of agricultural land uses on forest regeneration at the landscape scale, but there are caveats that need to be addressed. First, EDI is based on information provided by land-owners and farmers; a double-checking procedure would be necessary to calibrate such information. For example, field size can be corroborated with ground-based measurements and land-use duration with historical aerial photographs or remote sensing techniques (comparing a temporal series of satellite images), where available. Second, because EDI was constructed considering only the last agricultural land use, this index omits other uses endured by the field during its agricultural history, which could contribute to shaping the agricultural legacies on forest regeneration. For example, differences in the temporal sequence of different agricultural land uses can result in different regenerative pathways (Suazo-Ortuño et al., 2015). Another issue for future work is the assignment of EDI_{wm} values to secondary forests, which in this study were assumed to be constant. It is known, however, that species diversity of plants (Chazdon et al., 2007) and animals (de la Pena-Cuéllar et al., 2012; Hernández-Ordóñez et al., 2015), as well as the supply of ecosystem services (such as carbon gain and storage) of secondary forests, increases with fallow age (Poorter et al., 2016). Therefore, the EDI value of secondary forests could decrease with fallow age from a starting value, defined by the land-use history before field abandonment (Mesquita et al., 2015; Zermeño-Hernández et al., 2015), to 0 when secondary forests reach similar ecological attributes of the old-growth forest. Nevertheless, these caveats, Zermeño-Hernández et al. (2015) have shown that this simple, accessible, and inexpensive EDI index predicted forest regeneration potential as well as precise measurements of microclimate and soil conditions taken at the time of field abandonment, which are costly (e.g., equipment requirement) and time-consuming. EDI is especially useful when rapid assessment of ecological disturbance regimes, found in many agricultural fields in HMLs, is required.

5. Concluding remarks

In the hope of finding tropical HMLs where conserving biodiversity and agricultural production coincide, our results highlight the importance of identifying groups of agricultural land uses and landscape composition (proportions of land covered by agricultural land uses, secondary forest and old-growth forest) that may contribute to this goal. Our EDI and ED_{wm} are helpful in this regard. We found that agricultural land uses with low EDI values allow the best forest regeneration. Traditional agroforestry systems are as promissory as those agricultural land-uses favoring forest regeneration. The positive relationship between species diversity and biomass of second-growth forest with the proportion of old-growth forest remaining in the landscape suggests that the maintenance of old-growth forest remnants in the landscape is important for regeneration potential and ecological quality of secondary forests, although more studies are needed to support this idea. Thus, a promising conformation of HMLs would be a mosaic of agricultural land uses with low EDI embedded in a

matrix of old-growth and second-growth forests. It is an extraordinary challenge, however, to change the present pathway of the increasing dominance of extensive farming into such a mosaic. This change will depend on solving a complex and conflicting set of societal, economic and ecological factors (Castillo and Toledo, 2000; Perfecto and Vandermeer, 2008). EDI_{wm} can be useful as a tool to identify landscape conformations and land management strategies (e.g. land sharing vs. land sparing; Phalan et al., 2011) which favor biodiversity conservation. Including societal and economical dimensions, though, is required for finding positive balances between agricultural production and biodiversity conservation. In this context, farmers, policy makers and landscape managers should focus not only on promoting agricultural land uses with low EDI, but also in restoring degraded lands and promoting the sustainable use of the goods and services provided by second-growth forests (Schroth and Harvey, 2007; Chazdon, 2014).

Acknowledgments

This research was part of the doctoral research of IZH. The Graduate Program in Biological Science of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and CONACYT are greatly acknowledged for providing a doctorate scholarship to IZH, as well as Ecosystems and Sustainability Research Institute for its logistic support. This research was part of the MABOTRO and RESERBOS projects supported by grants SEP-CONACYT 2005-C01-51043 and 2015-255544, by grants IN227210 and IN213714 from the PAPIIT program of DGAPA, UNAM, and of the FOREFRONT program supported by INREF (Wageningen University). We thank the landowners of Chajul, Loma Bonita and Playón de la Gloria who allowed us to work on their properties and provided us information about agricultural practices. M.C. J. Rodríguez and G. Jamangapé assisted with fieldwork. We are grateful for computing technical support provided by H. Ferreira.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.007>.

References

- Aide, T.M., Clark, M.L., Grau, H.R., López-Carr, D., Levy, M.A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M.J., Muñiz, M., 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45, 262–271.
- Allen, J., 1985. Soil response to forest clearing in the United States and the tropics: geological and biological factors. *Biotropica* 17, 15–27.
- Andreasen, C., Stryhn, H., Streibig, J.C., 1996. Decline of the flora in Danish arable fields. *J. Appl. Ecol.* 33, 619–626.
- Barbier, E.B., Burgess, J.C., 1996. Economic analysis of deforestation in Mexico. *Environment and Development Economics* 1, 203–239.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18, 182–188.
- Buschbacher, R., Uhl, C., Serrao, E.A.S., 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia: II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. *J. Ecol.* 76, 682–699.
- Castillo, A., Toledo, V.M., 2000. Applying ecology in the third world: the case of Mexico. *Bioscience* 50, 66–76.
- Castillo-Santiago, M.A., Ricker, M., de Jong, B.H., 2010. Estimation of tropical forest structure from SPOT-5 satellite images. *Int. J. Remote Sens.* 31, 2767–2782.
- Celedón-Muñiz, H., 2006. Impacto del sistema agrícola de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la Selva Lacandona de Chiapas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 122.
- Challenger, A., Soberón, J., 2008. Los ecosistemas terrestres. *Capital natural de México* 1, 87–108.
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Finegan, B., 2007. Rates of changes in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362, 273–289.
- Chazdon, R.L., 2014. *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. University of Chicago Press.

- Colwell, R.K., 2009. EstimateS v. 8.2.0: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's Guide and Application, . <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Corzo Domínguez, A., 2007. Papel de la depredación de semillas en el establecimiento de plántulas en bosques secundarios tropicales. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Cramer, V.A., Hobbs, R.J., Standish, R.J., 2008. What's new about old fields?: Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 104–112.
- Crawley, M.J., 1993. *GLIM for Ecologists Methods in Ecology*. Blackwell Scientific Publications.
- Cubiña, A., Aide, T.M., 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33, 260–267.
- Dalle, S.P., de Blois, S., 2006. Shorter fallow cycles affect the availability of noncrop plant resources in a shifting cultivation system. *Ecol. Soc.* 11, 2.
- De Jong, B.H., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M.A., Ramírez-Marcial, N., Cairns, M.A., 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona: Mexico. *AMBIO* 29, 504–511.
- De Vos, J., 1980. La paz de Dios y del rey: la conquista de la selva lacandona, 1525–1821. Gobierno del estado de Chiapas .
- DeFries, R., Hansen, A., Turner, B., Reid, R., Liu, J., 2007. Land use change around protected areas: management to balance human needs and ecological function. *Ecol. Appl.* 17, 1031–1038.
- Eden, M., Furlay, P., McGregor, D., Milliken, W., Ratter, J., 1991. Effect of forest clearance and burning on soil properties in northern Roraima, Brazil. *Forest Ecology and Management* .
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biol. Conserv.* 103, 237–245.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., Meritt, D., 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16, 309–318.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., Meritt, D., 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 17, 229–241.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., Meritt, D.A., 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 6, 19–43.
- Ewel, J., 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica* 12, 2–7.
- FAO, 2009. *Situación De Los Bosques Del Mundo, 2009*. Food & Agriculture Org., Roma, Italia.
- Fernandes, D.N., Sanford, R.L., 1995. Effects of recent land-use practices on soil nutrients and succession under tropical wet forest in Costa Rica. *Conserv. Biol.* 9, 915–922.
- Finegan, B., Nasi, R., 2004. The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. In: Schroth, G., da Fonseca, G.A.B., Harvey, C., Gascon, C., Vasconcelos, H.L., Izac, M.-A.N. (Eds.), *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press, pp. 153–197.
- Fujisaka, S.A.M., Escobar, G., Veneklaas, E., 1998. Plant community diversity relative to human land uses in an Amazon forest colony. *Biodiversity and Conservation* 7, 41–57.
- García-Orth, X., Martínez-Ramos, M., 2011. Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) saplings in tropical pastures. *Restor. Ecol.* 19, 24–34.
- García-Orth, X., Martínez-Ramos, M., 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restor. Ecol.* 16, 435–443.
- Gastwirth, J.L., 1972. The estimation of the Lorenz curve and Gini index. *Rev. Econ. Stat.* 306–316.
- Geist, H.J., Lambin, E.F., 2002. Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation Tropical forests are disappearing as the result of many pressures, both local and regional, acting in various combinations in different geographical locations. *Bioscience* 52, 143–150.
- Gibbs, H.K., Ruesch, A., Achard, F., Clayton, M., Holmgren, P., Ramankutty, N., Foley, J., 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980 and 1990. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 16732–16737.
- Gibson, L., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A., Bradshaw, C.J., Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478, 378–381.
- Guevara, S., Laborde, J., Sánchez-Rios, G., 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36, 99–108.
- Harvey, C.A., González-Villalobos, J.A., 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation* 16, 2257–2292.
- Harvey, C.A., Tucker, N.I.J., Estrada, A., 2004. Live Fences, Isolated Trees, and Windbreaks: Tools for Conserving Biodiversity in Fragmented Tropical Landscapes. Island Press, Washington, DC.
- Harvey, C.A., Villanueva, C., Villacís, J., Chacón, M., Muñoz, D., López, M., Ibrahim, M., Gómez, R., Taylor, R., Martínez, J., 2005. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems Environment* 111, 200–230.
- Harvey, C., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B., Finegan, B., Griffith, D., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conserv. Biol.* 22, 8–15.
- Haughton, A.J., Bell, J.R., Boatman, N.D., Wilcox, A., 1999. The effects of different rates of the herbicide glyphosate on spiders in arable field margins. *The Journal of Arachnology* 27, 249–254.
- Hernández-Ordóñez, O., Urbina-Cardona, N., Martínez-Ramos, M., 2015. Recovery of amphibian and reptile assemblages during OldField succession of tropical rain forests. *Biotropica* 47, 377–388.
- Holl, K., Lulow, M., 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29, 459–468.
- Holl, K.D., 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31, 229–242.
- Holl, K.D., 2007. Old field vegetation succession in the neotropics. In: Cramer, V., Hobbs, R. (Eds.), *Old Fields, Dynamics and Restoration of Abandoned Farmland*. Island Press, Washington, D.C., USA, pp. 93–118.
- Houghton, R.A., 1994. The worldwide extent of land-use change. *Bioscience* 44, 305–313.
- Jansa, J., Mozafar, A., Anken, T., Ruh, R., Sanders, I., Frossard, E., 2002. Diversity and structure of AMF communities as affected by tillage in a temperate soil. *Mycorrhiza* 12, 225–234.
- Kennard, D.K., Gould, K., Putz, F.E., Fredericksen, T.S., Morales, F., 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *For. Ecol. Manage.* 162, 197–208.
- Kennedy, A.C., Smith, K.L., 1995. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. *Plant and Soil* 170, 75–86.
- Kladičko, E.J., 2001. Tillage systems and soil ecology. *Soil & Tillage Research* 61, 61–76.
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D., Tschardt, T., 2002. Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trapping bees and wasps. *Conserv. Biol.* 16, 1003–1014.
- López-Toledo, L., Martínez-Ramos, M., 2011. The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion? *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82, 663–678.
- Lambin, E.F., Geist, H.J., Lepers, E., 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28, 205–241.
- Lepers, E., Lambin, E.F., Janetos, A.C., DeFries, R., Achard, F., Ramankutty, N., Scholes, R.J., 2005. A synthesis of information on rapid land-cover change for the period 1981–2000. *Bioscience* 55, 115–124.
- Lupwayi, N.Z., Rice, W.A., Clayton, G.W., 1998. Soil microbial diversity and community structure under wheat as influenced by tillage and crop rotation. *Soil Biol. Biochem.* 30, 1733–1741.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Wiley-Blackwell.
- Martínez, L.J., Zinck, J.A., 2004. Temporal variation of soil compaction and deterioration of soil quality in pasture areas of Colombian Amazonia. *Soil & Tillage Research* 75, 3–18.
- Martínez-Garza, C., González-Montagut, R., 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145, 255–265.
- Martínez-Ramos, M., Anten, N.P., Ackerly, D.D., 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understory tropical rain forest palm. *J. Ecol.* 97, 1050–1061.
- Martínez-Ramos, M., Pingarrón, A., Rodríguez-Velázquez, J., Toledo-Chelala, L., Zermeño-Hernández, I., Bongers, F. Natural forest regeneration and ecological restoration in human modified tropical landscapes. *Biotropica* (in press).
- Martins, P., Cerri, C., Volkoff, B., Andreux, F., Chauvel, A., 1991. Consequences of clearing and tillage on the soil of a natural Amazonian ecosystem. *For. Ecol. Manage.* 38, 202–273.
- Melo, F.P., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 462–468.
- Mendoza, E., Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity & Conservation* 8, 1621–1641.
- Mesquita, R.d.C.G., dos Santos Massoca, P.E., Jakovac, C.C., Bentos, T.V., Williamson, G.B., 2015. Amazon rain forest succession: stochasticity or land-Use legacy? *Bioscience* 65, 849–861.
- Moguel, P., Toledo, V.M., 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conserv. Biol.* 13, 11–21.
- Murray, K., Winnett-Murray, K., Roberts, J., Horjus, K., Haber, W., Zuchowski, W., Kuhlmann, M., Long-Robinson, T., 2008. The roles of disperser behavior and physical habitat structure in regeneration of post-Agricultural fields. In: *Myster, R.W. (Ed.), Post-agricultural Succession in the Neotropics*. Springer, Puerto Rico, pp. 192–215.
- Norden, N., Angarita, H.A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., van Breugel, M., Lebríja-Trejos, E., Meave, J.A., Vandermeer, J., Williamson, G.B., 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112.
- Pascarella, J.B., Aide, T.M., Serrano, M.I., Zimmerman, J.K., 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3, 217–228.
- Perfecto, I., Vandermeer, J., 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: a new conservation paradigm. *Annual New York Academy Science* 1134, 173–200.
- Perfecto, I., Rice, R.A., Greenberg, R., Van der Voort, M.E., 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience* 46, 598–599.
- Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science* 333, 1289–1291.

- Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Zambrano, A.M.A., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530, 211–214.
- Quezada, M.L., Arroyo-Rodríguez, V., Pérez-Silva, E., Aide, T.M., 2014. Land cover changes in the Lachuá region, Guatemala: patterns, proximate causes, and underlying driving forces over the last 50 years. *Reg. Environ. Change* 1–11.
- Quintana-Ascencio, P.F., Gonzalez-Espinosa, M., Ramirez-Marcial, N., Dominguez-Vazquez, G., Martínez-Ico, M., 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28, 192–209.
- R-Core-Team-R, 2015. In: *Computing, Computing, R.F.F.S. (Eds.), R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Relyea, R.A., 2005. The impact of insecticides and herbicides on the biodiversity and productivity of aquatic communities. *Ecol. Appl.* 15, 618–627.
- Rice, R.A., Greenberg, R., 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *AMBIO* 29, 167–173.
- Robiglio, V., Sinclair, F., 2011. Maintaining the conservation value of shifting cultivation landscapes requires spatially explicit interventions. *Environ. Manage.* 48, 289–306.
- Saunders, D.A., de Rebeira, C.P., 1991. Values of corridors to avian populations in a fragmented landscape. *Nature Conservation* 2, 221–240.
- Schroth, G., Harvey, C.A., 2007. Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: an overview. *Biodiversity and Conservation* 16, 2237–2244.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J., Sánchez-Beltrán, S., 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico. *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG)*, Mulawarman University Press, Indonesia, pp. 40–58.
- Suazo-Ortuño, I., Lopez-Toledo, L., Alvarado-Díaz, J., Martínez-Ramos, M., 2015. Land-use change dynamics, soil type and species forming monodominant patches: the case of *pteridium aquilinum* in a neotropical rain forest region. *Biotropica* 47, 18–26.
- Sun, D., Dickson, G.R., 1996. The competition effect of *Brachiaria decumbens* on the early growth of direct-seeded trees of *Alphitonia petriei* in tropical North Australia. *Biotropica* 28, 272–276.
- Thomlinson, J.R., Serrano, M.I., Lopez, T.M., Aide, T.M., Zimmerman, J.K., 1996. Land-use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape (1936–1988). *Biotropica* 28, 525–536.
- Trouse, A.C., Humbert, R.P., 1961. Some effects of soil compaction on the development of sugar cane roots. *Soil Sci.* 91, 208–217.
- Walker, R., Moran, E., Anselin, L., 2000. Deforestation and cattle ranching in the Brazilian Amazon: external capital and household processes. *World Development* 28, 683–699.
- Wardle, D.A., Nicholson, K.S., Bonner, K.I., Yeates, G.W., 1999. Effects of agricultural intensification on soil-associated arthropod population dynamics, community structure, diversity and temporal variability over a seven-year period. *Soil Biol. Biochem.* 31, 1691–1706.
- Wassenaar, T., Gerber, P., Verburg, P., Rosales, M., Ibrahim, M., Steinfeld, H., 2007. Projecting land use changes in the Neotropics: the geography of pasture expansion into forest. *Global Environ. Change* 17, 86–104.
- Willhauck, G., Schneider, T., De Kok, R., Ammer, U., 2000. Comparison of object oriented classification techniques and standard image analysis for the use of change detection between SPOT multispectral satellite images and aerial photos. *Proceedings of XIX ISPRS Congress*, Citeseer, pp. 35–42.
- Zahawi, R.A., Augspurger, C.K., 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31, 540–552.
- de la Pena-Cuéllar, E., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L.D., Martínez-Ramos, M., Estrada, A., 2012. Phyllostomid bat assemblages in different successional stages of tropical rain forest in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 21, 1381–1397.
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forest. *J. Trop. Ecol.* 22, 663–674.
- Zermeño-Hernández, I., Méndez-Toribio, M., Siebe, C., Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M., 2015. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Appl. Veg. Sci.* 18, 443–455.

Capítulo III

Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration

Isela Zermeño-Hernández, Moisés Méndez-Toribio, Christina Siebe, Julieta Benítez-Malvido, y Miguel Martínez-Ramos. 2015. *Applied Vegetation Science* 18:443-445.





Applied Vegetation Science 18 (2015) 443–455

Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration

Isela Zermeño-Hernández, Moisés Méndez-Toribio, Christina Siebe, Julieta Benítez-Malvido & Miguel Martínez-Ramos

Keywords

Forest recovery; Mexico; Old-fields; Selva Lacandona; Succession; Tropical rain forest

Nomenclature

Tropicos.org, Missouri Botanical Garden, 26 Jan 2015 (<http://www.tropicos.org>)

Received 16 June 2014

Accepted 16 December 2014

Co-ordinating Editor: Norbert Hölzel

Zermeño-Hernández, I. (corresponding author, izermeno@cieco.unam.mx)¹,

Méndez-Toribio, M. (mendeztm@comunidad.unam.mx)¹,

Siebe, C. (siebe@unam.mx)²,

Benítez-Malvido, J. (jbenitez@cieco.unam.mx)¹,

Martínez-Ramos, M. (mmartinez@cieco.unam.mx)¹

¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex-Hacienda de San José de la Huerta, C.P. 58190 Morelia, Michoacán, Mexico;

²Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, C.P. 04510 Ciudad de México, DF, México

Abstract

Aims: Across tropical regions, large forest areas have been converted to different agricultural land uses. These uses impose ecological disturbances affecting forest regeneration potential after field abandonment. Finding ways to identify those agricultural land uses limiting forest regeneration is a critical issue for conserving biodiversity in human-modified landscapes. Here, we developed a fast and inexpensive index, useful for quantifying ecological disturbance regimes associated with agricultural land uses, and tested its power to predict forest regeneration potential.

Location: Municipality of Marqués de Comillas, southeast Mexico.

Methods: Interviews were conducted with local farmers to quantify disturbance components (size, duration and severity) associated with agricultural land uses. The scaled values of these disturbance components were added in a simple ecological disturbance index (EDI). In each one of nine recently abandoned fields representing a wide range of EDI values, two 10-m² plots, one close to and one far from nearby forest remnants, were established. On each plot, all woody plants of 10–100 m in height were counted, identified and measured in four 1-m² subplots, at the time of field abandonment and 2 yr later. In addition, at each plot, 18 site condition (microclimate and soil) attributes were quantified at the time of abandonment. Plant density, biomass, species richness and species diversity were used as regeneration variables, and EDI and site condition attributes as independent ones.

Results: Two years after abandonment, most regeneration variables declined exponentially with EDI. Biomass was not explained by EDI but changed positively with light availability. EDI was strongly correlated to vapour pressure deficit, which also predicted regeneration potential (except biomass).

Conclusions: EDI is a cheap and easy tool for quantifying the ecological disturbance produced by a wide range of agricultural land uses. The index predicted several regeneration variables as well as or better than direct measurements of the site condition at the time of abandonment. EDI can be used to identify biodiversity-friendly agricultural land uses in human-modified landscapes.

Introduction

Over past decades tropical forests have suffered extensive and rapid deforestation because of their conversion to agricultural systems (FAO 2009). A variety of agricultural land uses are practised in the tropics, ranging from traditional small-scale shifting cultivation to large-scale conventional

agriculture, such as sugar cane and eucalypt plantations, cattle pastures and soybean fields. Agricultural land uses can be considered ecological disturbance regimes (*sensu* Pickett & White 1985) with the potential to affect the speed and extent of forest regeneration in abandoned fields (Guariguata & Ostertag 2001; Myster 2004; Chazdon et al. 2009). Hence, the biodiversity conservation in

human-modified landscapes will critically depend on the forest's potential to recover from different agricultural land uses, and on our ability to identify biodiversity-friendly agricultural practices (Wright et al. 2003; Harvey & González-Villalobos 2007; Melo et al. 2013).

In abandoned fields, the abundance and diversity of forest regenerative propagules (i.e. seed bank, seed rain, seedling bank and sprouts), as well as the survival, growth and reproduction of regenerating plants, are affected by the harshness of agricultural activities applied previously to field abandonment (Benítez-Malvido 2006; Holl 2007; Martínez-Ramos & García-Orth 2007). Three main characteristics of agricultural land use can determine such harshness: field size, duration (i.e. years of agricultural use) and land-use severity (including frequency of machinery use, extent of tree cover removal and frequency of fire and agrochemical use, among other factors). As has been documented, large farming areas lacking tree cover may limit the arrival of seeds, especially of large-seeded old-growth forest species dispersed by animals (Aide & Cavelier 1994; Holl 1999; Cubiña & Aide 2001; Hooper et al. 2005; Martínez-Garza et al. 2005). Furthermore, long-lasting agriculture may reduce soil fertility and the availability of soil seeds (López-Toledo & Martínez-Ramos 2011). Also, high levels of severity may reduce the abundance of regenerative propagules (Aide et al. 1996; Wijdeven & Kuzee 2000; Guariguata & Ostertag 2001) and impose harsh site conditions such as degraded soil, high sun radiation and temperature (Uhl et al. 1988; Nepstad et al. 1990; Holl 1999). Therefore, forest regeneration potential is expected to be reduced as size, duration and severity of the agricultural land use increase, enhancing the probability of deflected or arrested succession (Holl 2007).

Overall, small-scale selective logging and plantations of native tree species are land uses causing low disturbance regimes. In these cases, fast forest regeneration is expected after abandonment (Hartshorn 1989). In contrast, extensive and long-lasting cattle pastures, as well as conventional plantations of annual (e.g. chili, corn, bean, soy) and perennial (e.g. oil palm, eucalypt, rubber trees) crops, are in the extreme of land uses causing large disturbance regimes. After abandonment, slow forest regeneration is expected to occur in fields enduring such regimes (Ferguson et al. 2003; Fitzherbert et al. 2008). There is, however, a variety of agricultural land uses producing a wide disturbance gradient between these two extremes, where the consequences for forest regeneration are more difficult to characterize and assess (Slocum 2001; Schroth & Harvey 2007).

Some qualitative approaches have been used to assess the ecological disturbance caused by agricultural land uses and their effects on forest regeneration (Holl 2007). There is a need for more quantitative methods. Quantification of

abiotic and biotic conditions by taking measurements of physico-chemical soil properties, microclimate regimes and biotic factors (e.g. abundance and diversity of regenerative propagules) can be costly and time-consuming if applied to large sets of agricultural fields. Therefore, developing analytical tools that efficiently and inexpensively evaluate disturbance caused by agricultural land uses is an urgent and important task. Such tools can be useful to rapidly identify contrasting disturbance regimes and those land uses that may prevent the loss of productivity while maintaining the potential for forest regeneration. The latter would be beneficial for land managers and policy-makers.

Studies assessing the effects of agricultural land uses on forest regeneration usually adopt a typological approach, assuming that fields subject to the same land-use type (e.g. cornfield or pasture) are homogeneous in their disturbance regime. The variability of disturbance regimes within the same type, however, may be as large as among types, and exploring whether a gradient approach could work better than a typological one needs to be assessed. Presently, the analysis of disturbance gradients is limited by the scarcity of studies comparing more than two agricultural land-use types within the same locality (Fernandes & Sanford 1995; Fujisaka et al. 1998; Pascarella et al. 2000). Furthermore, whether the effects on regeneration of different components of disturbance regimes associated with agricultural land uses are complementary (additive) or synergic (multiplicative) is unknown (see Martorell & Peters 2005). For example, studies are needed to assess to what extent the effects of increasing field size are exacerbated by the increasing severity of agricultural practices.

In this paper, we developed a fast and inexpensive way to quantify ecological disturbance regimes imposed by agricultural land uses. Based on information provided by local farmers, we constructed three different ecological disturbance indices (EDI) and tested their value in predicting tropical rain forest regeneration potential across a set of abandoned agricultural fields, which represented the gradient of disturbance regimes in southeast Mexico. Specifically, we aimed to perform the following: (1) to develop a simple and inexpensive index useful for quantifying ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses, integrating size, duration and severity components of disturbance; (2) to apply EDI to characterize disturbance regimes produced by major agricultural land-use types; (3) to test the usefulness of EDI in predicting different forest regeneration attributes (plant density, species richness, species diversity and biomass) of woody vegetation (trees, shrubs and lianas); (4) to explore whether disturbance components affect regeneration potential in a complementary or synergistic way; and (5) to evaluate the predictive

power of EDI relative to that of site condition variables (i.e. microclimate and soil physico-chemical properties) measured at the time of field abandonment. We hypothesized that forest regeneration potential would decrease with increasing levels of disturbance (i.e. as EDI values increase).

Methods

Study area

The study was conducted at the townships of Chajul and Loma Bonita, located within the region known as Marqués de Comillas in southeast Mexico (Fig. 1). The climate is warm and humid, with a mean annual rainfall of about 3,000 mm and a mean annual temperature of 24 °C (Martínez-Ramos et al. 2009). The dominant soil type in the study area is classified as Luvisol at a scale of 1:200 000 (INEGI 1993). The primary vegetation is tropical rain forest (Holdridge 1967) that varies in structure and composition with soil and topography (Siebe et al. 1996).

The forest has suffered a strong conversion to agriculture beginning four decades ago (De Jong et al. 2000). Currently, in Marqués de Comillas old-growth forest fragments cover about 34% of the landscape, secondary forest patches 16%, and the rest is cattle pastures (43%), crops (corn, beans, chilli peppers, rice), plantations of rubber trees (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg., cocoa (*Theobroma cacao* L.), coffee (*Coffea Arabica* L.) and fruit trees (Zermeño 2008). The relatively recent land-use history provides us with the opportunity to compile agricultural land-use information directly from farmers and landowners.

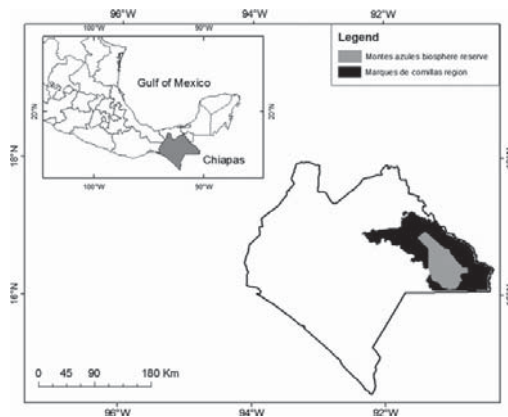


Fig. 1. Geographic location of the study area. Chajul and Loma Bonita ejidos are adjacent to Montes Azules Biosphere Reserve in the Marqués de Comillas region, Mexico.

Ecological disturbance index (EDI)

In a previous work (Zermeño 2008), an ecological disturbance index (EDI) was constructed, which basically included three metrics of the agricultural fields: size (SZ), duration (D) and severity (SV). These metrics were quantified through semi-structured interviews with farmers and landowners, as described in the supplementary material. SZ is defined as the field surface in hectares under a specific agriculture land use. D is defined as the number of years the field was under agriculture. SV is defined as the magnitude of environmental and propagule availability changes produced by agriculture. To quantify SV, five sub-indices (or elements SV_i) were used as follows:

1 *Fire incidence (FI)*: $FI = FF/Y$, where FF refers to the number of burning events in the history of field usage, and Y is the years of land use; therefore, FI refers to the frequency of fire events per year.

2 *Chemical use (CU)*: CU is the frequency of use of agrochemicals (e.g. fertilizers, herbicides and fungicides), quantified as the number of agrochemical applications per annual growth cycle.

3 *Machinery use (MU)*: $MU = FM/Y$, where FM is the number of times a tractor was used over time (years), so that MU is the number of times tractors are used per year.

4 *Grazing severity (GS)*: $GS = PU \times GR$, where PU is the proportion of time under pasture use, and GR is the number of head of cattle per hectare of pastureland (stocking rate).

5 *Tree cover in the field (TC)*: We assumed that propagule availability is reduced as TC decreases, so that this sub-index increases as the cover of forest trees declines. This parameter adopts values from 0 to 2, depending on the relative cover of trees within a given field: 2, tree cover 0–25%; 1, 25–50%; and 0, >50%.

We are aware that there are no *a priori* reasons to give the same weight to SZ, D and SV in the construction of EDI, and no reasons for considering that SV is a composite metric while the others are simple. We do not know possible synergistic or complementary relations among disturbance components or whether one component is more important than the others in their effects on forest regeneration. Because we had a reduced sampled size ($n = 9$ fields), using multiple regression analysis to test individual, additive (complementary) and interactive (synergic) effects of the disturbance components in a single model was not possible. As an alternative, we developed three different disturbance indices that were designed to overcome this limitation. Two indices were relative, and one was absolute. In the relative indices, values of SZ, D and SV, as well as those of the SV sub-indices, were scaled (as described below) because the units of these components

(e.g. size in hectares vs. duration in years) and those of the SV sub-indices (e.g. frequency of fire vs. stocking rate or tree cover) are not comparable. The scaling procedure enabled us to integrate disturbance components in a relative metric without units. The absolute index was constructed through principal components analysis (PCA) including the absolute values of SZ, D and those of the five sub-indices of SV, without assuming any *a priori* structure in the integration of such components. Only the complementary relative index (or EDI) predicted forest regeneration potential variables. As described in the results, both abundance and diversity variables of the regenerative vegetation declined significantly with EDI, which was not observed with the other indices (see also Discussion). Therefore, in the following we show only the description of EDI while providing the details of the other indices in Appendix S1.

Ecological disturbance index (EDI)

Here, we considered that effects produced by SZ, D and SV on regeneration were independent and cumulative. First, the recorded values of the severity sub-indices (SV_{is}) for each field were scaled, considering 1 as the maximum value recorded over all fields. In other studies, this type of standardization has been made using z-scores (e.g. Meli et al. 2014). Our scaling procedure and z-scores were 100% correlated. We then calculated severity as $SV = FI_s + QU_s + MU_s + GS_s + TC_s$, or $SV = \sum_{i=1}^5 SV_{is}$. In this way, SV varied between 0 and 5. Second, using Pearson correlation analysis, we tested whether the disturbance components were independent or not. In all pairwise cases, the correlation was not significant ($P > 0.10$), even between those severity components that included the years of land use (FI and MU) and duration (D). Next, SZ, D and SV values for a given field were scaled, with 1 given to the maximum recorded value among all the studied fields. These scaled values were identical to z-scores, but we preferred using our standardization as it provides a metric more easily related to relative levels of disturbance. Finally, assuming that disturbance components had similar weight, we summed the scaled values so that $EDI = SZ_s + D_s + SV_s$. In this way EDI values range between 0 and 3, with 3 being the highest disturbance level.

Experimental design

We selected nine active agricultural fields representing main land uses (maize, cocoa plantations and livestock pastures with three fields per land-use type) in Marqués de Comillas (Zermeño 2008; Appendix S2). The ecological disturbance of each field was characterized following the interview method proposed here and using the three dis-

turbance indices described above. All studied fields had been abandoned when our experimental study began.

Within each study field, we established a 10-m² permanent plot parallel and contiguous to the edge of a forest remnant, and another at least 100 m away from that edge, for a total of 18 plots. The plot near the edge documents the regenerative potential of fields close to seed sources, whereas the distant plot documents what happens away from such sources. To incorporate in a single value the spatial variation in regenerative potential within a field, we averaged data of the near and far plots. To quantify plant density and species diversity, at the time of field abandonment and 2 yr later, in each permanent plot we placed at random four 1-m² permanent quadrants. We counted the number of woody seedlings and saplings (trees, shrubs and vines with heights between 10 and 100 cm) in each quadrant and identified them to species level when possible. Additionally, to quantify standing above-ground biomass, we used four 0.50 m × 0.50 m (0.25-m²) quadrants randomly distributed within each permanent plot, where all regenerative vegetation was harvested at the time of abandonment and 2 yr later. The woody biomass was separated from herbaceous, dried in an oven at 60 °C and then weighed. We recorded total biomass of woody plants in grams per square meter.

In the experimental plots, at the time of abandonment, we also quantified site condition variables (Martínez-Ramos & García-Orth 2007) by measuring microclimate and physico-chemical soil attributes. Temperature (°C), relative humidity (%) and light incidence (lumens·m⁻²) were measured using HOBO datalogger sensors. One sensor was placed at the centre of each permanent plot for at least seven consecutive days, simultaneously at all studied fields. The sensors were placed at 1.5 m height above ground and were programmed to take a measurement every hour. Simultaneous records of temperature and RH were used to calculate air vapour pressure deficit: VPD, $VPD = (100 - RH/100) \times SVP$ and SVP (Pascals) = $610.7 \times 10^{7.5T/(237.3+T)}$. The resulting value was divided by 1000, and the VPD was expressed as kPa.

For soil variables, we determined soil texture (finger probe), colour (Munsell soil colour charts), pH (Merck indicator paper) and depth in the field (Siebe et al. 2006) by taking a sample with a 1-m auger in all sites. Additionally, we took composite samples from two depths (0–10 and 10–20 cm) with a 6.5-cm diameter auger. Each soil sample was taken at four randomly selected points within each studied permanent plot; samples were mixed, and an aliquot was used for physical and chemical analyses (Appendix S3). Additional soil properties (Appendix S3) were calculated through soil physical parameters following Siebe et al. (2006) and the SPAW model (Saxton et al. 1986; Saxton & Willey 2005; Saxton et al. 1974).

Data analysis

Agricultural land use and disturbance regimes

Differences in the size and duration components of EDI among agricultural land-use types ($n = 3$ per type) were assessed using one-way ANOVA. As the severity and EDI values were not normal variables, differences were assessed using ANOVA on ranks. All statistical analyses were conducted with the statistical package R V.2.10.1 (R Core Team 2014).

Forest regeneration potential

Forest regeneration potential was evaluated through four response variables: plant density (number of plants per unit area), species density (number of species per unit area), species richness (number of species per a given number of plants) and standing above-ground biomass (dry weight of stems and leaves harvested per unit area). For the case of plant density and biomass, we averaged data from the four subplots of each of the two plots per field. The resultant values were then averaged to obtain a single overall mean for each experimental field. At the beginning of the experiment and 2 yr later, data from the eight subplots of each field were used to calculate species density and species diversity (Shannon estimator) using the EstimateS program. The Shannon index is very sensitive to rare species in the sample and is one of the most used measures of diversity (Magurran & McGill 2011). To avoid possible effects of abundance on species density and species diversity estimates, we rarified these metrics using EcoSim v.7.0 program (<http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>), considering a minimum number of plants recorded across all nine fields as a rarified criterion.

Site conditions

To construct environmental composite axes of site condition variation, we carried out a PCA ordination analysis, including the 18 microclimate and soil variables measured at each studied field. For soil variables, we used the average value of the two soil depths per site since no significant differences were found between these. Finally, a Pearson correlation was used to identify those site condition variables associated with the main principal component axes.

Predictive power of EDI vs. site condition variables

We tested the power of our three ecological disturbance indices (i.e. complementary, synergic and absolute) to predict forest regeneration potential by regressing each

studied community attribute against the indices values, using our nine fields as independent data. We did this for the year 0 (initial experimental date) and 2 yr later. In the case of the synergistic disturbance index, several SZ, D or SV values were close to zero, which resulted in negligible and aggregated index values close to zero; therefore, we took the square root of the calculated index values to disaggregate the data. We tested different regression models (linear, semi-logarithmic, exponential, potential) and the model producing the more significant ($P < 0.05$) R^2 was selected. Because our sample size was low ($n = 9$), we conducted a validation analysis for those cases where regression was significant. The validation consisted of removing one of the nine data indices in the regression and testing the significance of the new model. This procedure was repeated for the nine possible regression models. Using χ^2 we then tested whether the frequency of significant regressions was different ($P < 0.05$, $df = 1$) from that expected at random (50% of cases). In this analysis, Yates' modification was applied because the expected frequency was < 5 . Only the validated models were taken as evidence of significant effects.

Considering that the cumulative disturbance index was the only one predicting regenerative variables, we considered this in more depth to assess the individual and cumulative effect of SZ, D and SV. For this, we repeated the regression and validation analysis above described for each individual component (i.e. SZ, D or SV alone) and for pairs of components (i.e. SZ + D, SZ + SV or D + SV). Finally, to assess the power of site condition attributes (at the time of field abandonment) to predict forest regeneration potential, we regressed each community attribute against the two major PCA axes resulting from the ordination of microclimate and soil variables. Additionally, using the Pearson correlation coefficient, we assessed relationships between the studied community attributes and each one of these abiotic variables.

Results

Agricultural land uses and disturbance regimes

Agricultural land-use types differed widely in size ($F_{2,6} = 13.6$, $P = 0.006$). On average, cattle pastures were almost 20 times more extensive than cornfields (which exhibited the smallest size). Pastures also exhibited a large inter-field variation in size with respect to the other land-use types (Fig. 2a). Duration did not differ among land-use types because cornfields and pastures exhibited high inter-field variation (Fig. 2b). Severity differed among land-use types ($H = 6.0$, $d.f. = 2$, $P = 0.02$), being higher in pastures than in cornfields and cocoa plantations (Fig. 2c). Severity in pastures was high because of livestock trampling, recurrent use of fire and high tree cover removal. Cornfields

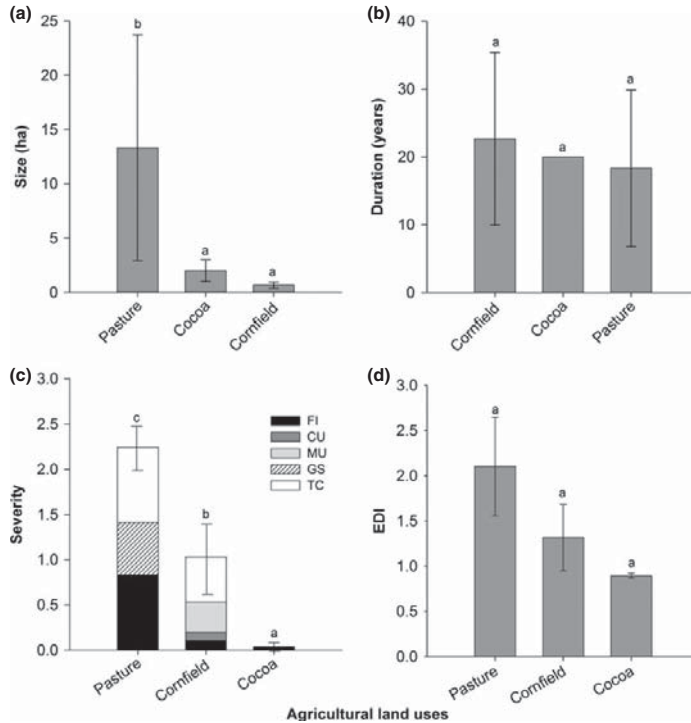


Fig. 2. Ecological disturbance regimes assessed for agricultural land uses (ALUs) found in Marqués de Comillas region, southeast Mexico. We provide, for each agricultural land use: (a) mean size (ha), (b) mean duration (number of years under such ALU), (c) severity of disturbance measured through several variables and (d) complementary ecological disturbance index (EDI). Bars indicate ± 1 SD. Bars not sharing the same letter are significantly different ($P < 0.05$). FI, Fire incidence; CU, Chemical use; MU, Machinery use; GS, Grazing severity; TC, Tree cover in the field.

exhibited higher severity than cocoa plantations mainly because of the use of agrochemicals, recurrent use of heavy machinery, frequent burning events and reduced tree cover (Fig. 2c). In the cocoa plantations fire was rarely used, weeding by hand or machetes was employed, and a higher tree cover was present in the field. Once these components were integrated in EDI, pasture tended to be the land-use type with the higher disturbance; however, differences in EDI were not significant among land use types ($H = 3.82$, $d.f. = 2$, $P = 0.17$; Fig. 2d) because EDI values varied widely among pastures and among cornfields (Fig. 2). Overall, EDI varied from 0.6 to 2.7 across the nine studied agricultural fields.

Site condition

Site condition was highly variable between and within agricultural land uses (Appendix S4). Overall, the highest mean temperature was found in cornfields and pastures, with maximum values of up to 48 and 51 °C, respectively.

The minimum temperature was similar for all sites (ca. 22 °C). Relative humidity was higher for cocoa plantations, followed by cornfields and then pastures. Pastures and cornfields had a higher vapour pressure deficit (VPD). Light incidence was lower in cocoa plantations and maximum in cornfields.

The soil texture was mainly silty clay loam except in the pastures, where it was clay (Appendix S4). Soil generally had an acidic pH (4.9–5.9), except in one cornfield and one cocoa plantation where soils were almost neutral (6.9 and 6.8, respectively). Pastures had the lowest phosphorus concentration and cocoa plantations the highest; organic matter and nitrogen content tended to be lower in cornfields than in the cocoa plantations and pastures (Appendix S4).

The two main axes extracted from the PCA explained 96% of total variation among fields (Appendix S5). All microclimate variables, as well as nitrogen availability and organic matter content, were correlated with the PC1 axis. Physical soil variables, particularly those related to pore

space, aeration capacity, water-holding capacity, soil saturation and hydraulic conductivity, were correlated with the PC2 axis (Appendix S5).

Ecological disturbance index and forest regeneration

After applying our verification regression test, none of the regeneration variables recorded at the time of field abandonment were related to any of our three disturbance indices. Two years later, the complementary index (EDI) was the only one that significantly explained the variation among fields in several regeneration variables. Plant density, species richness and Shannon diversity were negatively related with EDI in a semi-logarithmic or potential way (Fig. 3). Note that forest regeneration variables changed strongly among fields with the same land-use type; for example, plant density ranged from 2.5 to 23 among cornfields. In contrast, different land-use types with similar disturbance regime showed similar regeneration values; for example, plant density was almost the same (22–23 plants in 4-m^{-2}) in a cocoa plantation and in a cornfield with similar EDI values (0.7–0.8; Fig. 3a). Rarified species richness and diversity were not significantly related to EDI.

The EDI components and forest regeneration potential

None of the regeneration variables was related to any of the individual disturbance components or to any of the five elements of severity. Two years after abandonment, plant density, species density and species diversity declined logarithmically or potentially with cumulative effects of disturbance duration and severity ($D + SV$), while rarified species richness showed a negative exponential relationship with cumulative effects of disturbance size and duration ($SZ + D$; Fig. 4).

Site condition and forest regeneration potential

Overall, forest regeneration variables were poorly related to PCA main axes (Appendix S6). Only biomass 2 yr after abandonment showed a positive relationship with the PC2 axis. Correlation analysis showed that biomass gain increased with light incidence and decreased with available nitrogen. Plant density, species richness and species diversity were negatively correlated to VPD and temperature, and increased with relative humidity (Table 1).

Discussion

Our results show that the relative complementary index (EDI) can be useful to quantify a wide range of disturbance regimes associated with agricultural land uses and their effects on forest regeneration potential. EDI can be a tool of general use to compare disturbance regimes in any agricultural system. This can be done by scaling the values of the disturbance components of each field, with respect to the maximum recorded over all fields of that system. This scaling procedure produced better results than the PCA analysis based on absolute disturbance component values. We do not know the origin of such a result, but possibly the scaling smoothes the variation produced by combining variables with large magnitude differences; actually, the variance of EDI (0.59) was two times smaller than those of the two main PCA axes (1.13). The fact that EDI was robust for our validation test gives confidence in the use of such an index.

The EDI succeeded in explaining a significant level of variation in most of our studied regenerative attributes. In contrast, most microclimate and soil variables failed to explain such variation. These results show, on the one hand, that the effects of disturbance on propagule availability (soil seeds, seed rain, seedlings and sapling banks)

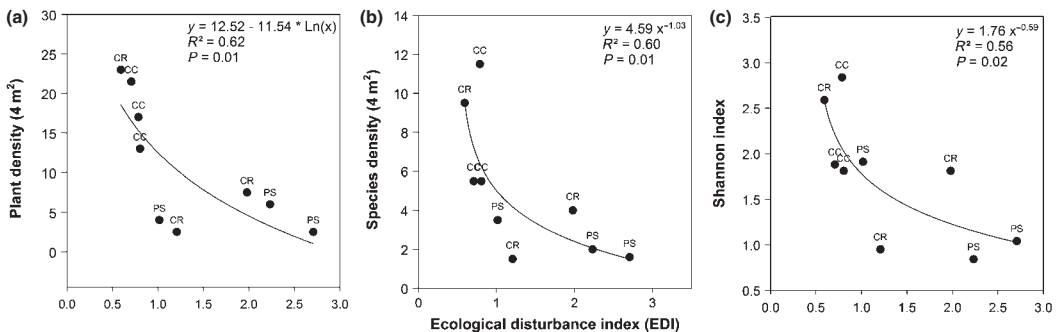


Fig. 3. Regression analysis assessing the effects of EDI_c associated with agricultural land uses on forest recovery measured as (a) seedling density, (b) species richness and (c) diversity Shannon index 2 yr after abandonment in Marqués de Comillas, southeast Mexico. CC, Cocoa plantation; CR, Cornfield; PS, Pasture.

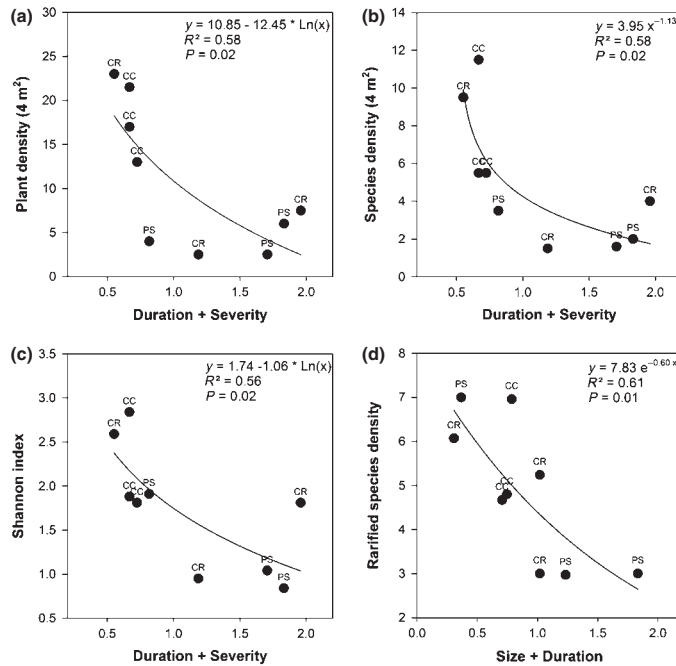


Fig. 4. Regression analysis assessing the effects of paired components of EDI_C on forest recovery attributes such as: (a) plant density, (b) species density, (c) Shannon index and (d) rarefied species density in southeast Mexico. CC, Cocoa plantation; CR, Cornfield, PS, Pasture.

were relatively more important for forest regeneration than site conditions prevailing at the time of field abandonment (see below). On the other hand, such results also indicate that quantifying disturbance regimes using information provided by farmers and landowners predict forest regeneration potential as well as (or better than) direct measurements of abiotic environmental conditions.

Assessing ecological disturbance regimes with an inexpensive tool

Measuring several field variables to quantify disturbance regimes in a large number of agricultural fields would be a daunting task because it would require a large investment of labour, economic resources (including costs of fieldwork and laboratory equipment and analyses) and time. Therefore, analytical tools that can quantify disturbance regimes in an uncomplicated, inexpensive and rapid way are very useful. Some studies have designed such tools (Smith et al. 1999; Ramírez-Marcial et al. 2001; Kennard et al. 2002; Martorell & Peters 2005) but their applicability is constrained because of barely replicable methodologies (e.g. Smith et al. 1999); in addition, they focused on few disturbance variables (e.g. burn intensity, soil erosion or

frequency/duration of cultivation), leaving out others that may have important effects on regeneration (Kennard et al. 2002; Sagar et al. 2003; Ochoa-Gaona et al. 2007). Furthermore, strong methodological differences make comparing the results emerging from these studies difficult. In this context, the EDI index, built with information provided by farmers and landowners, represents an advance for quantifying disturbance regimes (*sensu* Pickett & White 1985) associated with agricultural practices. As discussed below, EDI provides a basis for understanding the impact of human disturbances on forest regeneration in agricultural landscapes.

Ecological disturbance index and forest regeneration potential

Overall, our hypothesis that forest regeneration potential decreases with increased levels of disturbance caused by agricultural land uses was supported by our results. Within a landscape or region, large differences in forest regeneration and successional trajectories have often been seen in abandoned agricultural fields sharing the same soil, climate and land-use history (Chazdon et al. 2007). As our work and other studies show (Guariguata & Ostertag 2001;

Table 1. Correlations between site quality variables (environmental and soil variable) and forest recovery attributes measured as plant density, species richness and woody standing biomass in southeast Mexico.

	At Time of Abandonment				Two Years After Abandonment					
	Seedling Density	Species Richness	Shannon Index	Woody Biomass	Seedling Density	Species Richness	Rarified Richness	Shannon Index	Rarified Shannon	Woody Biomass
Related to PC1										
Organic Matter	0.14	0.09	0.12	0.11	0.07	0.15	0.39	0.20	0.29	-0.24
Total Nitrogen	0.17	0.12	0.16	0.13	0.09	0.18	0.41	0.24	0.33	-0.27
Plant-Available Nitrogen	0.42	0.34	0.49	0.07	0.25	0.36	0.55	0.42	0.53	-0.69*
Temperature	-0.46	-0.52	-0.50	-0.64	-0.84**	-0.75*	-0.58	-0.74*	-0.55	0.34
Temperature Range	-0.41	-0.47	-0.44	-0.60	-0.72*	-0.67*	-0.55	-0.68*	-0.55	0.34
Relative Humidity	0.41	0.49	0.47	0.60	0.82**	0.76*	0.64	-0.78*	0.62	-0.38
Vapour Pressure Deficit	-0.43	-0.51	-0.48	-0.60	-0.81**	-0.76*	-0.64	-0.78*	-0.62	0.38
Light Incidence	-0.30	-0.28	-0.37	-0.36	-0.43	-0.42	-0.37	-0.38	-0.37	0.51*
Related to PC2										
Total Pore Volume	-0.20	-0.15	-0.22	-0.01	-0.23	-0.21	-0.21	-0.29	-0.37	0.69
Aeration Capacity	0.04	0.03	-0.03	0.25	0.03	-0.07	-0.18	-0.13	-0.28	0.52
Available Water-Holding Capacity	-0.07	-0.16	-0.20	0.14	-0.17	-0.34	-0.32	-0.34	-0.42	0.63
Wilting Point	-0.17	-0.35	-0.16	-0.05	-0.29	-0.46	-0.28	-0.41	-0.16	-0.17
Saturation	-0.12	-0.08	-0.16	-0.06	-0.24	-0.17	-0.17	-0.24	-0.31	0.62
Saturated Hydraulic Conductivity	-0.17	0.02	-0.13	-0.09	-0.16	-0.02	-0.10	-0.07	-0.18	0.60
Air Entrance Pressure	-0.04	-0.03	-0.10	-0.09	-0.26	-0.22	-0.22	-0.28	-0.36	0.62
Not Related to PCA Axes										
pH	-0.06	-0.16	-0.17	0.41	0.00	-0.30	-0.39	-0.30	-0.39	0.53
Phosphorus	0.28	0.18	0.18	0.53	0.33	0.06	-0.07	0.06	-0.09	0.27
Field Capacity	-0.18	-0.21	-0.15	0.06	-0.10	-0.07	0.19	-0.05	0.05	0.11

We show the correlation coefficient. Values with asterisk are significant (* $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$).

Myster 2004; Chazdon et al. 2007), agricultural land use previous to abandonment is a key variable in explaining such differences. The question then is to assess whether the effects on regeneration of different disturbance components (SZ, D, SV) are cumulative or synergistic and to what extent a relative disturbance index functions better or worse with respect to an absolute one.

We did not find any indication of synergism between SZ, D and SV, likely because their effects on regeneration were redundant. For example, depletion of propagule banks may be caused by long-lasting farming but also by high levels of severity. Thus, once a disturbance component has depleted a proportion of the propagule bank, the other can only reduce an additional fraction. Instead, we found evidence that SZ, D and SV were complementary in their effects on forest regeneration. Complementary can result from the fact that while some components (e.g. long-lasting farming and severe agricultural practices) limit regeneration by reducing propagule availability *in situ*, others (e.g. field size and reduction of tree cover) impose regenerative barriers by reducing the arrival of seeds by biotic dispersal. Since we did not find individual effects of SZ, D and SV, and the regeneration potential was more closely related to EDI than to the pairs of disturbance components, the idea of complementarity is reinforced. Therefore, to

properly assess the effects of agricultural land uses on forest regeneration, one must include several indicators of disturbance in an integrative way, as EDI does.

Plant density and species diversity decreased in an exponential-like fashion with cumulative effects of duration and severity (D + SV). By increasing the duration and severity of agricultural practices, the original physical, chemical and biotic (e.g. abundance and diversity of nitrogen-fixing bacteria, mycorrhizae) soil conditions can be lost (Buschbacher et al. 1988; Klavivko 2001; Klein et al. 2002). Furthermore, prolonged periods of cultivation using fire, agrochemicals and machinery reduce abundance and species diversity of seed, seedlings and resprouting banks (Zahawi & Augspurger 1999; Rice & Greenberg 2000; Slocum 2001; Kennard et al. 2002). In pasture fields where long-term cattle raising occurs, the soil seed bank composition is dominated by weeds (López-Toledo & Martínez-Ramos 2011). Therefore, regenerative communities that are poor in species diversity are expected to develop in abandoned fields that were previously subjected to long periods of agricultural use.

The only regenerative attribute not related to disturbance severity was rarefied species richness. This attribute diminished with cumulative effects of disturbance duration and size. Several studies have shown that seed rain is strongly reduced in large open fields, even just a few

meters from the edge of the forest remnants, because such open spaces represent a barrier for biotic seed dispersal (Aide & Cavellier 1994; Holl 1999; Cubiña & Aide 2001; Hooper et al. 2005). Thus, if long-lasting farming erodes propagule availability in the field (as discussed above) and the arrival of new dispersed seeds declines as field size increases, the reduction in species richness of regenerating plants is explained by a lack of propagules. In these circumstances, to recover species diversity and other desired forest properties active restoration is needed (Guevara et al. 2004; García-Orth & Martínez-Ramos 2011). Some management actions can be performed to avoid such extreme disturbance condition. For example, we found that species diversity is positively related to the amount of tree cover in the field, and that pastures having a considerable number of isolated trees exhibit regenerating communities with relatively high species diversity (Fig 2c). Thus, the preservation of tree cover in agricultural fields is important for the maintenance of forest regeneration potential.

In contrast to plant density and diversity, none of our three EDI indices predicted biomass gain. Biomass gain increased with light availability (Table 1, Appendix S6). Such a result suggests that whereas agricultural disturbance regimes affect propagule availability (and hence abundance and diversity of regenerative communities), microclimate and soil conditions at the time of abandonment affect the survival and growth of regenerating plants. High levels of light resources favour the establishment and colonization of pioneer plants, which reach high growth rates in open conditions (Bazzaz & Pickett 1980). We found that in cornfields and pastures, where light was high, the regenerative communities were dominated by light-demanding pioneer species; in contrast, under the shade of the cocoa plantations, the regenerative communities were dominated by shade-tolerant tree species, which had low growth rates (unpubl. data). In addition, biomass gain was negatively related to availability of soil nitrogen. Such a negative relationship can be explained by the fact that high growth rates demand higher levels of consumption of soil nitrogen, which can deplete the availability of this nutrient in the soil.

The EDI as a tool to study disturbance gradients and its limitations

The EDI was able to predict forest regeneration potential independently of the agricultural land-use type. For example, two fields with contrasting land use (a cornfield and a pasture) had similar EDI values (1.4 and 1.0, respectively) and exhibited similar forest regeneration potential. Alternatively, three cornfields exhibited very different EDI values, and the forest regeneration potential varied accordingly with such values (Fig. 2). Therefore, we suggest that

the assessment of the effects of agricultural land uses on forest regeneration should move beyond a typological approach. Our results indicate that considering the variability of disturbance regimes within the same land -se type is critical.

Our index has limitations that need to be solved. Agricultural systems are inherently complex, and there are other factors not included in EDI that may influence forest regeneration. Among these factors are soil type, land-use history prior to last agricultural use and the structure and composition of the surrounding matrix (Holl 2007). Nonetheless, EDI was shown to have high predictability of structural attributes of regeneration in woody communities, explaining between 56% and 62% of the inter-field variation in abundance and diversity of regenerating communities after 2 yr of field abandonment. EDI also had more power to forecast forest regeneration potential than several site condition variables (Table 1, Appendix S6). The EDI index could even predict variations in VPD, an environmental variable related to moisture deficits in the atmosphere. Plant density, species richness and species diversity of regenerating communities were also related to VPD, air temperature and humidity. Although these physical variables can be used as indicators of the forest regeneration potential in abandoned fields, an index based on knowledge of local people can also serve this purpose. In addition, indices like EDI are faster and more economical compared to the costly and time-consuming measurements of microclimate conditions.

Conclusions and implications

Analytical tools such as EDI are critical for developing decision-making and policies favouring agricultural systems that allow the persistence of forest ecosystems in agricultural landscapes (Harvey & González-Villalobos 2007). Conservationists and stakeholders need to quickly and efficiently assess those agricultural land uses that are ecologically friendly, considering that the demand for agricultural products is expected to increase in the near future. Therefore, inexpensive and reliable disturbance indicators of agricultural land uses that can predict forest regeneration potential are urgently needed (Dumanski & Pieri 2000; Huffman et al. 2000; Martorell & Peters 2005). Managers seeking to identify land uses that enable agricultural production while maintaining the potential for forest regeneration (Melo et al. 2013) are especially beneficial. This and other studies suggest that eliminating severe land management practices (such as use of fire or agrochemicals) or modifying elements of the landscape (e.g. increasing structural complexity of the landscape or reducing distance to propagule source) may facilitate forest regeneration. Secondary forests can be biologically and socially valuable

and are a growing major feature of contemporary tropical landscapes (Brown & Lugo 1990; Finegan 1992; Wright 2005). We need more knowledge to predict successional pathways of regenerating forests in abandoned agricultural lands (Mesquita et al. 2001). Research focused on quantifying the impact of the many forms of disturbance on forest resilience is crucial for minimizing the threat of agricultural land uses on biodiversity (Watt 1998; Méndez-Toribio et al. 2014).

Acknowledgements

This research was part of the doctoral research of IZH and is a requirement for the PhD degree from the Graduate Program in Biological Sciences of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). The study was supported by the following grants: SEP-CONACYT 2005-C01-51043, SEP-CONACYT 2007-2009 and PAPIIT-DGAPA-IN227210 to MMR. IZH thanks CONACYT for providing a PhD scholarship. We are grateful to the landowners of Chajul, Loma Bonita and Playón de la Gloria who allowed us to work on their properties and provided information about agricultural practices. We thank Biol. M. Zermeño-Hernández, E. Zermeño-Hernández, Biol. F. Macedo, Biol. S. Manzo-Melchor, M. C. J. Rodríguez-Velázquez, G. Jamangapé and H. Ferreira for fieldwork assistance, material processing or computing technical support. We appreciate the English revision done by Carolyn Brown and Richard Thompson in the Academic Writing in English course, from UNAM, Canada.

References

- Aide, T. & Cavelier, J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2: 219–229.
- Aide, T., Zimmerman, J., Herrera, L., Rosario, M. & Serrano, M. 1996. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77: 77–86.
- Bazzaz, F. & Pickett, S.T.A. 1980. The physiological ecology of plant succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287–310.
- Benítez-Malvido, J. 2006. Effect of low vegetation on the recruitment of plants in successional habitat types. *Biotropica* 38: 171–182.
- Brown, S. & Lugo, A.E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1–32.
- Buschbacher, R., Uhl, C. & Serrao, E.A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. *Journal of Ecology* 76: 682–699.
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. & Finegan, B. 2007. Rates of changes in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362: 273–289.
- Chazdon, R., Harvey, C., Komar, O., Griffith, D., Ferguson, B., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L. & van Breugel, M. 2009. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 41: 142–153.
- Cubiña, A. & Aide, T.M. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33: 260–267.
- De Jong, B.H.J., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M.A., Ramírez-Marcial, N. & Cairns, M.A. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29: 504–511.
- Dumanski, J. & Pieri, C. 2000. Land quality indicators: research plan. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 81: 93–102.
- FAO 2009. *Situación de los bosques del mundo, 2009*. Food & Agriculture Organization, Rome, IT.
- Ferguson, B.G., Vandermeer, J., Morales, H. & Griffith, D.M. 2003. Post-Agricultural Succession in El Petén, Guatemala. *Conservation Biology* 17: 818–828.
- Fernandes, D.N. & Sanford, R.L. 1995. Effects of recent land-use practices on soil nutrients and succession under tropical wet forest in Costa Rica. *Conservation Biology* 9: 915–922.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47: 295–321.
- Fitzherbert, E.B., Struebig, M.J., Morel, A., Danielsen, F., Brühl, C.A., Donald, P.F. & Phalan, B. 2008. How will oil palm expansion affect biodiversity? *Trends in Ecology & Evolution* 23: 538–545.
- Fujisaka, S.A.M., Escobar, G. & Veneklaas, E. 1998. Plant community diversity relative to human land uses in an Amazon forest colony. *Biodiversity and Conservation* 7: 41–57.
- García-Orth, X. & Martínez-Ramos, M. 2011. Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) saplings in tropical pastures. *Restoration Ecology* 19: 24–34.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185–206.
- Guevara, S., Laborde, J. & Sánchez-Rios, G. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36: 99–108.
- Hartshorn, G.S. 1989. Application of gap theory to tropical forest management: natural regeneration on strip clear-cuts in the Peruvian Amazon. *Ecology* 70: 567–576.
- Harvey, C.A. & González-Villalobos, J.A. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation* 16: 2257–2292.
- Holdridge, L.R. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center, San Jose, CR.

- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229–242.
- Holl, K.D. 2007. Old field vegetation succession in the neotropics. In: Cramer, V. & Hobbs, R. (eds.) *Old fields. Dynamics and restoration of abandoned farmland*, pp. 93–118. Island Press, Washington, DC, US.
- Hooper, E., Legendre, P. & Condit, R. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Ecology* 42: 1165–1174.
- Huffman, E., Eilers, R.G., Padbury, G., Wall, G. & MacDonald, K.B. 2000. Canadian agri-environmental indicators related to land quality: integrating census and biophysical data to estimate soil cover, wind erosion and soil salinity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 81: 113–123.
- INEGI 1993. *Conjunto de datos vectoriales de la carta Edafológica. E15-12, D15-3 (Las Margaritas) escala 1: 250 000*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática., Aguascalientes, MX.
- Kennard, D.K., Gould, K., Putz, F.E., Fredericksen, T.S. & Morales, F. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162: 197–208.
- Kladivko, E.J. 2001. Tillage systems and soil ecology. *Soil & Tillage Research* 61: 61–76.
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D. & Tscharntke, T. 2002. Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology* 16: 1003–1014.
- López-Toledo, L. & Martínez-Ramos, M. 2011. The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion? *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 663–678.
- Magurran, A.E. & McGill, B.J. 2011. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Martínez-Garza, C., Pena, V., Ricker, M., Campos, A. & Howe, H. 2005. Restoring tropical biodiversity: leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* 217: 365–379.
- Martínez-Ramos, M. & García-Orth, X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69–84.
- Martínez-Ramos, M., Anten, N.P. & Ackerly, D.D. 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understorey tropical rain forest palm. *Journal of Ecology* 97: 1050–1061.
- Martorell, C. & Peters, E.M. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124: 199–207.
- Meli, P., Martínez-Ramos, M., Rey-Benayas, J.M. & Carabias, J. 2014. Combining ecological, social and technical criteria to select species for forest restoration. *Applied Vegetation Science* 17: 744–753.
- Melo, F.P., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M. & Tabarelli, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 462–468.
- Méndez-Toribio, M., Zermeño-Hernández, I. & Ibarra-Manríquez, G. 2014. Effect of land use on the structure and diversity of riparian vegetation in the Duero river watershed in Michoacán, Mexico. *Plant Ecology* 215: 285–296.
- Mesquita, R., Ickes, K., Ganade, G. & Williamson, G. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89: 528–537.
- Myster, R. 2004. Regeneration filters in post-agricultural fields of Puerto Rico and Ecuador. *Plant Ecology* 172: 199–209.
- Nepstad, D., Uhl, C. & Serrao, E. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil. In: Anderson, A.B. (ed.) *Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest*, pp. 215–229. Columbia University Press, New York, NY, US.
- Ochoa-Gaona, S., Hernández-Vázquez, F., De Jong, B.H.J. & Gurri-García, F.D. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en La Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 65–80.
- Pascarella, J.B., Aide, T.M., Serrano, M.I. & Zimmerman, J.K. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3: 217–228.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics: an introduction*. Academic Press, San Diego, CA, US.
- R Core Team 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. & Williams-Linera, G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154: 311–326.
- Rice, R.A. & Greenberg, R. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29: 167–173.
- Sagar, R., Raghubanshi, A.S. & Singh, J.S. 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management* 186: 61–71.
- Saxton, K. & Willey, P. 2005. The SPAW model for agricultural field and pond hydrologic simulation. In: Frevert, V.P.S.a.D. (ed.) *Mathematical modeling of watershed hydrology*, pp. 401–408. CRC Press, Boca Raton, FL, US.
- Saxton, K., Johnson, H. & Shaw, R. 1974. Modeling evapotranspiration and soil moisture. *Transactions of the ASAE* 17: 673–677.
- Saxton, K., Rawls, W., Romberger, J. & Papendick, R. 1986. Estimating generalized soil-water characteristics from texture. *Soil Science Society of America Journal* 50: 1031–1036.

- Schroth, G. & Harvey, C.A. 2007. Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: an overview. *Biodiversity and Conservation* 16: 2237–2244.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J. & Sánchez-Beltrán, S. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico. In: *Proceedings of the international congress on soil of tropical forest ecosystems 3rd conference on forest soils (ISSS-AISS-IBG)*, pp. 40–58. Mulawarman University Press, ID.
- Siebe, C., Jahn, R. & Stahr, K. 2006. *Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo*. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, AC, México, D.F.
- Slocum, M.G. 2001. How tree species differ as a recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82: 2547–2559.
- Smith, J., van de Kop, P., Reategui, K., Lombardi, I., Sabogal, C. & Diaz, A. 1999. Dynamics of secondary forests in slash-and-burn farming: interactions among land use types in the Peruvian Amazon. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 76: 85–98.
- Uhl, C., Buschbacher, R. & Serrao, E. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76: 663–681.
- Watt, A.D. 1998. Measuring disturbance in tropical forests: a critique of the use of species–abundance models and indicator measures in general. *Journal of Applied Ecology* 35: 467–469.
- Wijdeven, S. & Kuzee, M. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8: 414–424.
- Wright, S.J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 553–560.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Condit, R. & Hubbell, S.P. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174–3185.
- Zahawi, R.A. & Augspurger, C.K. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31: 540–552.
- Zermeño, I. 2008. *Evaluación del disturbio ecológico por diferentes tipos de uso agrícola del suelo en una región tropical húmeda*. Maestría, UNAM, Morelia, Michoacán, MX.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Appendix S1. Construction of alternative disturbance indices.

Appendix S2. Descriptive information for the experimental study fields in Marques de Comillas, Chiapas, Mexico.

Appendix S3. Soil physical and chemical analyses.

Appendix S4. Microenvironmental variables describing site quality at time of abandonment for nine experimental study fields in Marqués de Comillas, Chiapas, México.

Appendix S5. PCA loadings and Pearson correlation coefficients for relationships between scores of the principal component axes and site quality variables.

Appendix S6. Linear regression analyses for the effect of site quality variation (PCA1 and PCA2 axes) on forest recovery measured as plant density, species richness and woody standing biomass in Marqués de Comillas, south-east México.



Capítulo IV

Efecto del uso del suelo y la distancia a remanentes de bosque sobre la disponibilidad de propágulos y la dinámica de regeneración natural en una región Neotropical



Resumen

Los bosques neotropicales han experimentado una creciente pérdida de cobertura forestal debido principalmente al avance de la frontera agrícola. Una alta diversidad de usos agrícolas del suelo son practicados en paisajes tropicales. Sin embargo, los efectos que generan estos usos sobre el potencial regenerativo del bosque en función de los regímenes del disturbio ecológico que producen y la distancia a la fuente de propágulos no han sido suficientemente explorados. Por lo tanto, el presente capítulo se enfocó en estudiar los efectos del uso agrícola del suelo y de la distancia a la fuente foránea de semillas sobre: (i) la dinámica de la vegetación leñosa regenerativa, considerando la proporción de especies pioneras y no pioneras, (ii) la disponibilidad de plántulas provenientes del banco y la lluvia de semillas (local y foránea) y (iii) la importancia relativa de las fuentes de propágulos en la regeneración natural. Para ello se seleccionaron tres tipos de uso agrícola del suelo contrastantes en sus niveles de disturbio (campos de maíz, plantaciones de cacao y praderas ganaderas), así como sitios en claros naturales de selva y selva madura. En cada uno de los sitios se estableció una parcela adyacente a un remanente de selva y otra al menos a 100 m desde el borde. Al interior de cada parcela se registraron, etiquetaron e identificaron cada bimestralmente durante 32 meses las plántulas leñosas de 10-100 cm de altura. Además se colocaron dentro de cada parcela exclusiones para cuantificar todas las plántulas germinadas provenientes del banco o la lluvia de semillas. Los resultados mostraron que el potencial regenerativo del bosque después del abandono es alto en aquellos usos del suelo con un bajo régimen de disturbio. Las fuentes de propágulos cercanas a los campos abandonados fueron un factor clave para promover una rápida recuperación de la vegetación. La velocidad de regeneración fue alta cuando hubo propágulos disponibles al momento del abandono, por ejemplo en cultivos de cacao fue similar a la de claros de selva y bosque maduro al menos en los primeros tres años desde el abandono. Sin embargo, en aquellos usos del suelo donde el banco de semillas y plántulas fue eliminado y la lluvia de semillas no existe como en los pastizales, los campos agrícolas abandonados experimentan una lenta o nula regeneración del bosque. En cuanto a la composición de especies se encontró un gradiente relacionado con el disturbio provocado por los

usos del suelo. Así, usos del suelo con bajo nivel de disturbio presentaron un ensamble de especies parecido al de bosque maduro, mientras que usos con mayores niveles de disturbio presentaron una comunidad de especies divergente. La cercanía a las fuentes de propágulos en cultivos altamente degradados, como los pastizales, favoreció el establecimiento y crecimiento de especies no pioneras en etapas tempranas de la sucesión. Por otro lado, el disturbio generado por la intensificación y el uso prolongado en monocultivos como el maíz favoreció la predominancia de especies pioneras. Los resultados de este estudio indican que usos del suelo donde existe una limitación en la llegada de semillas por dispersión y una regeneración lenta o nula, la implementación de medidas que faciliten la colonización de semillas a campos abiertos será indispensable para iniciar los procesos de regeneración natural y sucesión ecológica. Además, se resalta la importancia de conservar fragmentos de bosque en los paisajes agroforestales para asegurar la recuperación de campos agrícolas abandonados.

Introducción

La conversión de bosques a campos agrícolas ha provocado una gran pérdida de biodiversidad terrestre a nivel mundial (Geist and Lambin 2002, Pereira et al. 2010, McGill 2015). Debido a esta conversión se estima que la riqueza total de especies dentro de diferentes localidades terrestres del planeta se ha reducido en promedio 13%, aunque en algunas localidades degradadas se ha perdido hasta un 76% (Newbold et al. 2015). Con el aumento en la demanda mundial de alimentos, forrajes y combustible, se prevé que el número de especies de plantas y animales disminuya, en promedio, un 3% más para el año 2100 (Newbold et al. 2015). Los países con mayores niveles de biodiversidad y pobreza, muchos asentados en el Neotrópico, serán los más afectados (Marchese 2015, Newbold et al. 2015). De modo que conciliar la producción de alimentos agropecuarios con la conservación de la biodiversidad es un desafío importante, especialmente en aquellos países en vías de desarrollo.

En los paisajes agrícolas del Neotrópico, es posible identificar una gran diversidad de usos agrícolas del suelo que varían en la extensión, duración y severidad del régimen de disturbio ecológico (sensu Pickett y White 1985) que producen (Zermeño et al. 2015, 2016). La extensión se refiere al área cubierta por el sistema agrícola. La duración es el tiempo que el cultivo se ha mantenido activo. La severidad es el grado de impacto que se genera sobre el microclima, las propiedades del suelo, la vegetación y la fauna, por ejemplo a través del uso del fuego o maquinaria, aplicación de agroquímicos, pastoreo o la modificación de la cobertura vegetal (Zermeño-Hernández et al. 2016). Así, los cultivos agrícolas pueden cubrir desde menos de una hectárea (*e.g.* cultivos de maíz) a decenas o cientos de kilómetros cuadrados (*e.g.* pastizales o cultivos de soya); pueden durar de pocos años a décadas o incluso siglos y su severidad puede variar dependiendo de las herramientas, técnicas y agroquímicos usados para la preparación y mantenimiento de la tierra. Muchas tierras agrícolas son abandonadas por la pérdida de productividad del suelo, la pobreza, el desarrollo urbano, conflictos políticos, entre otras causas (Aide and Grau 2004, Cramer et al. 2008). Por consiguiente, el uso del suelo previo al abandono representa un disturbio con características que dependen de las prácticas de manejo implementadas.

Los regímenes de disturbio producidos por los usos agrícolas del suelo afectan al potencial de regeneración de la vegetación de selva. Por ejemplo, la eliminación de elementos arbóreos en cultivos extensivos puede limitar la llegada de semillas, especialmente de especies de arbustos, lianas y árboles cuyas semillas son dispersadas por animales (Aide and Cavelier 1994, Holl 1999, Cubiña and Aide 2001, Hooper et al. 2005, Martínez-Garza et al. 2005). Esto se debe a que los dispersores como aves, murciélagos y algunos mamíferos cruzan con baja frecuencia sitios carentes de vegetación que les proveen de alimento, refugio o percha (De la Peña-Domene et al. 2014). Asimismo, la disponibilidad de semillas de las plantas de la selva en el suelo disminuye en cultivos duraderos por la fuerte erosión causada por persistente actividad agrícola (López-Toledo and Martínez-Ramos 2011). Los usos del suelo con prácticas de manejo agrícola más severas, que barbechan recurrentemente el suelo y eliminan la cobertura arbórea, pueden reducir tanto el banco de semillas del suelo como la lluvia de semillas (Aide et al. 1996, Wijdeven and Kuzee 2000, Guariguata and Ostertag 2001, Kennard et al. 2002). Así, la disponibilidad de propágulos y el potencial de regeneración se reducen conforme aumenta la extensión, la duración y la severidad del disturbio generado por las prácticas de manejo asociadas a los cultivos agrícolas.

Los regímenes de disturbio agrícola también generan condiciones microambientales adversas para el establecimiento y crecimiento de las plantas de selva (Holl 1999). Por ejemplo, en cultivos extensos (*e.g.*, pastizales) la falta de un dosel desarrollado, ocasiona que la temperatura y la radiación solar sean mayores que en el bosque maduro, mientras que la humedad por encima y debajo del suelo se reducen (Zermeño-Hernández et al. 2015). Después de un incendio, o tras una alta intensidad de pastoreo, la compactación del suelo aumenta y se reducen los nutrientes, la materia orgánica, la fauna del suelo y se produce una pérdida de micorrizas (Uhl et al. 1988, Aide and Cavelier 1994, Holl 1999, Zahawi and Augspurger 1999, Kladičko 2001, Li and González 2008). La abundancia y la diversidad de especies leñosas regenerativas disminuye drásticamente al aumentar los cambios ocasionados por el disturbio agrícola sobre el microambiente y las propiedades del suelo (Zermeño-Hernández et al. 2015). Una situación distinta ocurre en sistemas agroforestales que generalmente son de baja

extensión, presentan un dosel bien desarrollado y su mantenimiento es manual (Moreno-Calles et al. 2013, Zermeño-Hernández et al. 2016). En este caso tanto el microclima y las propiedades del suelo, así como las fuentes regenerativas, son similares a los del bosque maduro (Zermeño-Hernández et al. 2015). Puede decirse por lo tanto que el microambiente y las propiedades del suelo son afectadas por la severidad de las prácticas de manejo agrícola y tales efectos representan limitaciones para el establecimiento, crecimiento y sobrevivencia de la vegetación de selva que se regenera en campos abandonados.

Las especies arbóreas con distintas estrategias regenerativas pueden verse diferencialmente afectadas por los regímenes de disturbio causados por diferentes usos agrícolas del suelo. La regeneración de especies pioneras, las cuales germinan, crecen y se reproducen en sitios abiertos ricos en energía lumínica, podrían ser favorecidas por usos agrícolas que eliminan la cobertura de arbustos y árboles (*e.g.* cultivos anuales o pastizales; Martínez-Ramos 1994). Por otro lado, la regeneración de especies no pioneras, que germinan y crecen en la sombra, puede ser factible en campos agrícolas que conservaron la cobertura arbórea (*e.g.*, sistemas agroforestales como cacaotales y cafetales de sombra, plantaciones forestales; Martínez-Ramos 1994, Zermeño-Hernández *et al.* 2015). Por lo tanto, es esperable que en cultivos anuales o pastizales abandonados la vegetación regenerativa esté dominada por especies pioneras, mientras que en campos abandonados con cobertura forestal las especies no pioneras serían el gremio dominante.

Por otro lado, la importancia relativa de las fuentes de regeneración varía en función del disturbio asociado con los usos agrícolas del suelo. En los claros pequeños de selva y en los sistemas agroforestales, especialmente aquellas que conservan especies de árboles que producen semillas, el banco de plántulas puede llegar a ser una fuente importante de regeneración natural (Martínez-Ramos and Soto-Castro 1993). La contribución del banco de semillas es importante para la regeneración cuando la severidad en el uso del suelo es baja o moderada (Garwood 1989, Wijdeven and Kuzee 2000). Incluso en aquellos campos agrícolas donde el uso de fuego ha reducido la densidad de semillas almacenadas en el suelo, el aporte de propágulos provenientes del banco de semillas puede llegar a ser más importante

en los procesos regenerativos post-disturbio que el de otras fuentes (Ewel et al. 1981, Uhl et al. 1981, Young et al. 1987). Conforme la severidad del uso del suelo agrícola aumenta, la capacidad de regeneración de los árboles a partir del banco de semillas, el rebrote de individuos y el banco de plántulas se reduce (Kennard et al. 2002, Martínez-Ramos et al. 2016). En estos casos, la regeneración puede ser lenta o nula y depende principalmente de la lluvia de semillas (Benítez-Malvido et al. 2001, Guariguata and Ostertag 2001, Martínez-Ramos and García-Orth 2007). Así, a medida que el nivel de disturbio aumenta se puede esperar que la lluvia de semillas se convierta en la única fuente de propágulos disponible para que inicie el proceso de regeneración y sucesión.

La extensión de los campos agropecuarios es un componente adicional del régimen de disturbio causado por el uso del suelo para fines agrícolas. Al aumentar tal extensión se reduce la capacidad de dispersión de las semillas hacia los campos agrícolas. La lluvia de semillas puede ser local o foránea (Martínez-Ramos and Soto-Castro 1993, Benítez-Malvido et al. 2001). La lluvia local procede de árboles en fructificación que se encuentran *in situ*, mientras que la lluvia foránea se encuentra en los árboles en fructificación que se encuentra fuera del sitio (en los remanentes de bosque aledaños). La lluvia local de semillas es una fuente directa de propágulos y su aportación depende de que la práctica agrícola conserve elementos reproductivos dentro del campo cultivado. Por otro lado, la lluvia foránea de semillas tienen un papel importante en la generación de diversidad en el banco de semillas y de plántulas, lo cual es de vital importancia en el mantenimiento de la diversidad de especies dentro del bosque (Martínez-Ramos and Soto-Castro 1993, Benítez-Malvido et al. 2001). Sin embargo, en usos agrícolas extensivos la distancia a la fuente de propágulos es mayor que en cultivos con superficies pequeñas, por lo que la limitación en la dispersión representa una barrera importante para el arribo de semillas, especialmente de aquellas dispersadas por aves y murciélagos (Guevara and Laborde 1993, Murray et al. 2008). Por lo tanto, se puede esperar que la lluvia local de semillas sea una fuente importante de propágulos en cultivos que conservan vegetación de selva reproductiva en el campo cultivado. De igual forma se puede esperar que la lluvia de semillas foráneas sea importante en cultivos de pequeña extensión que

mantienen en su entorno remanentes de bosque o que conserven en su interior elementos arbóreos que permiten el arribo de animales dispersores (Martínez-Garza and González-Montagut 1999). Cuando no existe una lluvia de semillas local y las tasas de colonización por semillas foráneas es baja, es necesario intervenir con acciones de restauración que permitan facilitar la recuperación de la cobertura forestal.

En el presente capítulo se evaluó de manera experimental cómo diferentes usos agrícolas del suelo (que imponen distintos regímenes de disturbio), en interacción con la distancia a remanentes de bosque (fuente foránea de semillas), afectan la dinámica de regeneración natural de la vegetación leñosa de selva en campos agropecuarios abandonados. De manera particular se buscó responder: (i) ¿cuál es el efecto del uso del suelo y de la distancia a la fuente foránea de semillas (i.e. de la distancia a los remanentes de selva más cercanos) sobre la dinámica de la vegetación leñosa regenerativa (medida con la abundancia, la diversidad y la composición de especies de plantas leñosas) durante los primeros años después del abandono?, (ii) ¿cómo cambia la proporción de especies pioneras y no pioneras en campos abandonados que tuvieron diferente uso, que se establecen durante los primeros años de regeneración?, (iii) ¿cuál es el efecto de estos usos del suelo y de la distancia a los remanentes de selva sobre la disponibilidad de plántulas provenientes del banco y la lluvia de semillas en campos abandonados?, y (iv) ¿cuál es la importancia relativa del banco y de la lluvia de semillas (local y foránea) en la regeneración natural?

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en los ejidos de Chajul y Loma Bonita, que se encuentran frente a la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA), y dentro de la RIBMA. Los ejidos forman parte de la región conocida como Marqués de Comillas, ubicada al extremo-oriental de Chiapas (Mapa 1). Esta región es una planicie casi triangular de 206 345 ha, limita al norte por el río Lacantún y al este por el Chixoy-Usumacinta (Mariaca-Méndez 2005).

El paisaje en la región de Marqués de Comillas está compuesto por un mosaico de vegetación en diferentes estados de perturbación antrópica. Existe un mosaico de diferentes tipos de cobertura vegetal (Zermeño-Hernández et al. 2016) que incluye fragmentos de selva madura, bosques secundarios de diferentes edades, pastizales inducidos para la cría de ganado bovino, cultivos temporales de maíz (*Zea mays* L.), frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), chile (*Capsicum annum* L.) y arroz (*Oryza sativa* L.), plantaciones del árbol del hule [*Hevea brasiliensis* Willd. ex A. Juss. (Müll. Arg.)], de caoba (*Swietenia humilis* Zucc.), cacao (*Theobroma cacao* L.), café (*Coffea arabica* L.), huertos frutales (e.g., naranja, limón, etc.) y, más recientemente, de plantaciones de palma de aceite [*Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés]. Además, colinda con una gran extensión de selva bien conservada que corresponde a la Reserva de la Biósfera Montes Azules y que contiene la mayor extensión de selva continua la región (3,310 Km²).

El tipo de vegetación dominante es el bosque tropical lluvioso de tierras bajas (sensu Rzedowski 1978), con árboles que alcanzan los 40 m de altura en terrazas aluviales a lo largo de los principales ríos (Siebe et al. 1996). Se reportan para la Selva Lacandona un total de 3,400 especies de plantas vasculares y un total de 258 especies de árboles (≥ 10 cm dap) registrados en 8 ha de selva primaria (Martínez-Ramos 2006).

El clima es cálido húmedo con un promedio de temperatura anual de 17°C y una oscilación térmica promedio mensual que varía entre 16.5 y 21 °C. La precipitación media anual es de 2731 mm, estacionalmente distribuidos durante el año, principalmente de los Mayo a Octubre (datos de 2000 al 2007 proporcionados por la estación meteorológica de la Comisión Federal de Electricidad ubicada en Playón de la Gloria).

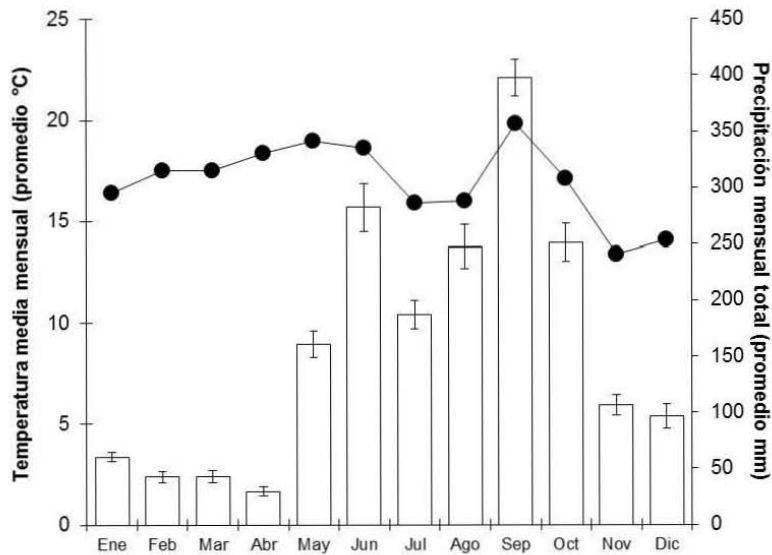


Figura 1. Temperatura y precipitación media mensual desde 1990 hasta el 2000. Las barras hacen referencia al promedio (\pm error estándar) de precipitación mientras que los puntos unidos con la línea representan la temperatura. Datos tomados de la estación meteorológica de la Comisión Federal de Electricidad en Playón de la Gloria, Chiapas.

Los sitios de estudio se encuentran entre los 140 y los 170 m s.n.m. ubicados sobre terrazas aluviales y lomeríos de lutitas. Los suelos presentes en el área corresponden a Luvisoles (INEGI, 1993). La textura del suelo es principalmente arcillo limosa aunque puede llegar a ser arcillo limosa a arcillosa en los lomeríos. El pH del suelo es generalmente ácido a neutro (valores de pH que van de 4.9 a 7.1), con un bajo contenido de materia orgánica y bajas concentraciones de fósforo (Zermeño-Hernández et al. 2015).

Sistema experimental

Parcelas permanentes

Zermeño-Hernández *et al.* (2015) desarrollaron un índice de disturbio ecológico (IDE) que es útil para evaluar el impacto de diferentes usos agropecuarios del suelo sobre el potencial de regeneración natural de la vegetación de selva en campos abandonados. Este índice incluye tres

grandes componentes del régimen de disturbio causado por los usos agrícolas: extensión (área del campo), duración (años de uso agropecuario) y severidad (magnitud de cambios causados en el ambiente debido al uso de fuego, maquinaria, agroquímicos, uso de ganado y remoción de vegetación arbórea; ver más detalles en Zermeño et al, 2015). Empleando este índice, en la región Marqués de Comillas se seleccionaron tres tipos de uso agrícola del suelo contrastantes en sus niveles de disturbio (campos de maíz, plantaciones de cacao y praderas ganaderas), con tres sitios representantes de cada tipo. Además, se establecieron dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules tres sitios en claros naturales de selva (con una edad aproximada de 2 años desde su formación) y tres sitios de selva madura que funcionaron como sitios de referencia. Para controlar la variación adicional por efecto del tipo de uso del suelo, la mayoría de los sitios se ubicaron dentro de terrazas aluviales, sin embargo, los potreros ganaderos se establecieron en zonas lomeríos bajos debido a que este tipo de actividad agrícola se ubica preferentemente en dichas zonas.

Monitoreo de la comunidad regenerativa de plantas leñosas

En cada uno de los nueve sitios de estudio ubicados en campos agropecuarios se establecieron dos parcelas de 10 m² cada una; la primera ubicada al lado del borde de un remanente de selva y la segunda al menos a 100 m de distancia del borde del remanente de bosque más cercano. En cada uno de los sitios de referencia de selva se estableció una parcela (10 x 10 m) ubicada al centro de los claros de selva y en la selva madura sin signos de perturbación natural. Las parcelas de los potreros fueron cercadas con alambre de púas para evitar la entrada de ganado vacuno y bovino, así como el pisoteo por la gente. Las parcelas restantes fueron delimitadas con estacas cortas de PVC en las esquinas. En total, se establecieron 24 parcelas en los 15 sitios de estudio.

Al interior de cada parcela de 10 m², se establecieron cuatro subparcelas de 1 m² distribuidos al azar. En estas subparcelas se dio seguimiento a la regeneración natural de la vegetación leñosa (árboles, arbustos, lianas). En el mes junio del 2009, se localizaron, etiquetaron e identificaron taxonómicamente a todas las plantas leñosas con una talla inicial de 10-100 cm de altura. Cada dos meses, durante 32 meses (16

censos), se registró la sobrevivencia de las plantas inventariadas. Además, se registraron, marcaron e identificaron las nuevas plantas reclutadas (aquellas que alcanzaron una talla mínima de 5 cm de altura).

Fuentes de regeneración

Para evaluar la contribución relativa de las diferentes fuentes potenciales de regeneración (*i.e.* banco de plántulas, banco y lluvia de semillas) a la regeneración natural, en el mes de octubre de 2009, en cada una de las parcelas de estudio se colocaron al azar y al ras del suelo cinco charolas de aluminio (de 48 x 50 cm – 2,400 cm² de área – y 10 cm de profundidad) cubiertas con tierra estéril. Cada charola fue finamente perforada en la base para permitir una buena filtración de agua y evitar encharcamientos. Cada dos meses se revisaron las charolas para registrar el número e identidad taxonómica de las plántulas emergidas provenientes de la lluvia de semillas. Un experto en el conocimiento de la flora local ayudó en la identificación taxonómica. Además, en las parcelas se colocaron cinco exclusiones circulares construidas con alambre galvanizado y forradas con tela blanca de organza para cuantificar la emergencia de plántulas provenientes del banco de semillas. El diámetro de cada una de las exclusiones fue de 56 cm (*i.e.* 2,463 cm²) y su altura de 18 cm. Las charolas y las exclusiones fueron revisadas cada dos meses durante 32 meses. En total, se muestreó una superficie 1.23 m² para el banco de semillas y de 1.2 m² para la lluvia de semillas en cada parcela. El banco de plántulas consistió de todas aquellas plantas de entre 5 y 150 cm de altura registradas al inicio del estudio.

Para determinar en qué grado las especies de árboles y arbustos registrados en el banco de semillas provinieron de la lluvia local de semillas (*i.e.*, de plantas reproductivos encontradas dentro de los campos agropecuarios estudiados) o de fuentes foráneas (*i.e.*, plantas reproductivos encontrados fuera de estos campos), se registraron, etiquetaron e identificaron a todos los árboles y arbustos reproductivos dentro de un radio de 15 m a partir del límite de cada parcela de 10 m². Se consideró que esta es la distancia máxima de influencia de la copa de los árboles encontrados dentro o cerca de las parcelas experimentales. Esta distancia se obtuvo en las parcelas ubicadas en los sitios de selva. Se definió el sexo (masculino, femenino) y el estado fenológico de cada

planta registrada, anotándose si presentaban flores, frutos inmaduros y/o frutos maduros. Se hizo un seguimiento de las plantas etiquetadas observando fenología cada dos meses durante los 32 meses de duración del estudio. Finalmente, se incorporaron las plantas que en el transcurso de los dos años de censo fenológico presentaron estructuras reproductivas.

Análisis de datos

Recuperación de la vegetación después del abandono

Para cada una de las 15 parcelas de estudio, incluyendo los datos de las cuatro subparcelas, se obtuvo la densidad de plantas (número de plantas/4 m²), la riqueza de especies (número de especies/4 m²) y el índice de diversidad de Shannon (H'). El índice de Shannon es sensible a las especies raras por lo que es una de las medidas más usadas de diversidad (Magurran and McGill 2011). Para evaluar diferencias en la estructura de la comunidad regenerativa entre los diferentes usos del suelo (incluyendo los datos de las seis parcelas por cada tipo de uso del suelo) se realizaron curvas de rango-abundancia (Magurran and McGill 2011) considerando a todas las especies registradas en los 32 meses de estudio. En una serie de curvas se destacó el gremio regenerativo (pioneras o no pioneras) de cada especie mientras que en otra serie de curvas se destacó si las especies también se encontraron en la lluvia de semillas, en el banco de semillas, en ambas fuentes de propágulos o en ninguna.

Para evaluar el efecto del tipo de uso agropecuario del suelo y de la distancia al remanente de bosque sobre la dinámica regenerativa de la vegetación, en términos de su estructura, se realizó un análisis de varianza con medidas repetidas (ANOVArep). En este análisis, las variables de respuesta (y variables intra-sujetos) fueron la densidad de plantas, la riqueza de especies y la diversidad de especies, los factores fueron el tipo de uso agrícola del suelo (5 niveles), la distancia a la fuente de propágulos (2 niveles) y el tiempo (11 niveles). Cuando los datos no se ajustaron a una distribución normal se usaron

transformaciones $\log(x+1)$ para datos discretos y \log_{10} para datos continuos.

Para evaluar el efecto del tipo de uso del suelo sobre la composición de especies de la comunidad regenerativa se realizó un análisis de ordenación por escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) y un análisis multivariado por permutaciones (PERMANOVA, con 4999 permutaciones). Para realizar estos análisis, se construyó una matriz cuyas columnas contuvo a los 15 sitios de estudio y los renglones a las especies registradas en todos los sitios. Las celdas de la matriz contuvieron el número de plantas por sitio y por especie a los 32 meses de iniciado el experimento. Con la matriz de sitios-especies se obtuvo otra matriz de similitud de especies entre todas las parejas de sitios. La similitud de especies se cuantificó con el índice de Bray-Curtis basado en abundancia. Finalmente, la matriz de similitud de especies entre sitios se empleó en los análisis de NMDS y PERMANOVA. El valor de stress del NMDS fue usado para evaluar la robustez de la ordenación. Mientras más bajo sea el valor de stress, más confiable es el resultado logrado por la ordenación; una buena ordenación es indicada por valores stress menores a 0.10 (Legendre and Legendre 1998). Todos los análisis fueron realizados en el paquete estadístico R V.3.2.2 (R-Core-Team-R 2015).

Contribución de las diferentes fuentes de regeneración

Combinando los datos obtenidos de las parcelas de cada tipo de uso del suelo, en cada una de las dos distancias (cerca vs. lejos) a los remanentes de bosque, se calculó la densidad acumulada de plántulas leñosas emergidas a lo largo de los 32 meses de estudio, tanto en las charolas empleadas para cuantificar la lluvia de semillas (LLS) como en las exclusiones empleadas para cuantificar el banco de semillas (BS). La contribución relativa (%) de ambas fuentes de propágulos a la cantidad total de plántulas emergidas por cada tipo de uso de suelo y distancia se obtuvo de la siguiente manera: $\%LLS = (LLS * 100)/(LLS + BS)$ y $\%BS = 100 - \%LLS$.

Para evaluar el efecto temporalmente acumulado de la distancia al remanente de bosque y el tipo de uso del suelo sobre la contribución relativa del banco y la lluvia de semillas en la emergencia de plántulas, se realizó un análisis de devianza utilizando modelos lineales

generalizados (GLMs). En el modelo, la variable dependiente fue la proporción acumulada de plántulas provenientes de la lluvia de semillas, mientras que el tiempo (tiempo de abandono) fue una variable independiente continua (regresor) y el uso del suelo (factor con tres niveles) y la distancia a los remanentes de bosque (factor con dos niveles) fueron variables independientes categóricas. Se utilizó un error de tipo binomial usando una función de unión con un vínculo logístico. En un GLM con un error de tipo binomial la devianza explicada por las variables independientes es aproximada a una distribución de χ^2 (Crawley 1993). Cuando un término no fue significativo fue removido del modelo.

Siguiendo el protocolo para evaluar el efecto del tipo de uso del suelo sobre la composición de especies de la comunidad regenerativa (ver sección anterior), se realizó un análisis de NMDS y un análisis multivariado por permutaciones (PERMANOVA, con 4999 permutaciones) para cada tipo de uso del suelo con el fin de determinar la similitud en la composición de especies de la comunidad regenerativa con aquellas del banco y la lluvia de semillas. La matriz del análisis se construyó colocando la identidad de las especies como columnas, el origen de las plántulas en las filas y la abundancia de cada especie en las celdas. Los polígonos obtenidos por los modelos convexos de Hull se usaron para identificar la similitud en la composición de especies. Tanto para los NMDS's como para los PERMANOVAS, el índice de Bray-Curtis se usó como medida de similitud de especies. El valor de stress fue usado para evaluar la ordenación. Finalmente, se calculó el número de especies compartidas, el índice de Sorensen y el índice de Chao-Jaccard basado en la abundancia para determinar el grado de similitud de la comunidad regenerativa con las especies registradas en las distintas fuentes de propágulos (banco y lluvia de semillas). Todos los análisis se llevaron a cabo empleando el paquete estadístico R V.3.2.2 (R-Core-Team-R 2015).

Resultados

Densidad de plantas leñosas y diversidad de especies

Al inicio de la presente investigación se registraron un total de 211 plantas leñosas en las 15 parcelas de estudio y 571 plantas después de 32 meses, mientras que el número total de especies registradas pasó de 59 a 133 especies. En general, la densidad de plantas no varió con el tipo de uso agrícola del suelo pero sí con la distancia a los remanentes de selva (Figura 2, Cuadro 1). Esto último se debió a que, en promedio (para todos los censos), la densidad de plantas fue mayor cerca ($14.8 \pm 1.4 \text{ m}^2$) que lejos (4.7 ± 0.8) de los remanentes de bosque (Figura 2); en los campos de maíz y en los pastizales la densidad de plantas fue considerablemente más baja lejos de los remanentes de bosque. El cacaotal fue el tipo de uso agrícola del suelo que mostró mayor velocidad de regeneración (sobre todo en los primeros cinco meses después del estudio), alcanzando después de 32 meses una densidad de plantas cerca a los remanentes de selva (23.3 ± 11.6) más parecida a la encontrada en los claros (74.3 ± 53.1) y en los sitios de selva madura (45.3 ± 12.17 ; Figura 2).

El número de especies disminuyó con la distancia al remanente de selva en los tres tipos de uso agrícola del suelo, sobre todo en los campos de maíz y en los pastizales; para el índice de diversidad de Shannon aunque existe la misma tendencia las diferencias no fueron significativas (Cuadro 1, Figura 2). La riqueza y diversidad de especies difirieron significativamente en el tiempo, de modo que 32 meses después del abandono, la densidad de plantas, el número y la diversidad de especies en los campos agropecuarios abandonados tendieron a alcanzar los valores observados en la selva madura y en los claros de selva (Cuadro 1). Lejos de los fragmentos de bosque, la recuperación fue menor y sólo la diversidad de especies del cacaotal se acercó a los valores observados en la selva madura y los claros de la selva. La densidad y la diversidad de especies fueron muy parecidas en sitios de selva madura y en claros de selva.

Cuadro 1. ANOVA anidado con medidas repetidas para evaluar el efecto del tipo de uso agropecuario del suelo (TUA) y la distancia a la fuente de propágulos (D) sobre el cambio en la densidad de plantas, la densidad de especies y la diversidad de especies (índice de Shannon) durante 32 meses (tiempo) en sitios con diferente uso del suelo en Chiapas, México. Se muestra los grados de libertad (g.l.), la suma de cuadrado (SC), media de cuadrados (MC), el valor de F y el nivel de significancia asociado (P).

Fuente de variación	g.l.	SC	MC	F	P
Densidad de plántulas					
Entre grupos					
TUA	2	12.11	6.05	0.71	0.56
D	3	25.76	8.59	5.15	0.02
Dentro de grupos					
Tiempo	11	2.40	0.22	5.15	<0.001
Tiempo * TUA	22	1.10	0.05	1.18	0.33
Tiempo * D	33	1.40	0.04	1.026	0.44
Error	132	5.45	0.04		
Densidad de especies					
Entre grupos					
TUA	2	4.75	2.37	0.53	0.64
D	3	13.48	4.49	4.92	0.02
Dentro de grupos					
Tiempo	11	1.55	0.14	5.14	<0.001
Tiempo * TUA	22	0.52	0.02	0.86	0.64
Tiempo * D	33	0.90	0.03	1.43	0.09
Error	110	2.10	0.02		
Índice de Shannon					
Entre grupos					
TUA	2	13.77	6.89	0.40	0.70
D	3	51.75	17.25	3.18	0.07
Dentro de grupos					
Tiempo	11	6.26	0.57	4.17	<0.001
Tiempo * TUA	22	2.17	0.10	0.72	0.78
Tiempo * D	33	4.50	0.14	2.19	0.001
Error	110	6.86	0.06		

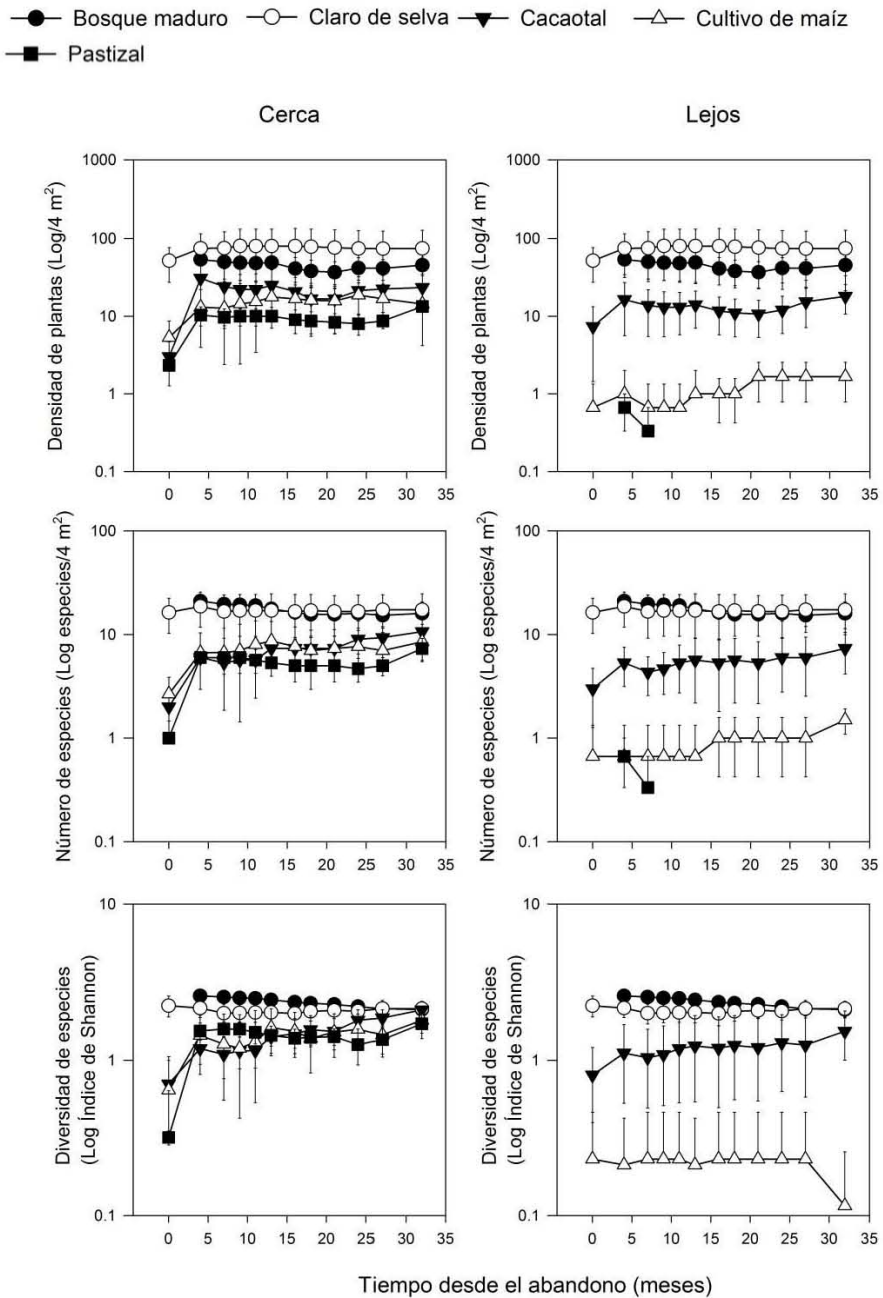


Figura 2. Dinámica de regeneración natural de la comunidad de plantas leñosas, considerando la densidad de plantas, la densidad de especies y la diversidad de especies, a lo largo de tres años en campos abandonados con tres distintos usos agropecuarios del suelo, en sitios de selva madura y en claros naturales de selva, en la región de la Selva Lacandona, Chiapas, México.

Composición de la comunidad regenerativa

La composición florística de la comunidad regenerativa fue significativamente diferente entre los distintos tipos de uso del suelo ($P < 0.001$). El tipo de uso del suelo explicó un 40% de la variación en la composición de los ensamblajes de especies. Sobre los ejes 1 y 2 del NMDS se segregaron los sitios de selva madura, los claros y los cacaotales (hacia la parte derecha del espacio de ordenación) de los campos de maíz y los pastizales (hacia la parte izquierda de la ordenación; Figura 3).

La comunidad vegetal en cacaotales, pastizales, claros e interiores de selva se pareció a un modelo de serie logarítmica (i.e., un pequeño número de especies abundantes y un gran número de especies raras); en cultivos de maíz fue más parecido a un modelo geométrico característico de sitios perturbados (i.e. con pocas especies abundantes y pocas especies raras, Figura 4) (Magurran 1988). Las curvas de rango-abundancia (Figura 4) muestran que la estructura de la comunidad regenerativa en los cacaotales fue más semejante a aquellas encontradas en los sitios de selva madura y claros naturales de selva. En claros, selva madura y cacaotales se registró un mayor número de especies (45, 37 y 27, respectivamente) y de especies raras (con un sólo registro; 25, 20 y 16, respectivamente) que en los campos de maíz (16 especies totales, y 7 especies raras) y los pastizales (20 especies totales y 11 raras). La proporción de especies no pioneras fue de *ca.* 85% en los claros y en la selva madura, 68% en los cacaotales, 58% en pastizales y 36% en cultivos de maíz. La proporción de lianas fue de *ca.* 30% en todos los usos de suelo con excepción de los cacaotales donde esta forma de crecimiento representó solo el 16% de la comunidad regenerativa. El único género encontrado consistentemente en todos los tipos de uso del suelo fue *Brosimum* (*B. alicastrum*, *B. costaricanum*, *B. guianense*).

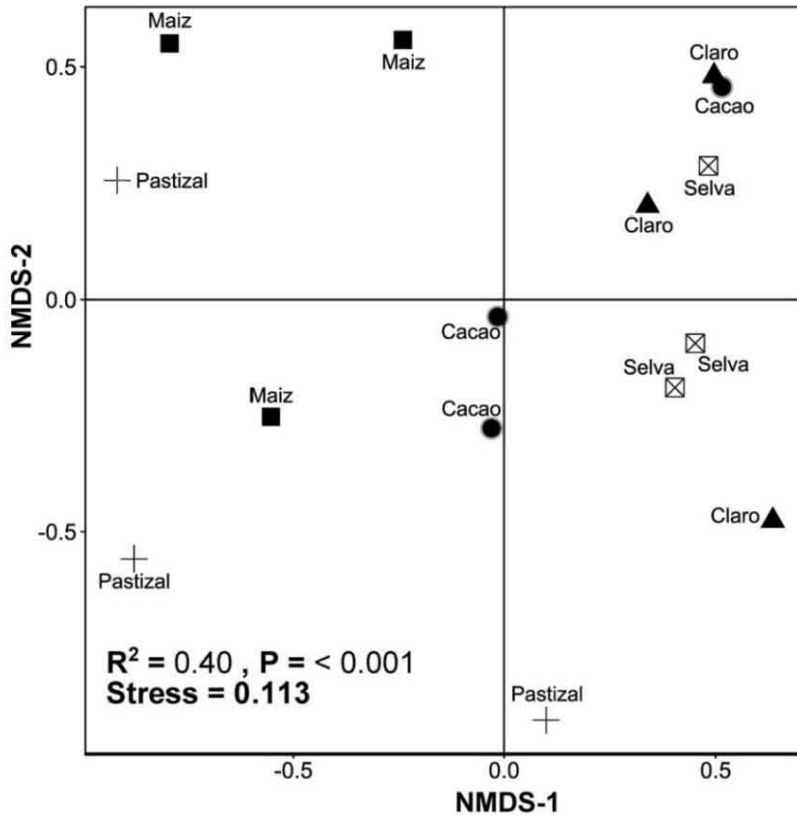


Figura 4. Ordenación NMDS de la comunidad regenerativa de plantas leñosas en sitios con diferente tipo de uso del suelo en la región de La Selva Lacandona, Chiapas. Se muestra el valor de R^2 del PERMANOVA y el valor de stress de la ordenación.

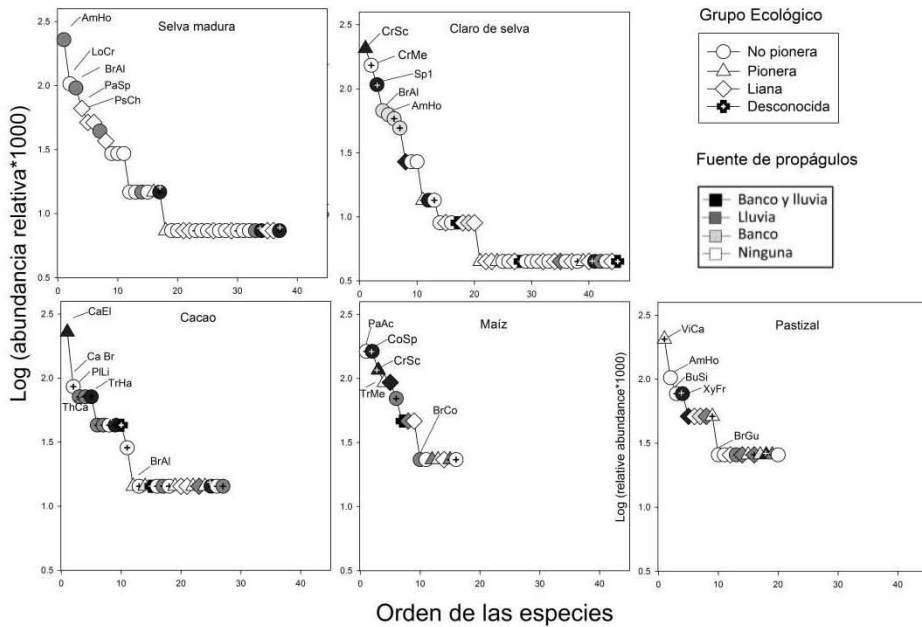


Figura 4. Curvas de rango-abundancia de la comunidad regenerativa de plantas leñosas para sitios de selva madura, claros naturales de selva y de diferentes tipos de uso agrícola del suelo en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Se señala con diferentes figuras el grupo ecológico de las especies (no pionera \circ , pionera Δ , liana \diamond y desconocido \oplus). Con diferentes colores se hace referencia al origen de los propágulos (banco y lluvia de semillas en negro, lluvia de semillas en gris oscuro, banco de semilla en gris claro, no registrado en ninguna fuente en blanco). Se señala con una + al centro de la figura aquellos individuos con origen local. Las claves de las especies fueron: AmHo (*Ampelocera hottlei*), BrAl (*Brosimum alicastrum*), BrCo (*Brosimum costaricanum*), BrGu (*Brosimum guianense*), BuSi (*Bursera simaruba*), CaEl (*Castilla elastica*), CoSp (*Conostegia* sp.), CrMe (*Chrysophyllum mexicanum*), CrSc (*Croton schiedianus*), LoCr (*Lonchocarpus cruentus*), LoGu (*Lonchocarpus guatemalensis*), PsCh (*Psychotria chiapensis*), TrHa (*Trichillia havanensis*), PaAc (*Pachira acuatica*), PLi (*Pleurantodendron lindeli*), Sp1 (Especie desconocida), ThCa (*Theobroma cacao*), TrHa (*Trichillia havanensis*), TrMe (*Trichospermum mexicana*), ViCa (*Vismia camparaguay*), XyFr (*Xylopia frutescens*).

Disponibilidad de propágulos: banco y lluvia de semillas

En un periodo de 32 meses, se registró un total de 43 especies en 425 plántulas que emergieron del banco de semillas y 85 especies en 672 plántulas provenientes de la lluvia de semillas. Las parcelas alejadas de los remanentes de bosque tuvieron un número significativamente menor de plántulas emergidas de ambas fuentes (Cuadro 2), especialmente en los campos de maíz y en los pastizales, donde la densidad de plántulas emergidas fue casi un orden de magnitud menor en las parcelas alejadas que la registrada en las cercanas a los remanentes de bosque (Figura 5). En general, la cantidad acumulada de plántulas emergidas de la lluvia de semillas aumentó con el tiempo mientras que aquella de plántulas proveniente del banco alcanzó en menos de 12 meses una asíntota (Cuadro 2, Figura 5).

Cuadro 2. Resultados del análisis de devianza aplicado para evaluar el efecto del tipo de uso agropecuario del suelo (TUA, cacaotales, maizales y pastizales) y la distancia a remanentes de bosque (D, cerca y lejos) sobre la proporción de plántulas emergidas de la lluvia de semillas a lo largo de 32 meses después del abandono de los campos.

Factor	Devianza (aproximada Chi 2)	r ²	g.l.	P
TUA	1076.36	53.51	4	< 0.001
D	218.57	10.87	1	< 0.001
Tiempo	79.18	3.94	1	< 0.001
TUA × D	433.47	21.55	2	< 0.001
Tiempo × TUA	33.65	1.67	4	0.0045
Tiempo × D	16.07	0.80	1	0.0072
Modelo	1857.3	92.33		
Residual	154.27			
Total	2011.57			

La proporción de plántulas emergidas a partir de la lluvia de semillas fue mayor en sitios de selva y en los cacaotales alejados de la fuente de propágulos, mientras que aquella provenientes del banco de semillas fue mayor en los campos de maíz y pastizal, especialmente en las parcelas alejadas de los remanentes de selva. En los claros de selva, los cacaotales y los campos de maíz cercanos a la fuente de propágulos la contribución relativa de ambas fuentes de propágulos tendió a ser más equitativa (Figura 5). Además, en general, el aporte relativo de propágulos provenientes de las distintas fuentes cambió con el tiempo en casi todos los usos del suelo. En los sitios de selva madura y los cacaotales, el banco de semillas fue la fuente principal de plántulas durante los primeros meses del periodo estudiado situación que se invirtió con el tiempo (Figura 5). Algo semejante ocurrió en los claros de selva, mientras que el banco de semillas fue consistentemente la principal fuente de plántulas en los campos de maíz y en los pastizales, principalmente lejos de los remanentes de bosque.

Composición del banco y la lluvia de semillas

La composición de especies del banco y la lluvia de semillas en claros y sitios de selva madura fue diferente a aquella de la comunidad regenerativa (Figura 6). Un porcentaje muy bajo de especies se compartieron entre las fuentes de propágulos y la comunidad regenerativa (Cuadro 3). En sitios de selva, se compartió el 85% de las especies registradas con el banco de plántulas, mientras que en los claros se compartió más del 50% (Cuadro 3). En los cacaotales, cultivos de maíz y pastizales, la composición de especies de la comunidad regenerativa fue similar a la del banco y la lluvia de semillas (Figura 3). Sin embargo, de acuerdo con los índices de similitud de especies, el porcentaje de especies compartidas con las diferentes fuentes de propágulos varió para cada uso del suelo; en cacaotales y cultivos de maíz se compartió un mayor número de especies con la lluvia de semillas que con el banco de semillas (Cuadro 3), mientras que en pastizales la comunidad regenerativa compartió un número de especies similar con ambas fuentes de propágulos (Cuadro 3).

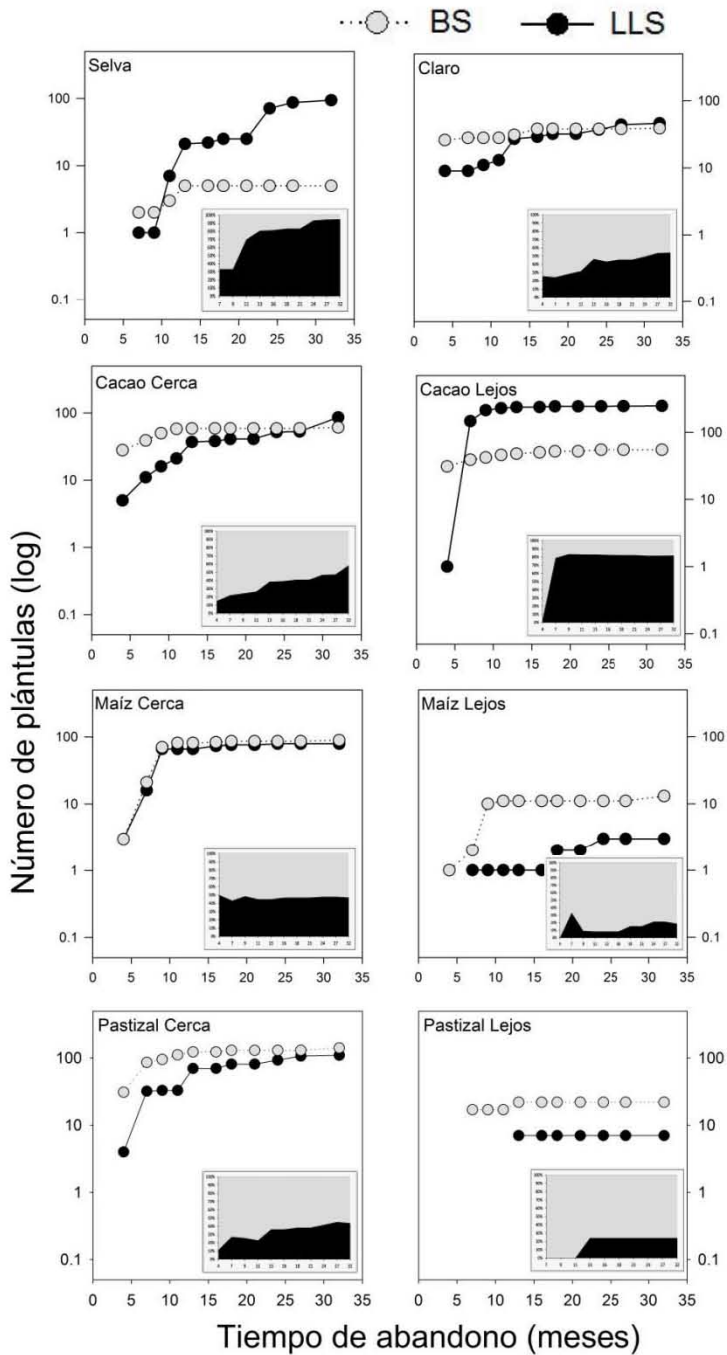


Figura 5. Número acumulado de plántulas emergidas del banco de semillas (BS) y de la lluvia de semillas (LLS), para diferentes tipos de uso del suelo en la región de la Selva Lacandona, Chiapas. En la parte inferior izquierda de cada panel se muestra la contribución relativa acumulada del banco (en gris) y la lluvia (en negro) de semillas al total de plántulas registradas.

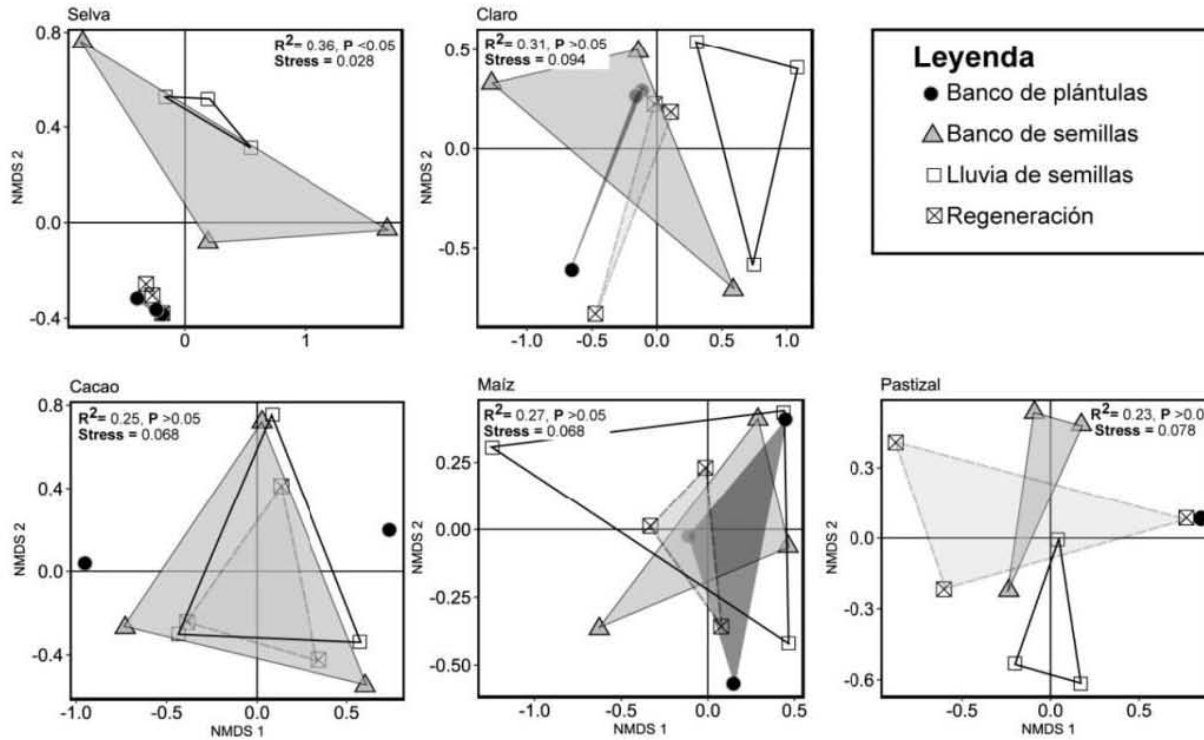


Figura 6. Ordenación NMDS de las distintas fuentes de regeneración y la comunidad regenerativa de plántulas leñosas en selvas, claros de selva, plantaciones de cacao, cultivos de maíz y pastizales ganaderos. Las áreas trianguladas muestran los modelos convexos de Hull para identificar similitudes florísticas entre las distintas fuentes de la regeneración. Debido a que el banco de plántulas fue nulo en algunos sitios no se presentó el modelo de Hull para esta fuente de propágulos en cacaotales y pastizales. Se muestra el valor de R^2 y la P del PERMANOVA en cada una de las gráficas y el valor de stress de la ordenación.

Cuadro 3. Número de especies compartidas entre las especies registradas en el banco de plántulas (B_{Pl}), el banco de semillas (B_S) y la lluvia de semillas (L_S) con la comunidad regenerativa de plantas leñosas (R) para diferentes tipos de uso del suelo en Marqués de Comillas, Chiapas.

Uso del Suelo	Total de especies en regeneración	Especies compartidas			Sorensen			Chao-Jaccard		
		R-B _{Pl}	R-B _S	R-L _S	R-B _{Pl}	R-B _S	R-L _S	R-B _{Pl}	R-B _S	R-L _S
Selva	47	40	2	7	0.92	0.08	0.22	1.00	0.05	0.30
Claro	30	16	9	7	0.44	0.35	0.28	0.66	0.41	0.33
Cacao	45	12	11	21	0.41	0.31	0.54	1.00	0.51	0.37
Maíz	27	5	8	11	0.29	0.40	0.52	0.11	0.47	0.62
Pastizal	27	3	11	11	0.20	0.48	0.46	0.09	0.30	0.28

La especie dominante en la comunidad regenerativa de los sitios de selva madura (*Ampelocera hottlei*) se registró exclusivamente en la lluvia de semillas, mientras que las especies dominantes en la comunidad regenerativa de claros y cacaotales (*Croton schiedianus* y *Castilla elástica*, respectivamente) se encontraron tanto en el banco como en la lluvia de semillas. En cultivos de maíz la especie dominante (*Pachira acuatica*) no fue registrada ni en el banco ni en la lluvia de semillas, sin embargo dentro de la parcela se encontraron varios individuos adultos produciendo flor y/o fruto, por lo que es altamente probable que esta especie provenga de una fuente *in situ* aun cuando no haya sido registrada en la lluvia de semillas. La procedencia de la especie dominante en pastizales fue incierta (Figura 3). Alrededor del 40% de las especies registradas en la lluvia de semilla en plantaciones de cacao, cultivos de maíz y pastizal tuvieron un origen local mientras que para claros y selvas no excedieron el 20%.

Discusión

Recuperación de atributos de la vegetación

El uso del suelo agropecuario representa un régimen de disturbio ecológico que afecta el potencial de regeneración de la vegetación en campos abandonados. Contrario a lo esperado, no se encontró un efecto aislado del tipo de uso del suelo sobre la densidad de plantas y la

diversidad de especies. Aunque los atributos evaluados tendieron a recuperarse en menor grado en usos del suelo con mayor nivel de disturbio, la gran variación encontrada dentro de los tres tipos de uso del suelo estudiados no permitió que se observara un efecto contundente del tipo de uso. En el presente estudio, se evaluó el efecto del uso del suelo sobre la regeneración desde un enfoque tipológico. En este tipo de enfoque se asume que los campos agrícolas que estuvieron expuestos a un tipo de uso (e.g. pastizal o cacaotal) experimentan niveles homogéneos de disturbio. Sin embargo, recientemente se ha discutido si otro tipo de análisis (e.g. de gradientes de disturbio ecológico causados por actividades agropecuarias) sería más eficiente para entender estos efectos (Zermeño-Hernández et al. 2015). Se ha comprobado que diferentes usos de suelo pueden ejercer el mismo nivel del disturbio, mientras que campos con el mismo tipo de uso agrícola pueden llegar a generar niveles de disturbio contrastantes (Zermeño-Hernández et al. 2015). Por lo tanto, para lograr un mejor entendimiento de la dinámica de regeneración natural en campos agrícolas abandonados es necesario considerar la variación de los regímenes de disturbio entre y dentro de los diferentes tipos de uso del suelo. En este contexto, los análisis de gradientes son una herramienta valiosa que puede ayudar a clarificar los efectos del uso de suelos sobre los mecanismos de regeneración.

La distancia a la fuente foránea de semillas tuvo un efecto negativo sobre la densidad de plantas y especies en usos agrícolas con un régimen de disturbio medio a alto. Los cultivos de maíz y los pastizales presentaron el menor número de plantas y especies en parcelas alejadas de los remanentes forestales, sugiriendo que estos sitios experimentaron una limitación en la dispersión. La falta de elementos arbóreos dentro de los cultivos por un lado impide el movimiento de dispersores dentro de los campos agrícolas, lo cual limita la disponibilidad de propágulos provenientes del banco de semillas (Aide and Cavellier 1994, Holl 1999, Zimmerman et al. 2000, Cubiña and Aide 2001, Hooper et al. 2005). Además, los usos de suelo más extensos y severos, como los pastizales, generalmente presentan condiciones microambientales adversas (e.g. alta oscilación térmica, mayor déficit de humedad y alta radiación solar) y suelos empobrecidos (e.g. menor contenido de nitrógeno, fósforo y materia orgánica) que reducen la

capacidad de germinación, el establecimiento y la sobrevivencia de las plantas leñosas (Holl 1999, Zermeño-Hernández et al. 2015). Por otro lado, las parcelas cercanas a las fuentes de propágulos alcanzaron un número de especies y plantas similar al encontrado en claros de selva y sitios de bosque maduro. Resultados similares se han encontrado en otros bosques neotropicales donde la presencia y cercanía de fuentes de propágulos incrementó el potencial y la velocidad de regeneración natural, incluso en bosques secundarios derivados de usos de suelo intensivos (Martínez-Garza and González-Montagut 1999, Martínez-Ramos et al. 2016). Por lo tanto, conservar fragmentos forestales en paisajes agropecuarios favorece los procesos de regeneración natural de la selva y puede derivar en la generación de bosques secundarios más diversos.

Usos del suelo agroforestales, con menores niveles de disturbio, como las plantaciones de cacao no se ven afectados por la distancia a la fuente de propágulos. Generalmente los sistemas agroforestales como los cacaotales cuentan con un dosel forestal diverso y desarrollado que provee características atractivas para especies de animales de selva que funcionan como dispersores de semillas (Estrada et al. 1993, 1994, 1997, Moguel and Toledo 1999, Perfecto and Vandermeer 2008, Zárate et al. 2014). Usualmente estos usos del suelo mantienen especies de árboles del bosque maduro para proveer de sombra a las especies cultivadas. Estos árboles de sombra funcionan como fuentes de semillas permanentes y forman bancos de plántulas que disparan los procesos de regeneración natural. Por ejemplo, en uno de los cacaotales estudiados se contabilizaron casi 500 plántulas de *Castilla elastica* en un metro cuadrado de bosque. Los efectos denso-dependientes y la depredación por herbívoros y patógenos eliminaron la mayor proporción de estas plántulas, sin embargo, aquellas que lograron saltar estos filtros formaron parte de la comunidad regenerativas establecida hasta los 32 meses que duró el estudio. Además, el tipo de manejo asociado a estos usos agrícolas del suelo generalmente permite mantener altos contenidos de materia orgánica y una buena estructura del suelo (Eghball et al. 1994). Con esto se favorece la persistencia y viabilidad del banco de semillas y la capacidad de rebrote, así como la probabilidad de sobrevivencia de las plantas que se establecen (Kennard et al. 2002, Benton et al. 2003). De modo que, independientemente de su extensión,

aquellos usos del suelo que cuentan con un dosel desarrollado y bajos niveles de disturbio, favorecen el establecimiento de una comunidad regenerativa diversa, similar a la encontrada en claros de selva o en el sotobosque de un bosque maduro.

Composición de la comunidad regenerativa

Los resultados de este estudio mostraron que el tipo de uso del suelo agropecuario afecta la composición florística de la comunidad regenerativa temprana. El análisis de ordenación NMDS mostró una mayor asociación de las plantaciones de cacao con claros y sitios de selva, mientras que los cultivos de maíz y los pastizales estuvieron fuertemente segregados con una composición florística muy diferente. Numerosos estudios de sucesión ecológica en cronosecuencias muestran que cuando el régimen de disturbio ocasionado por el manejo agrícola del suelo es bajo, como ocurre en los sistemas agroforestales, la abundancia, el área basal, la biomasa y la riqueza de especies se recuperan rápidamente (Zimmerman et al. 1995, Aide et al. 1996, 2000, Guariguata and Ostertag 2001, Chazdon et al. 2003, 2007, Arroyo-Rodríguez et al. 2015). Sin embargo, pueden pasar décadas para que la composición de especies leñosas sea similar a la del bosque maduro (Fernandes and Sanford 1995, Aide et al. 1996, 2000, Benítez-Malvido 2006). Los resultados del presente estudio indican que atributos como la diversidad de especies y la composición de la comunidad regenerativa en usos de suelo agrícolas con niveles bajos de disturbio se recuperan en el corto plazo. En contraste, aquellos usos del suelo que imponen un mayor nivel de disturbio, como los pastizales ganaderos, podrían generar bosques secundarios con una composición de especies diferente a la del bosque maduro (Mezquita et al. 2015).

La estructura de la comunidad y la dominancia de las especies variaron en función del tipo de uso agropecuario del suelo. La baja severidad del disturbio infligido por los cacaotales permite que al abandonarse estos campos se desarrolle una comunidad regenerativa con una composición similar a la de claros y sitios de bosque maduro, con una especie abundante y una gran cantidad de especies raras. *Castilla elastica* fue la especie más importante para la regeneración inicial en cacaotales. *C. elastica* es un árbol emergente del dosel que estuvo entre las diez especies más importantes en claros y sitios de

bosque maduro; es una especie demandante de luz que prospera en sitios perturbados. En pastizales, la proporción de especies raras es mucho menor y la especie dominante es *Vismia camparaguay*, una especie pionera que se favorece por el disturbio, pero tiene características ecológicas diferentes a las de *C. elastica*. Esta especie es una colonizadora agresiva en pastizales sujetos a podas y quemas frecuentes, tiene altas tasas de rebrote y crece rápidamente en ambientes con alta radiación lumínica, además es una especie inhibidora del establecimiento de otras especies (Mesquita et al. 2015). Los cultivos de maíz presentaron una mayor equitatividad en las especies dominantes y una baja proporción de especies raras. *Pachira acuática*, una especie típica de bosque maduro, fue la especie dominante. Las especies que dominan la comunidad regenerativa en cacaotales y cultivos de maíz podrían estar favoreciendo el proceso de regeneración natural y sucesión ecológica después del abandono. Sin embargo, el establecimiento y dominancia de especies como *V. camparaguay* en pastizales podría cambiar la trayectoria de la sucesión y generar bosques secundarios monoespecíficos, altamente simplificados, como ha ocurrido en otros bosques del Neotrópico (Mesquita et al. 2015, Martínez-Ramos et al. 2016).

En cuanto a la proporción de grupos ecológicos, las especies no pioneras estuvieron altamente representadas en las plantaciones de cacao (68%). Los cacaotales de la región de Marqués de Comillas son sistemas rústicos de sombra que conservan un dosel desarrollado de especies arbóreas nativas características del bosque maduro. El sotobosque de estos sistemas agroforestales se caracterizó por presentar bajos niveles de luz y la alta humedad relativa. Estas condiciones microambientales, similares a las de bosque maduro, pudieron favorecer la germinación, el establecimiento y la persistencia de especies no pioneras en la penumbra del sotobosque (Poorter 2001, Martínez-Ramos 1985, Whitmore 1983, Garwood 1989). Además, las especies no pioneras presentaron lentas tasas de crecimiento (datos no publicados) y estrategias conservadoras en el uso de recursos (Lohbeck et al. 2013). Esto podría representar una disyuntiva entre la recuperación de atributos de la comunidad (*e.g.* la diversidad y la composición) y la velocidad con la que se desarrolla la vegetación en sistemas agroforestales.

Por otro lado, la proporción de especies no pioneras fue mayor en pastizales (58%) que en cultivos de maíz (36 %). Este resultado es similar al encontrado por Benítez-Malvido et al. (2001) quienes encontraron una mayor presencia de especies no pioneras en pastizales que en bosques secundarios. La presencia de una alta proporción de especies no pioneras en pastizales, podría estar relacionada con la disponibilidad de propágulos provenientes de los fragmentos de bosque. En nuestro estudio la mayor proporción de especies no pioneras se registró en las parcelas cercanas a los remanentes de selva. Varios estudios han reportado que una vez que las especies no pioneras evaden la barrera de la dispersión pueden llegar a ser más exitosas que las pioneras en ambientes con condiciones estresantes como las que existen en los pastizales (Montagnini et al. 1995, Martínez-Garza and González-Montagut 1999, Benítez-Malvido et al. 2001, Hooper et al. 2002). Además, estas especies presentan algunos atributos, como semillas grandes, con niveles altos de recursos maternos que les permiten establecerse en sitios degradados (Nepstad et al. 1990, Benítez-Malvido et al. 2001, Camargo et al. 2002, Doust et al. 2006). Sumado a lo anterior, se ha reportado que en pastizales abandonados, las especies pioneras tienen mayores niveles de depredación de semillas que las especies no pioneras (Nepstad et al. 1996, Garcia-Orth and Martinez-Ramos 2008). La cercanía de las fuentes de propágulos en cultivos altamente degradados, como los pastizales, favorece el establecimiento y crecimiento de especies no pioneras en etapas tempranas de la sucesión, promoviendo en un menor tiempo el desarrollo de un bosque secundario estructuralmente más complejo y diverso.

Por otro lado, el disturbio generado por la intensificación y el uso prolongado del suelo en los monocultivos como el maíz favoreció la predominancia de especies pioneras. A pesar de que los monocultivos como el maíz generalmente tienen superficies pequeñas (<2 ha), lo que les confiere una mayor cercanía a fuentes de propágulos aledañas, la comunidad de plantas estuvo dominada por especies típicas de etapas tempranas de la sucesión (*Cecropia peltata*, *Piper spp.*, *Croton schiedianus*, *Trichospermum mexicana*) (Ochoa-Gaona et al. 2007, Zermeño-Hernández et al. 2016). Las especies pioneras explotan eficientemente los altos niveles de radiación solar y los bajos niveles de

recursos que prevalecen en este tipo de uso agrícola (Grubb 1977, Gómez-Pompa and Vázquez-Yanes 1985, Zermeño-Hernández et al. 2016). De modo que la reducida disponibilidad de propágulos y las condiciones ambientales inadecuadas generadas por las prácticas agrícolas asociadas a los monocultivos, favorecieron la presencia de especies pioneras al menos durante el inicio de la sucesión.

Efecto del uso del suelo y la distancia al remanente de bosque sobre la disponibilidad de propágulos

Este estudio muestra que la distancia a la fuente de propágulos reduce tanto la lluvia como el banco de semillas en cultivos con altos niveles de disturbio como los cultivos de maíz y los pastizales. Al igual que en muchos otros estudios, nosotros encontramos que muy pocas semillas logran dispersarse desde los bordes de los fragmentos forestales hasta campos abiertos sin vegetación (Aide and Cavelier 1994, Holl 1999, Martínez-Garza and González-Montagut 1999, Martínez-Garza et al. 2009). Mientras más de 100 plántulas emergieron de la lluvia de semillas en pastizales cercanos a los remanentes de selva, solamente siete lograron alcanzar las parcelas establecidas a 100 metros del borde y todas fueron de especies pioneras. Esto demuestra que en ausencia de árboles remanentes dentro de los campos cultivados, que provean protección y alimento a los animales dispersores, la limitación en la dispersión representa una barrera importante que reduce la capacidad de regeneración de la selva. Análisis de imágenes de satélite, a la escala de paisaje y de región, han mostrado que la regeneración de bosques secundarios se da principalmente en las cercanías y bordes de los fragmentos de bosque que quedan como remanentes en el paisaje (Sloan et al. 2016). En estos casos, la presencia de árboles aislados o de perchas vivas en los campos abiertos es fundamental para atraer especies de aves y murciélagos frugívoras que depositen semillas bajo su copa y favorezcan el establecimiento de especies leñosas (Guevara and Laborde 1993, Slocum 2001, Guevara et al. 2004).

Además de lo anterior, en el presente estudio se encontró que en un periodo de 12 meses el banco de semillas se agota independientemente del uso agropecuario del suelo. Como consecuencia, la importancia relativa del banco de semillas se reduce con el tiempo en los claros de la selva y en algunos usos del suelo como

el cacaotal. Debido a que muchas de las semillas de especies típicas del bosque maduro pierden rápidamente su viabilidad, tienden a germinar muy rápidamente después de su diseminación (Gómez-Pompa and Vázquez-Yanes 1985, Garwood 1989, Vázquez-Yanes and Orozco-Segovia 1993). Aunque las especies pioneras pueden permanecer latentes bajo el dosel inalterado de la selva por periodos prolongados en ausencia de factores que disparen la germinación (e.g. un año en *Cecropia obtusifolia*), en condiciones de alta iluminación estas especies germinan rápidamente (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990). Por lo que, tanto para especies pioneras como para no pioneras, la capacidad de regeneración a partir del banco de semillas se pierde en un periodo menor a 15 meses. En estos casos la disponibilidad de propágulos depende principalmente de la lluvia de semillas como la principal fuente para el reclutamiento de especies, como también se ha mostrado para algunas especies en el bosque maduro (Álvarez-Buylla and Martínez-Ramos 1990).

Importancia relativa de las fuentes de propágulos en la regeneración natural de la comunidad leñosa

La importancia relativa del banco y la lluvia de semillas como fuente de propágulos fue diferente entre los usos del suelo estudiados. Se ha documentado ampliamente que la lluvia de semillas es fundamental para la regeneración y el mantenimiento de la diversidad en el sotobosque del bosque maduro (Martínez-Ramos and Soto-Castro 1993, Webb and Peart 1999, Benítez-Malvido et al. 2001, Wright 2002, Poorter et al. 2008). En contraste, en este estudio, la comunidad regenerativa compartió solo el 15% de las especies con la lluvia de semillas mientras que más del 85% de las especies se compartieron con el banco de plántulas (Figura 6, Cuadro 3). Estos resultados sugieren que el banco de plántulas es una valiosa fuente de propágulos en el bosque maduro y los claros naturales de selva. La reducida lluvia de semillas registrada en los claros y en los sitios de bosque maduro puede estar explicada, en parte, por: (i) la presencia de una gran cantidad de especies recalcitrantes en el sotobosque, las cuales no permanecen en el suelo por mucho tiempo y germinan rápidamente formando bancos de plántulas y (ii) la remoción de semillas por herbívoros pequeños (e.g. hormigas y roedores pequeños) detectada en las trampas de lluvia de semillas. Estudios experimentales en bosques tropicales de América han

encontrado que la depredación de semillas es un mecanismo clave que regula el recambio de especies en el sotobosque (Myster 2003, 2008). Así que, la remoción de semillas, que es un indicador de depredación, pudo haber aminorado la importancia de la lluvia de semillas en los claros y el bosque maduro.

En cacaotales y cultivos de maíz más del 40% de las especies germinadas a partir de la lluvia de semillas estuvo también presente como plántulas en la comunidad regenerativa. Estos resultados sugieren que en usos de suelo que mantienen árboles reproductivos del bosque maduro (*i.e.* en las plantaciones de cacao) o que tienen superficies pequeñas (*i.e.* en el caso de los cultivos de maíz) la lluvia de semillas es un mecanismo clave para la regeneración de especies leñosas. Por otro lado, en los pastizales ganaderos el banco de plántulas fue muy incipiente, y el banco y la lluvia de semillas tuvieron el mismo aporte relativo a la regeneración. Por lo tanto, el papel de las diferentes fuentes de propágulos en la regeneración de la vegetación leñosa depende del uso del suelo previo al abandono.

Finalmente, las fuentes de semillas foráneas tuvieron una importante representación en la regeneración. Alrededor del 40% de las especies registradas en plantaciones de cacao, cultivos de maíz y pastizales procedió de fuentes de semillas foráneas. La cercanía de los sitios estudiados con la Reserva de la Biósfera Montes Azules podría estar explicando estos resultados. Es probable que una alta proporción de especies leñosas sean dispersadas desde la reserva a través de vectores animales o por viento (Martínez-Garza and González-Montagut 1999). Estos resultados sugieren que las reservas y fragmentos forestales tienen un papel importante al promover el crecimiento de bosques secundarios más diversos en paisajes agropecuarios.

Conclusiones

La capacidad de regeneración del bosque en campos agrícolas abandonados en el Neotrópico es alta si: (i) el disturbio generado por el uso del suelo previo al abandono no es muy severo y (ii) existen fuentes de propágulos cercanas a los campos abandonados. Durante los primeros años del abandono la disponibilidad de propágulos es esencial

para que la regeneración ocurra. Los resultados del presente estudio muestran que en presencia de remanentes de bosque algunos atributos como la densidad de plantas y especies pueden recuperarse en los primeros años del abandono, sin embargo, otros atributos como la composición de especies son más difíciles de recuperar. Si el uso de suelo es muy severo, la composición de la comunidad regenerativa puede contener un conjunto de especies distintas a las del bosque remanente cercano y desarrollar bosques secundarios empobrecidos distintos a los encontrados antes del disturbio. En usos del suelo donde además existe una limitación en la dispersión y la regeneración natural es lenta o nula, la implementación de medidas que faciliten la colonización de semillas a campos abiertos será indispensable para iniciar los procesos de regeneración natural y sucesión ecológica. Por ejemplo, en usos del suelo con fuertes regímenes de disturbio, como los ocasionados por los pastizales ganaderos, la presencia de cercos vivos o de árboles aislados al interior del campo facilitará la movilización de semillas dispersadas por animales. Si bien, se ha observado que estos elementos funcionan mejor para especies generalistas, este tipo de conexiones mejora en parte la movilidad de algunos organismos (e.g. aves, murciélagos, mariposas) en ambientes fragmentados (Flores-Ramírez and Ceccon 2014). Nuestros resultados resaltan la importancia de conservar fragmentos de bosque en los paisajes agroforestales para asegurar la recuperación de campos agrícolas abandonados. Integrar los múltiples factores que intervienen en la regeneración de campos agrícolas abandonados, así como entender el papel que juega el tipo de uso agrícola del suelo previo al abandono sobre la recuperación de los bosques secundarios, incrementará nuestra habilidad para predecir y manejar de una manera adecuada los bosques húmedos neotropicales.

Literatura citada

- Aide, T. M., and J. Cavelier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2:219–229.
- Aide, T. M., M. L. Clark, H. R. Grau, D. López-Carr, M. A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M. J. Andrade-Núñez, and M. Muñiz. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean

- (2001–2010). *Biotropica* 45:262–271.
- Aide, T. M., and H. R. Grau. 2004. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science* 305:1915–1916.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario, and M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:77–86.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario, and M. Serrano. 1996. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:77–86.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera, and H. Marcano-Vega. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8:328–338.
- Álvarez-Buylla, E. R., and M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84:314–325.
- Alvarez-Loayza, P., L. F. Alves, P. Ashton, P. Balvanera, M. L. Bastian, P. J. Bellingham, E. Van Den Berg, L. Bernacci, P. Conceição, L. Blanc, K. Böhning-gaese, P. Boeckx, B. Boyle, M. Bradford, F. Q. Brearley, B. Hockemba, S. Bunyavejchewin, C. L. Matos, M. Castillo-santiago, L. M. Eduardo, S. Chai, Y. Chen, R. K. Colwell, C. L. Robin, C. Clark, D. B. Clark, A. Deborah, H. Culmsee, K. Damas, H. S. Dattaraja, G. Dauby, P. Davidar, S. J. Dewalt, J. Doucet, A. Duque, G. Durigan, K. A. O. Eichhorn, V. Pedro, E. Eler, C. Ewango, N. Farwig, K. J. Feeley, L. Ferreira, R. Field, T. Ary, D. O. Filho, C. Fletcher, O. Forshed, G. Fredriksson, T. Gillespie, G. Amarnath, D. M. Griffith, J. Grogan, N. Gunatilleke, D. Harris, R. Harrison, A. Hector, J. Homeier, N. Imai, A. Itoh, P. A. Jansen, C. A. Joly, B. H. J. De Jong, K. Kartawinata, E. Kearsley, D. L. Kelly, D. Kenfack, K. Kitayama, R. Kooyman, E. Larney, S. Laurance, W. F. Laurance, J. Michael, I. Leao, S. G. Letcher, J. Lindsell, X. Lu, A. Mansor, A. Marjokorpi, E. H. Martin, H. Meilby, F. P. L. Melo, D. J. Metcalfe, P. Vincent, J. P. Metzger, J. Millet, D. Mohandass, C. Juan, H. Nagamasu, R. Nilus, S. Ochoa-gaona, E. Paudel, A. Permana, T. F. Maria, F. Rovero, A. H. Rozak, B. A. Santos, F. Santos, S. K. Sarker, M. Satdichanh, C. B. Schmitt, J. Schöngart, M. Tabarelli, J. Tang, N. Targhetta, I. Theilade, D. W. Thomas, P. Tchouto, J. Hurtado, J. L. C. H. Van Valkenburg, T. Van Do, H. Verbeeck, V. Adekunle, S. A. Vieira, P. Alvarez-loayza, L. F. Alves, E. Van Den Berg, and L. Bernacci. 2015. An estimate of the number of

- tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:7472–7477.
- Andreasen, C., H. Stryhn, and J. C. Streibig. 1996. Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of applied ecology* 33:619–626.
- Arroyo-Rodríguez, V., F. P. L. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R. L. Chazdon, J. A. Meave, N. Norden, B. A. Santos, I. R. Leal, and M. Tabarelli. 2015. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*.
- Balvanera, P. 2012. Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Revista Ecosistemas* 21:136–147.
- Bdegaard, F. 2000. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society* 71:583–597.
- Benítez-Malvido, J. 2006. Effect of low vegetation on the recruitment of plants in successional habitat types. *Biotropica* 38:171–182.
- Benítez-Malvido, J., A. M. González-Di Pierro, R. Lombera, S. Guillén, and A. Estrada. 2014. Seed source, seed traits, and frugivore habits: Implications for dispersal quality of two sympatric primates. *American Journal of Botany* 101:970–978.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, J. L. C. Camargo, and I. D. K. Ferraz. 2005. Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21:397–406.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, and E. Ceccon. 2001. Seed rain vs. seed bank and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertationes Botanicae* 346:185–203.
- Benton, T. G., J. A. Vickery, and J. D. Wilson. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18:182–188.
- Boucher, D. H., J. H. Vandermeer, I. G. de la Cerda, M. A. Mallona, I. Perfecto, N. Zamora, I. Granzow de la Cerda, M. A. Mallona, I. Perfecto, and N. Zamora. 2001. Post-agriculture versus post-hurricane succession in southeastern Nicaraguan rain forest. *Plant Ecology* 156:131–137.

- Boucher, D., M. Martínez-Ramos, K. D. Holl, D. Griffith, R. Cole, A. Bonesso-Sampaio, and D. Lawrence. (n.d.). Predicting the forest regeneration capacity of managed neotropical landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*.
- Brancalion, P. H. S., D. Schweizer, U. Gaudare, J. R. Manguiera, F. Lamonato, F. T. Farah, A. G. Nave, and R. R. Rodrigues. 2016. Balancing economic costs and ecological outcomes of passive and active restoration in agricultural landscapes: the case of Brazil. *Biotropica* 48:856–867.
- Bray, D. B., and P. Klepeis. 2005. Deforestation , Forest Transitions , and Institutions for Sustainability in Southeastern Author (s): DAVID BARTON BRAY and PETER KLEPEIS Source : Environment and History , Vol . 11 , No . 2 (May 2005), pp . 195-223 Published by : White Horse Press Sta. Environmental and History 11:195–223.
- Brown, S., and A. E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1–32.
- Camargo, J. L. C., I. D. K. Ferraz, and A. M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* 10:636–644.
- Carpenter, F. L., S. P. Mayorga, E. G. Quintero, and M. Schroeder. 2001. Land-use and erosion of a Costa Rican Ultisol affect soil chemistry, mycorrhizal fungi and early regeneration. *Forest Ecology and Management* 144:1–17.
- Ceccon, E., and P. Hernández. 2009. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 57:257–269.
- Chapin, F. S. I., P. A. Matson, and P. M. Vitousek. 2011. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Second. Springer, New York.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51–71.
- Chazdon, R. L. 2008a. *Second Growth: Chance and determinism in tropical forest succession*. Wiley, Chicago.
- Chazdon, R. L. 2008b. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. Pages 384–408 *in* W. P. Carson, S. A. Schnitzer, and Smithsonian Tropical Research, editors. *Tropical Forest Community*

- Ecology. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Chazdon, R. L. 2008c. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320:1458.
- Chazdon, R. L. 2014. *Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., S. Careaga, C. Webb, and O. Vargas. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs* 73:331–348.
- Chazdon, R. L., and M. R. Guariguata. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica* 48:716–730.
- Chazdon, R. L., C. A. Harvey, O. Komar, D. M. Griffith, B. G. Ferguson, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, and M. van Breugel. 2009a. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 41:142–153.
- Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, and B. Finegan. 2007. Rates of changes in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362:273–289.
- Chazdon, R. L., C. A. Peres, D. Dent, D. Sheil, A. E. Lugo, D. Lamb, N. E. Stork, and S. E. Miller. 2009b. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* 23:1406–1417.
- Chazdon, R. L., and M. Uriarte. 2016. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. *Biotropica* 48:709–715.
- Cramer, V. A., R. J. Hobbs, and R. J. Standish. 2008. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology & Evolution* 23:104–112.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists methods in ecology*. Blackwell Scientific Publications.
- Cubiña, A., and T. M. Aide. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33:260–267.

- DeFries, R., A. Hansen, B. L. Turner, R. Reid, and J. Liu. 2007. Land use change around protected areas: management to balance human needs and ecological function. *Ecological Applications* 17:1031–1038.
- Doust, S. J., P. D. Erskine, and D. Lamb. 2006. Direct seeding to restore rainforest species: Microsite effects on the early establishment and growth of rainforest tree seedlings on degraded land in the wet tropics of Australia. *Forest Ecology and Management* 234:333–343.
- Egan, J. F., and D. A. Mortensen. 2012. A comparison of land-sharing and land-sparing strategies for plant richness conservation in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 22:459–471.
- Eghball, B., L. N. Mielke, D. L. McCallister, and J. W. Doran. 1994. Distribution of organic carbon and inorganic nitrogen in a soil under various tillage and crop sequences. *J. Soil Water Conserv* 49:201–205.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. Meritt. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16:309–318.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. Meritt. 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 17:229–241.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. A. Meritt. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 6:19–43.
- Ewel, J., C. Berish, B. Brown, N. Price, and J. Raich. 1981. Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. *Ecology* 62:816–829.
- Falconer, J. 1996. Developing Research Frames for Non-Timber Forest Products. Pages 143–160 *in* M. Ruiz Pérez and J. E. M. Arnold, editors. *Current Issues in Non-Timber Forest Products Research*. Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia.
- FAO. 2009. Situación de los bosques del mundo, 2009. Food & Agriculture Org., Roma, Italia.
- Fattorini, M., and S. Halle. 2004. The dynamic environmental filter model: how do filtering effects change in assembling communities after disturbance. Pages 96–114 *in* Vicky M. Temperton, Richard J. Hobbs, Tim Nuttle, and S. Halle, editors. *Assembly rules and restoration*

- ecology: Bridging the gap between theory and practice. Society for Ecological Restoration International, Island Press, Washington, D.C.
- Fernandes, D. N., and R. L. Sanford. 1995. Effects of recent land-use practices on soil nutrients and succession under tropical wet forest in Costa Rica. *Conservation Biology* 9:915–922.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47:295–321.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11:119–124.
- Finegan, B., and R. Nasi. 2004. The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. Pages 153–197 *in* G. Schroth, G. A. B. da Fonseca, C. Harvey, C. Gascon, H. L. Vasconcellos, and M.-A. N. Izac, editors. *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press.
- Fischer, J., D. J. Abson, V. Butsic, M. J. Chappell, J. Ekroos, J. Hanspach, T. Kuemmerle, H. G. Smith, and H. von Wehrden. 2014. Land sparing versus land sharing: Moving forward. *Conservation Letters* 7:149–157.
- Fischer, J., P. Batary, K. S. Bawa, L. Brussaard, M. J. Chappell, Y. Clough, G. C. Daily, J. Dorrough, T. Hartel, L. E. Jackson, A. M. Klein, C. Kremen, T. Kuemmerle, D. B. Lindenmayer, H. A. Mooney, I. Perfecto, S. M. Philpott, T. Tschardtke, J. Vandermeer, T. C. Wanger, and H. Von Wehrden. 2011. Conservation: Limits of Land Sparing. *Science* 334:593–593.
- Fischer, J., B. Brosi, G. C. Daily, P. R. Ehrlich, R. Goldman, J. Goldstein, D. B. Lindenmayer, A. D. Manning, H. A. Mooney, L. Pejchar, J. Ranganathan, and H. Tallis. 2008. Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:380–385.
- Fitzherbert, E. B., M. J. Struebig, A. Morel, F. Danielsen, C. A. Brühl, P. F. Donald, and B. Phalan. 2008. How will oil palm expansion affect biodiversity? *Trends in Ecology & Evolution* 23:538–545.
- Flores-Ramírez, E., and E. Ceccon. 2014. La restauración de corredores en paisajes fragmentados ¿mejora la dinámica de las especies? Evidencias experimentales. Pages 11–23 *Aspectos ecológicos, microbiológicos y fisiológicos de la restauración de ambientes*

- degradados de zonas áridas. Aportes de investigaciones Argentina, Chile, Venezuela y México. Inca Editorial Talleres Gráficos Cooperativa de Trabajo Ltda., Mendoza, Argentina.
- Fujisaka, S. A. M., G. Escobar, and E. Veneklaas. 1998. Plant community diversity relative to human land uses in an Amazon forest colony. *Biodiversity and Conservation* 7:41–57.
- García-Orth, X., and M. Martínez-Ramos. 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* 16:435–443.
- Garwood, N. 1989. Tropical soil seed banks: a review. Pages 149–209 *in* L. M.A., P. V.T, and R. L. Simpson, editors. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press. New York, NY, USA, San Diego, Ca.
- Geist, H. J., and E. F. Lambin. 2002. Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation Tropical forests are disappearing as the result of many pressures, both local and regional, acting in various combinations in different geographical locations. *Bioscience* 52:143–150.
- Gerber, J. F. 2011. Conflicts over industrial tree plantations in the South: Who, how and why? *Global Environmental Change* 21:165–176.
- Gómez-Pompa, A., and A. Kaus. 1999. From pre-hispanic to future conservation alternatives: lessons from Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:5982–6.
- Gómez-Pompa, A., and C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. Pages 1–25 *in* A. Gómez-Pompa and S. Del Amo R., editors. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico*. Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos, Editorial Alhambra Mexicana, México, D.F.
- Graesser, J., T. M. Aide, H. R. Grau, and N. Ramankutty. 2015. Cropland/pastureland dynamics and the slowdown of deforestation in Latin America. *Environmental Research Letters* 10:34017.
- Grau, H. R., and M. Aide. 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society* 13:16.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant

- communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews* 52:107–145.
- Guariguata, M. R. 1990. Landslide Disturbance and Forest Regeneration in the Upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology* 78:814–832.
- Guariguata, M. R., and R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185–206.
- Guevara, S., and J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Plant Ecology* 107:319–338.
- Guevara, S., J. Laborde, and G. Sánchez-Rios. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36:99–108.
- Harvey, C., O. Komar, R. Chazdon, B. Ferguson, B. Finegan, D. Griffith, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, and L. Soto-Pinto. 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology* 22:8–15.
- Hobbs, R. J., and V. A. Cramer. 2007. Why Old Fields? Socioeconomic and Ecological Causes and Consequences of Land Abandonment. Pages 1–14 *in* V. Cramer and R. Hobbs, editors. *Old fields. Dynamics and restoration of abandoned farmland*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Höbinger, T., S. Schindler, B. S. Seaman, T. Wrbka, and A. Weissenhofer. 2012. Impact of oil palm plantations on the structure of the agroforestry mosaic of La Gamba, southern Costa Rica: Potential implications for biodiversity. *Agroforestry Systems* 85:367–381.
- Hole, D. G., A. J. Perkins, J. D. Wilson, I. H. Alexander, P. V. Grice, and A. D. Evans. 2005. Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation* 122:113–130.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31:229–242.
- Holling, C. S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems* 4:390–405.

- Hooper, E., R. Condit, and P. Legendre. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12:1626–1641.
- Hooper, E., P. Legendre, and R. Condit. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Ecology* 42:1165–1174.
- Houghton, R. A., D. L. Skole, C. A. Nobre, J. L. Hackler, K. T. Lawrence, and W. H. Chomentowski. 2000. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature* 403:301–304.
- Jakovac, C. C., F. Bongers, T. W. Kuyper, R. C. G. Mesquita, M. Pe??a-Claros, and T. Nakashizuka. 2016. Land use as a filter for species composition in Amazonian secondary forests. *Journal of Vegetation Science* 27:1104–1116.
- Keenan, R. J., G. A. Reams, F. Achard, J. De Freitas, A. Grainger, and E. Lindquist. 2015. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management* 352:9–20.
- Kennard, D. K., K. Gould, F. E. Putz, T. S. Fredericksen, and F. Morales. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162:197–208.
- Kladivko, E. J. 2001. Tillage systems and soil ecology. *Soil & Tillage Research* 61:61–76.
- Koh, L. P., and D. S. Wilcove. 2008. Is oil palm agriculture really destroying tropical biodiversity? *Conservation letters* 1:60–64.
- De la Peña-Domene, M., C. Martínez-Garza, S. Palmas-Pérez, E. Rivas-Alonso, and H. F. Howe. 2014. Roles of birds and bats in early tropical-forest restoration.
- Lambin, E. F., H. J. Geist, and E. Leper. 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual review of environment and resources* 28:205–241.
- Latawiec, A. E., R. Crouzeilles, P. H. S. Brancalion, R. R. Rodrigues, J. B. Sansevero, J. S. dos Santos, M. Mills, A. G. Nave, and B. B. Strassburg. 2016. Natural regeneration and biodiversity: a global meta-analysis and implications for spatial planning. *Biotropica* 48:844–855.

- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. Numerical ecology: second English edition. Developments in environmental modelling 20.
- Li, Y., and G. González. 2008. Soil fungi and macrofauna in the neotropics. Pages 93–114 *in* M. Randall W., editor. Post-agricultural succession in the neotropics. Springer, Puerto Rico.
- Lohbeck, M., L. Poorter, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, H. Paz, E. A. Pérez-García, I. E. Romero-Pérez, A. Tauro, and F. Bongers. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211–1216.
- López-Toledo, L., and M. Martínez-Ramos. 2011. The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion? *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:663–678.
- Lu, X. 2016. Changes in biotic and abiotic drivers of seedling species composition during forest recovery following shifting cultivation on ... *Biotropica* 48:758–769.
- van der Maarel, E. 2005. Vegetation ecology. Blackwell Publishing, Oxford.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press.
- Magurran, A. E., and B. J. McGill. 2011. Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment. Oxford University Press Oxford, Oxford.
- Marcano-Vega, H., T. Mitchell Aide, and D. Báez. 2002. Forest regeneration in abandoned coffee plantations and pastures in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Plant Ecology* 161:75–87.
- Marchese, C. 2015. Biodiversity hotspots: A shortcut for a more complicated concept. *Global Ecology and Conservation* 3:297–309.
- Mariaca-Méndez, R. 2005. Migración y desarrollo histórico en la región Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas, México. Page 327 *in* A. Nazar, E. Bello, and H. Morales, editors. Sociedad y Entorno en la Frontera Sur de México. 1a. REPSUR, Tapachula, Chiapas, México.
- Martínez-Garza, C., A. Flores-Palacios, M. De La Pena-Domene, and H. F. Howe. 2009. Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology* 25:541–550.

- Martínez-Garza, C., and R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145:255–265.
- Martínez-Garza, C., V. Pena, M. Ricker, A. Campos, and H. F. Howe. 2005. Restoring tropical biodiversity: Leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* 217:365–379.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Pages 191–239 *in* A. Gómez-Pompa and S. Amo, editors. *Investigación sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz*. Editorial Alhambra Mexicana, México, D.F.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:179–224.
- Martínez-Ramos, M. 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: Perspectivas para su estudio y conservación. Pages 279–292 *in* K. Oyama and A. Castillo, editors. *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica*. Siglo XXI Editores / UNAM.
- Martínez-Ramos, M., and X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80:69–84.
- Martínez-Ramos, M., and A. Soto-Castro. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107:299–318.
- Martínez-Ramos, M., A. Pingarroni, J. Rodríguez-Velázquez, L. Toledo-Chelala, I. Zermeño-Hernández, and F. Bongers. 2016. Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 48:745–757.
- Mas, A. H., and T. V. Dietsch. 2004. Linking Shade Coffee Certification To Biodiversity. *Ecological Applications* 14:642–654.
- McGill, B. 2015. Biodiversity: Land use matters. *Nature* 520:38–39.
- Méndez-Toribio, M., C. Martínez-Garza, E. Ceccon, and M. R. Guariguata. 2017. Planes actuales de restauración ecológica en Latinoamérica : avances y omisiones Current ecological restoration plans in Latin

- America : progress and omissions. *Revista de Ciencias Ambientales*:1–45.
- Mesquita, R. de C. G., P. E. dos Santos Massoca, C. C. Jakovac, T. V. Bentos, and G. B. Williamson. 2015. Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *Bioscience* 65:849–861.
- Millenium-Ecosystem-Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press.
- Miranda, F., and E. Hernández Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*:29–179.
- Moguel, P., and V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13:11–21.
- Montagnini, F., E. Gonzales, C. Porras, and R. Rheingans. 1995. Mixed and pure forest plantations in the humid neotropics: a comparison of early growth, pest damage and establishment costs. *Commonwealth Forestry Review* 74:306–314.
- Moreno-Calles, A. I., V. M. Toledo, and A. Casas. 2013. Los sistemas agroforestales tradicionales de México: Una aproximación biocultural. *Botanical Sciences* 91:375–398.
- Morin, P. J. 2011. *Community ecology*. Second. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Mukul, S. A., J. Herbohn, J. Firn, T. F. Group, F. Sciences, T. Forests, and B. Sciences. 2016. Co-benefits of biodiversity and carbon from regenerating secondary forests in the Philippines uplands: Implications for forest landscape restoration. *Biotropica* 0:1–16.
- Murray, K. G., K. Winnett-Murray, J. Roberts, K. Horjus, W. A. Haber, W. Zuchowski, M. Kuhlmann, and T. M. Long-Robinson. 2008. The Roles of Disperser Behavior and Physical Habitat Structure in Regeneration of Post-Agricultural Fields. Pages 192–215 *in* R. W. Myster, editor. *Post-agricultural succession in the neotropics*. Springer, Puerto Rico.
- Myster, R. W. 2003. Effects of species, density, patch-type, and season on post-dispersal seed predation in a Puerto Rican pasture. *Biotropica* 35:542–546.
- Myster, R. W. 2008. Neotropic post-dispersal seed predation. Pages 216–

- 220 *in* R. W. Myster, editor. Post-agricultural succession in the neotropics. Springer, Puerto Rico.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira, and J. M. C. da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:25–39.
- Nepstad, D., C. Uhl, and E. A. Serrao. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: A case study from Paragominas, Pará, Brazil. In Anderson, AB ed. Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest. New York, Columbia University Press:215–229.
- Newbold, T., L. N. Hudson, S. L. Hill, S. Contu, I. Lysenko, R. A. Senior, L. Börger, D. J. Bennett, A. Choimes, and B. Collen. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520:45–50.
- Norden, N., H. A. Angarita, F. Bongers, M. Martínez-Ramos, I. Granzow-de la Cerda, M. Van Breugel, E. Lebrija-Trejos, J. A. Meave, J. Vandermeer, and G. B. Williamson. 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:8013–8018.
- Ochoa-Gaona, S., F. Hernández-Vázquez, B. H. J. De Jong, and F. D. Gurri-García. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en La Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:65–80.
- Omeja, P. A., M. J. Lawes, A. Corriveau, K. Valenta, D. Sarkar, F. P. Paim, and C. A. Chapman. 2016. Recovery of tree and mammal communities during large-scale forest regeneration in Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 48:770–779.
- Pascarella, J. B., T. M. Aide, M. I. Serrano, and J. K. Zimmerman. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3:217–228.
- Peña-Claros, M., T. S. Fredericksen, A. Alarcón, G. M. Blate, U. Choque, C. Leñaño, J. C. Licóna, B. Mostacedo, W. Pariona, and Z. Villegas. 2008. Beyond reduced-impact logging: silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees. *Forest Ecology and Management* 256:1458–1467.
- Pereira, H. M., P. W. Leadley, V. Proença, R. Alkemade, J. P. W. Scharlemann, J. F. Fernandez-Manjarrés, M. B. Araújo, P. Balvanera,

- R. Biggs, and W. W. L. Cheung. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330:1496–1501.
- Perfecto, I., and J. Vandermeer. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. A new conservation paradigm. *Annual New York Academy Science* 1134:173–200.
- Phalan, B., M. Onial, A. Balmford, and R. E. Green. 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science* 333:1289–1291.
- Pickett, S. T. A., and P. S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics: An introduction*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Poorter, L. 2001. Light dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15:113–123.
- Poorter, L., F. Bongers, T. M. Aide, A. M. A. Zambrano, P. Balvanera, J. M. Becknell, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, E. N. Broadbent, and R. L. Chazdon. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530:211–214.
- Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. E. Harms, J. C. Licona, M. Martínez-Ramos, S. J. Mazer, M. Martínez-Ramos, S. J. Mazer, M. Martínez-Ramos, and S. J. Mazer. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89:1908–1920.
- R-Core-Team-R. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>. Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Seppelt, R., M. Beckmann, S. Ceaușu, A. F. Cord, K. Gerstner, J. Gurevitch, S. Kambach, S. Klotz, C. Mendenhall, and H. R. P. Phillips. 2016. Harmonizing biodiversity conservation and productivity in the context of increasing demands on landscapes. *Bioscience:biw004*.
- Shackleton, C., and S. Shackleton. 2004. The importance of non-timber forest products in rural livelihood security and as safety nets: A review of evidence from South Africa. *South African Journal of*

Science 100:658–664.

- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez, and S. Sánchez-Beltrán. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico. Pages 40–58 *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG)*. . Mulawarman University Press, Indonesia.
- Sloan, S., M. Goosem, and S. G. Laurance. 2016. Tropical forest regeneration following land abandonment is driven by primary rainforest distribution in an old pastoral region. *Landscape Ecology* 31:601–618.
- Slocum, M. G. 2001. How tree species differ as a recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82:2547–2559.
- Strassburg, B. B. N., F. S. M. Barros, R. Crouzeilles, A. Iribarrem, J. S. dos Santos, D. Silva, J. B. B. Sansevero, H. N. Alves-Pinto, R. Feltran-Barbieri, and A. E. Latawiec. 2016. The role of natural regeneration to ecosystem services provision and habitat availability: a case study in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 48:890–899.
- Tapia Tapia, E. del C., and R. Reyes Chilpa. 2008. Productos forestales no maderables en México: Aspectos económicos para el desarrollo sustentable. *Madera Bosques* 14:95–112.
- Thomlinson, J. R., M. I. Serrano, T. M. del M. Lopez, T. M. Aide, and J. K. Zimmerman. 1996. Land-use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape (1936-1988). *Biotropica* 28:525–536.
- Turner, M. G., V. H. Dale, and E. H. Everham III. 2011. Hurricanes , and Volcanoes : Comparing Large Disturbances are heterogeneous Large disturbances spatially and not as as they may initially appear catastrophic. *BioScience* 47:758–768.
- Uhl, C., R. Buschbacher, and E. A. S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *The Journal of Ecology*:663–681.
- Uhl, C., K. Clark, H. Clark, and P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69:631–649.
- Uriarte, M., and R. L. Chazdon. 2016. Incorporating natural regeneration in forest landscape restoration in tropical regions : synthesis and

- key research gaps. *Biotropica* 48:915–924.
- Uriarte, M., C. B. Yackulic, Y. Lim, and J. A. Arce-Nazario. 2011. Influence of land use on water quality in a tropical landscape: A multi-scale analysis. *Landscape Ecology* 26:1151–1164.
- Vázquez-Yanes, C., and A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69–87.
- Velázquez, A., J. Mas, J. Díaz Gallegos, R. Mayorga Saucedo, P. Alcántara, R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra, and J. Palacio. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica* 62:21–37.
- Walker, L. R. 2012. *The Biology of Disturbed Habitats*. Oxford University Press, New York.
- Walker, R., E. Moran, and L. Anselin. 2000. Deforestation and cattle ranching in the Brazilian Amazon: external capital and household processes. *World development* 28:683–699.
- Waltert, M., A. Mardiatuti, and M. Muhlenberg. 2004. Effects of land use on bird species richness in Sulawesi, Indonesia. *Conservation Biology* 18:1339–1346.
- Webb, C. O., and D. R. Peart. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of boreal rain forest trees. *Ecology* 80:2006–2017.
- Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. *Forestry abstracts* 44:767–779.
- Wijdeven, S. M. J., and M. E. Kuzee. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8:414–424.
- Wright, J. S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14.
- Young, K. R., J. J. Ewel, and B. J. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Plant Ecology* 71:157–173.
- Zahawi, R. A., and C. K. Augspurger. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31:540–552.

- Zárate, D. A., E. Andresen, A. Estrada, and J. C. Serio-silva. 2014. Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *American Journal of Primatology* 76:890–899.
- Zermeño-Hernández, I., M. Méndez-Toribio, C. Siebe, J. Benítez-Malvido, and M. Martínez-Ramos. 2015. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Applied Vegetation Science* 18:443–455.
- Zermeño-Hernández, I., A. Pingarroni, and M. Martínez-Ramos. 2016. Agricultural land-use diversity and forest regeneration potential in human-modified tropical landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 230:210–220.
- Zimmerman, J. K., T. M. Aide, M. Rosario, M. Serrano, and L. Herrera. 1995. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:65–76.
- Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella, and T. M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8:350–360.



Capítulo V

Discusión general



Un reto importante en el manejo de paisajes agroforestales es conciliar la producción de alimentos con la conservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que proveen (DeFries et al. 2007, Harvey et al. 2008). Los usos agrícolas del suelo pueden ser caracterizados en términos de las variables asociadas a los regímenes de disturbio ecológico (Pickett and White 1985). Estos regímenes de disturbio pueden disminuir o favorecer el potencial regenerativo del bosque en campos abandonados. Por lo tanto, en la presente tesis se buscó entender cuál es el efecto que tienen diferentes usos agrícolas del suelo sobre el potencial de regeneración natural de bosques secundarios (Figura 1). Para abordar esta pregunta, se desarrolló un índice de disturbio ecológico (EDI) basado en variables del manejo agrícola del suelo. Este permitió cuantificar regímenes de disturbio provocados por distintos usos agrícolas del suelo. Se probó que el EDI, puede ser usado para predecir la velocidad de recuperación de diferentes atributos estructurales de comunidades de leñosas regenerativas a diferentes escalas espaciales. Con base en este índice, se identificaron tres principales grupos de usos del suelo que imponen diferentes regímenes de disturbio y que tienen consecuencias heterogéneas sobre el potencial de regeneración de bosques secundarios. Los tipos de uso agrícola del suelo que presentaron bajos regímenes de disturbio, como los sistemas agroforestales, permiten una regeneración rápida de la vegetación leñosa en el corto plazo. Sin embargo, usos del suelo que aumentan la extensión, la duración y la severidad del disturbio disminuyen progresivamente el potencial regenerativo. Asimismo, se mostró que el potencial de regeneración disminuye al aumentar la distancia a los remanentes forestales (fuentes de propágulos). En general, los resultados de la presente tesis dan la pauta para identificar usos del suelo que son compatibles con la conservación del potencial de regeneración de bosques secundarios y, por lo tanto, coadyuvan a entender como conservar la biodiversidad en los paisajes agroforestales. A su vez, los resultados también resaltan la importancia de preservar remanentes de bosque maduro en el paisaje con el fin de mantener procesos ecológicos que determinan la regeneración natural y la sucesión ecológica en paisajes modificados por la actividad humana.

Síntesis de la tesis

La regeneración natural es dirigida por procesos que ocurren a escalas espaciales tanto locales (de parcela) como de paisaje. A escala local, las características de manejo de los campos agrícolas previas al abandono determinan el potencial de regeneración natural y en consecuencia la estructura, la composición y la dinámica de la vegetación regenerativa (Guariguata and Ostertag 2001, Chazdon 2014, Mesquita et al. 2015, Jakovac et al. 2016). Algunos factores a considerar incluyen el tamaño del campo agrícola, el número de años de uso, la presencia de árboles remanentes, la frecuencia y tipo de maquinaria, las herramientas utilizadas en el manejo, la frecuencia e intensidad de uso de fuego, la frecuencia de uso de agroquímicos y la densidad de ganado (Zermeño-Hernández et al. 2015, 2016). Con el fin de incorporar todas estas métricas en una sola medida, que refleje la intensidad de uso del suelo de manera local y que a su vez permita escalar los efectos hacia el paisaje, en el **capítulo II** se desarrolló un índice de disturbio ecológico (EDI, por sus siglas en inglés), basado en información de los propietarios de los terrenos y campesinos, que incorporó la extensión, duración y severidad de las prácticas de manejo asociadas a cada uso agrícola del suelo. Para cuantificar el régimen de disturbio a escala del paisaje, se calculó un EDI ponderado por la proporción de paisaje cubierto por cada uso del suelo, el cual se denominó EDI_{wm} (Ecological disturbance index weighted mean). Se evaluó la efectividad de esta métrica para predecir el potencial de regeneración en nueve paisajes con diferente composición de tipos de cobertura vegetal contrastantes (Figura 1, sección de métodos). El EDI permitió identificar tres grupos de usos agrícolas del suelo con regímenes de disturbio contrastantes: 1) sistemas agroforestales, caracterizados por tener poca extensión, baja a intermedia duración y baja severidad; 2) monocultivos, de baja extensión, larga duración y severidad del disturbio media a alta; y 3) agricultura extensiva, de gran extensión, duración intermedia y alta severidad. Los resultados obtenidos apoyaron la predicción de que paisajes con mayor disturbio tienen menor potencial de regeneración forestal. Especialmente atributos de la vegetación como la biomasa y la diversidad de especies se reducen consistentemente con el incremento en los regímenes de disturbio en el paisaje (Figura 1, sección de resultados). Con esto se demostró que, en el contexto de este estudio,

una métrica de la intensidad local del uso del suelo, construida con información obtenida de los ejidatarios, puede ser un buen predictor del potencial de regeneración natural (Martínez-Ramos et al. 2016, Zermeño-Hernández et al. 2016).

La disminución en la biomasa y la diversidad de especies de bosques secundarios debida al aumento en el EDI_{wm} (**capítulo II**) puede ser causada por cambios en la magnitud de dos determinantes principales de la regeneración forestal: la calidad del sitio y la disponibilidad de propágulos. Por lo tanto, para evaluar el grado en el que la calidad de sitio influye en la regeneración natural inicial, en el **capítulo III** se cuantificó el disturbio ecológico en tres usos agrícolas del suelo (i.e. cacaotales, maizales, pastizales) recién abandonados que representaron un gradiente de disturbio. Se validó en parcelas experimentales el valor predictivo del EDI sobre variables estructurales de la vegetación a una escala local, utilizando un enfoque tipológico y de gradiente. Finalmente se comparó el poder predictivo del EDI con respecto a las variables micro-ambientales y del suelo (Figura 1, sección de métodos). El EDI fue un buen predictor de la mayoría de los atributos regenerativos evaluados a dos años después del abandono de los campos. En contraste, diferentes variables del suelo y del microclima no explicaron de manera significativa la velocidad de recuperación de la mayoría de los atributos de la vegetación estudiados (Figura 1, sección de resultados). Estos resultados muestran, por un lado, que los efectos del disturbio causado por los usos agrícolas del suelo sobre la disponibilidad de propágulos fueron relativamente más importantes para la regeneración que las condiciones del sitio prevalecientes al momento del abandono, las cuales podrían condicionar el desarrollo de las plantas. Por otro lado, también se mostró que el enfoque tipológico, comúnmente usado para evaluar los efectos del uso agrícola del suelo sobre la regeneración forestal, no siempre es eficiente para lograr un buen entendimiento de la dinámica de regeneración después del abandono. En estos casos, el uso de un índice cuantitativo del régimen de disturbio causado por las prácticas agrícolas que se aplican en cada campo es una herramienta más valiosa que puede ayudar a clarificar los efectos del uso de suelos sobre los mecanismos de regeneración. Finalmente, los resultados de este capítulo también indican que cuantificar los regímenes de disturbio usando información obtenida

mediante entrevistas puede ser más sencillo, menos costoso e incluso más eficiente que tomar medidas directas con equipo especializado (por lo tanto, más costosas) del ambiente abiótico. Sin embargo, es necesario identificar previamente a los informantes clave que pudieran brindar información confiable de los predios y que además estén dispuestos a compartirla.

Desde una perspectiva de paisaje, la conservación de remanentes forestales es clave para que los procesos de regeneración natural y sucesión ocurran (Chazdon and Guariguata 2016, Lu 2016, Martínez-Ramos et al. 2016). El potencial de regeneración aumenta con la proximidad a los remanentes forestales (Martínez-Garza and González-Montagut 1999, Benítez-Malvido et al. 2001, 2014, Ceccon and Hernández 2009, Martínez-Garza et al. 2009). Las poblaciones arbóreas de los remanentes forestales actúan como fuentes de propágulos, particularmente durante las primeras etapas de la sucesión y son particularmente importantes para las especies no pioneras que habitan en el bosque maduro (Aide and Cavelier 1994, Thomlinson et al. 1996, Holl 1999, Lu 2016). Con el fin de entender la importancia de los remanentes de bosque sobre los mecanismos de regeneración natural el **capítulo IV** se enfocó en estudiar los efectos del uso del suelo y de la distancia a la fuente foránea de semillas sobre la dinámica de la vegetación leñosa regenerativa, considerando la proporción de especies pioneras y no pioneras. Además, se evaluaron los efectos de éstas variables sobre la disponibilidad de plántulas provenientes del banco y la lluvia de semillas (local y foránea) y se determinó su importancia relativa en la regeneración natural (Figura 1, sección de métodos). Los resultados revelaron que la capacidad de regeneración del bosque en campos agrícolas abandonados en el Neotrópico es alta si: (i) el disturbio generado por el uso del suelo previo al abandono no es muy severo y (ii) existen fuentes de propágulos cercanas a los campos abandonados. La disponibilidad de propágulos es esencial para que la regeneración ocurra durante los primeros años del abandono. Aunque algunos atributos como la densidad de plantas y la densidad de especies pueden recuperarse en los primeros años del abandono, existen otros atributos como la composición de especies que aún en presencia de remanentes forestales serán más difíciles de recuperar (Figura 1, sección de resultados). En usos del suelo donde existe una limitación en la

llegada de semillas por dispersión y la regeneración natural sea lenta o nula, la implementación de medidas que faciliten la colonización de semillas a campos abiertos será indispensable para iniciar los procesos de regeneración natural y sucesión ecológica. Los resultados de este capítulo resaltan la importancia de conservar fragmentos de bosque en los paisajes agroforestales para asegurar la recuperación de campos agrícolas abandonados.

Implicaciones

Se estudiaron los efectos del uso del suelo desde la perspectiva ecológica de un disturbio (Pickett and White 1985). Los efectos que ejercen los usos del suelo sobre el potencial de regeneración del bosque después del abandono no se asociaron a un uso de suelo en particular, sino a las prácticas (actividades) de manejo agrícola que se realizan en ellos. De ahí la importancia de caracterizar las prácticas de manejo asociadas a cada uso del suelo y los regímenes de disturbio que imponen al ambiente. Con esto se puede entender bajo qué circunstancias la regeneración natural es un mecanismo viable para recuperar la cobertura forestal en paisajes modificados por el hombre y detectar umbrales en los cuales es necesario intervenir con acciones de restauración activa. A continuación se describen las implicaciones de este estudio para la conservación y el manejo integral de los bosques en los paisajes agrícolas.

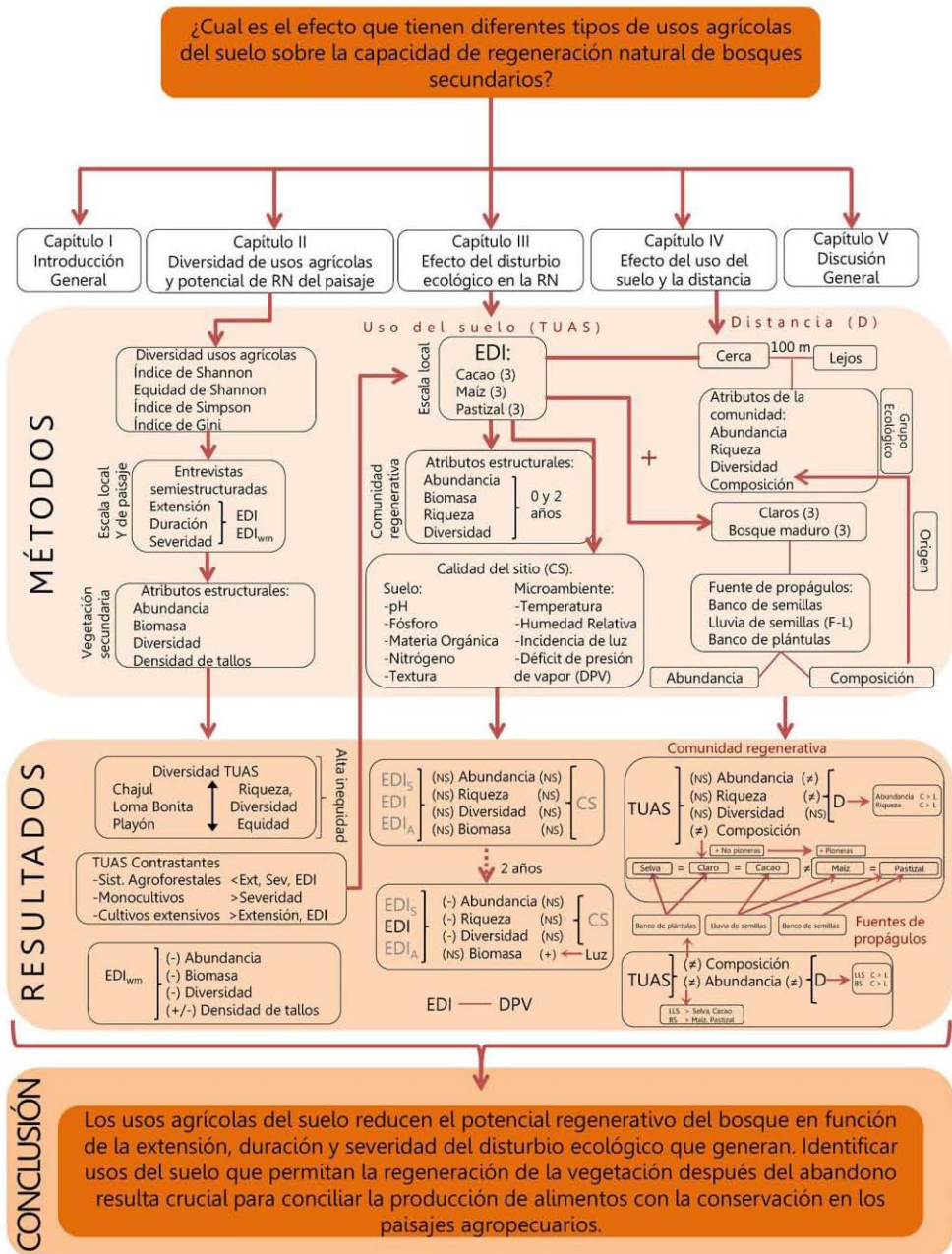


Figura 1. Síntesis esquemática de la tesis. Signos '+' y '-' en la sección de resultados indican la dirección de las relaciones significativas. Letras de color gris en la sección de resultados indican factores no significativos. Abreviaturas: EDI = Índice de disturbio ecológico (por sus siglas en inglés), DPV = Déficit de presión de vapor, LLS = Lluvia de semillas, BS = Banco de semillas.

Implicaciones para la conservación

La conservación de la biodiversidad y la producción agrícola son vistas a menudo son vistas como objetivos mutuamente excluyentes y se ha debatido intensamente sobre las estrategias para conciliarlas (Gómez-Pompa and Kaus 1999, Seppelt et al. 2016). Sin embargo, la armonización entre la conservación de la biodiversidad y la producción de cultivos puede mejorarse si aumentamos nuestra comprensión de las relaciones subyacentes entre ellos. Este estudio se enfocó en comprender los efectos de diferentes usos del suelo sobre la abundancia y diversidad de la comunidad regenerativa. De los resultados obtenidos se desprenden una serie de implicaciones importantes para la conservación de la biodiversidad en paisajes agropecuarios. Por un lado, se identificaron aquellos tipos de usos agrícolas del suelo que son ecológicamente más amigables. Dichos usos conservan funciones ecosistémicas importantes como son el potencial de regeneración natural del bosque y la disponibilidad de propágulos vía dispersión y almacén de semillas en el suelo. Por ejemplo, los sistemas agroforestales (e.g. plantaciones de cacao de sombra) mantuvieron un alto potencial de regeneración natural, similar incluso al encontrado en claros naturales de selva y en el bosque maduro (Capítulo IV). Los sistemas agroforestales generalmente proveen condiciones abióticas favorables para el establecimiento y crecimiento de la vegetación secundaria (Capítulo III). Además, contribuyen con una entrada permanente de semillas provenientes de los árboles de bosque maduro que fungen como sombra para los cultivos. La complejidad estructural del dosel también provee de recursos a especies dispersoras de semillas, con lo cual se favorece el ingreso de semillas de origen foráneo y se promueve el establecimiento de un bosque secundario más diverso. Incluso la composición de la comunidad regenerativa, la cual puede requerir de décadas para que sea similar a la del bosque maduro, fue similar entre plantaciones de cacao, claros y sitios de selva (Capítulo IV). Por lo tanto, usos agrícolas del suelo con niveles bajos de disturbio favorecen la recuperación del bosque en el corto plazo.

Por otro lado, se identificaron las prácticas de manejo que reducen el potencial de recuperación del bosque. Por ejemplo, la duración y la severidad de las prácticas agrícolas reducen de manera exponencial la densidad de plantas y la diversidad de especies en

campos agrícolas abandonados (Capítulo III). Así, los monocultivos se caracterizaron por presentar una alta severidad de manejo. Esto se debió al uso recurrente de fuego y de tractores para preparar el suelo y a la aplicación de altas cantidades de agroquímicos (e.g. en cultivos de chile; Capítulo III). Por otro lado, la duración y el tamaño de los campos agrícolas redujeron la riqueza de especies en la comunidad regenerativa. Esto indica que los cultivos grandes desprovistos de dosel representan una limitación para la llegada de semillas dispersadas por animales. De modo que, para favorecer la conservación de procesos que son esenciales para el funcionamiento y permanencia a largo plazo del bosque sería necesario: (i) eliminar prácticas de manejo severas como el uso de fuego recurrente o la aplicación de agroquímicos y (ii) modificar elementos del paisaje, como incrementar el número de elementos arbóreos en los campos cultivados y reducir la distancia a las fuentes de propágulos a través de promover la conservación de remanentes de bosque maduro y promover la regeneración de bosques secundarios.

El crecimiento de bosques secundarios por el abandono de campos agrícolas es cada vez más evidente en muchas regiones del mundo (Thomlinson et al. 1996, Marcano-Vega et al. 2002, Cramer et al. 2008). Aunque en el pasado el valor de estos bosques fue fuertemente subestimado, cada vez se reconoce más su importancia para la conservación de la biodiversidad (Perfecto and Vandermeer 2008, Chazdon et al. 2009b, Chazdon 2014). Los bosques secundarios que crecen en campos abandonados pueden proveer una serie de funciones ecológicas y servicios ecosistémicos importantes como la reducción de la erosión y pérdida de nutrientes por escorrentía, la producción de productos forestales maderables y no maderables, la protección de áreas de ribera, zonas de amortiguamiento para bosques maduros y la preservación de la diversidad de especies de plantas y animales (Brown and Lugo 1990, Finegan 1992, Aide et al. 1995). Por lo tanto, es importante que más allá de proteger grandes extensiones de bosque prístino, las políticas de conservación reconozcan la importancia de otros hábitats modificados por la actividad humana y el valor de la regeneración tanto a escalas locales como de paisaje (Chazdon et al. 2009b). Si bien actualmente existe un debate sobre el valor de los sistemas agroforestales en el mantenimiento de la biodiversidad tropical, sería valioso explorar su potencial y el de bosques secundarios

como corredores forestales que permitan optimizar la recuperación de la diversidad en paisajes agropecuarios. Por ejemplo, se ha reportado que la riqueza de especies de aves en bosques secundarios puede llegar a ser similar a la de bosque primario, mientras que los sistemas agroforestales pueden llegar a albergar un subconjunto importante de especies de aves y mariposas frugívoras (Mas and Dietsch 2004, Waltert et al. 2004). A su vez, en áreas donde se desee recuperar cobertura arbórea y la regeneración sea lenta o nula sería necesario implementar acciones de regeneración asistida, reforestación, agrosilvicultura, agroecología o agricultura sostenible (Chazdon 2008c, Chazdon et al. 2009a, 2009b). Finalmente, científicos, agricultores y tomadores de decisiones deberían unir esfuerzos para generar acciones y políticas públicas que favorezcan, a través de programas de educación ambiental, incentivos económicos y otros mecanismos, la promoción de usos y prácticas agrícolas compatibles con la conservación. Esto no solo proporcionaría beneficios para los pequeños agricultores, sino que además fomentaría el potencial de regeneración natural de los bosques en paisajes agroforestales productivos. Con ello se brindan esperanzas para satisfacer la necesidades alimenticias de la población, mientras se conserva la biodiversidad nativa y la producción de múltiples funciones y servicios ecosistémicos que benefician a toda la sociedad (Chazdon and Uriarte 2016).

Implicaciones para el manejo

Como se mencionó anteriormente, las prácticas de manejo asociadas a cada uso del suelo determinan la tasa de recuperación y la biodiversidad potencial de los bosques secundarios en paisajes agrícolas, así como algunos de los servicios ecosistémicos que proveen. En este estudio se encontró que las prácticas de manejo pueden ser muy variables incluso entre campos agrícolas adyacentes (capítulo II). Esto se debe, principalmente, a que no siempre se asocian al tipo de uso del suelo, sino que más bien dependen de las decisiones que toma cada agricultor para la preparación, siembra y mantenimiento de los cultivos agrícolas. Así que cuando se desea potenciar la regeneración natural después del abandono y con ello aumentar los diversos servicios ecosistémicos que se obtienen de estos sistemas manejados, la eliminación o la simple

sustitución de algunas prácticas de manejo muy severas con otras que generen un menor impacto puede ayudar a alcanzar este objetivo. Por ejemplo, en cacaotales donde el manejo es poco severo, se establecieron y crecieron de manera exitosa especies típicas de bosque maduro, como la *Castilla elástica* y *Brosimum alicastrum*. Estas especies además de ser una importante fuente de alimento para la fauna dispersora de semillas, proveen madera para la combustión y construcción, tienen un uso alimentario para las poblaciones locales y tienen valor ornamental (Conabio, ficha técnica). Además, bosques secundarios más diversos pueden proporcionar una mayor gama de recursos forestales maderables y no maderables que pueden ser aprovechados por los pobladores locales (Chazdon et al. 2009a). Aunque el beneficio económico del aprovechamiento de estos productos no necesariamente es mayor que el que se obtiene de una agricultura más intensa, el aprovechamiento de productos forestales no maderables puede ser una alternativa importante para la diversificación de las actividades económicas de las comunidades (Shackleton and Shackleton 2004, Tapia Tapia and Reyes Chilpa 2008). Con esto, contribuyen a mejorar la calidad de vida de las poblaciones locales, incluyendo la seguridad alimentaria, la salud, el bienestar y la conservación del bosque (Falconer 1996, FAO 2009). Por lo tanto, es importante generar programas de manejo que fomenten la erradicación de prácticas severas, como el uso recurrente de fuego para la preparación del suelo, o sustituir agroquímicos tóxicos por fertilizantes y pesticidas orgánicos que minimicen los impactos en el ambiente. Otro ejemplo de cómo pequeñas acciones enfocadas a modificar elementos del manejo pueden favorecer la provisión de servicios está relacionado con la presencia de fuentes de propágulos cerca de las zonas cultivadas. Pastizales cercanos a las fuentes de propágulos tuvieron casi diez veces más individuos y especies que las parcelas alejadas (Capítulo IV). Por lo tanto, cultivos menos extensivos o que mantengan mayor cantidad de elementos arbóreos podrían facilitar la recuperación del bosque y favorecer el secuestro y almacén de carbono. Mejorar aspectos asociados al manejo de las tierras cultivadas en paisajes agropecuarios podría aumentar los diversos servicios que se obtienen de estos bosques secundarios y con ello mejorar la calidad de vida de los pobladores locales.

Finalmente, existe en la actualidad un debate sobre cuál es la mejor estrategia para minimizar los impactos agrícolas sobre la biodiversidad (Fischer et al. 2008, 2011, 2014, Phalan et al. 2011, Egan and Mortensen 2012, Seppelt et al. 2016). Por un lado, está la estrategia que promueve la separación (i.e. land-sparing) de las zonas de conservación de las tierras cultivadas y fomenta la agricultura intensiva; esto genera una alta producción agrícola en superficies pequeñas y facilita la protección de los hábitats naturales. Por otro lado está aquella que promueve la integración (i.e. land-sharing) de la producción agrícola y la conservación de la biodiversidad dentro de paisajes más heterogéneos; para ello, se utilizan métodos de cultivo respetuosos con la fauna silvestre pero se sacrifica la producción agrícola. Aun no se ha llegado a un acuerdo sobre cuál es la mejor estrategia para satisfacer la creciente demanda de alimentos al menor costo para la biodiversidad. Sin embargo, en el presente estudio se encontraron resultados que sustentan que es posible combinar la producción de alimentos mientras se optimiza la producción de servicios ecosistémicos (de provisión, de regulación y culturales) en paisajes agroforestales. Por ejemplo, se encontró que paisajes más diversos y heterogéneos favorecen la regeneración del bosque y la conservación de la biodiversidad ya que no solo albergan *per se* una mayor diversidad de organismos que paisajes más homogéneos sino que también promueven la migración de animales y el flujo de propágulos entre fragmentos forestales (Capítulo II). Por lo tanto, la diversificación de los agroecosistemas y la incorporación de árboles y otros elementos que aumentan la diversidad estructural del paisaje son acciones de manejo claves para promover la biodiversidad en paisajes modificados por el hombre.

Consideraciones finales

Con la información generada en este estudio se dan pautas para detectar esquemas de manejo y usos agrícolas del suelo en los que puede ocurrir la regeneración natural. Se han generado una serie de iniciativas a nivel global que buscan impulsar la restauración de ecosistemas degradados (Chazdon and Uriarte 2016, Méndez-Toribio et al. 2017). Dada la escala de las tierras forestales degradadas, aprovechar el potencial de regeneración natural de los bosques podría ser una

forma viable de lograr los objetivos ambiciosos que motivan tales iniciativas (Chazdon and Uriarte 2016). Los métodos de restauración basados en la promoción de la regeneración natural proporcionan oportunidades de bajo costo para conservar la biodiversidad y las interacciones de las especies (Latawiec et al. 2016), secuestrar el carbono (Mukul et al. 2016, Poorter et al. 2016, Strassburg et al. 2016) proteger los suelos y las cuencas hidrográficas (Uriarte et al. 2011). Sin embargo, a pesar de los beneficios económicos y ambientales, la regeneración natural es comúnmente ignorada cuando se diseñan políticas y programas de restauración (Brancalion et al. 2016). Por ejemplo, en la Iniciativa 20 x 20, México comprometió 8.5 millones de hectáreas restauradas para el 2020, aunque en la actualidad aún no cuenta con un plan nacional de restauración (Méndez-Toribio et al. 2017). La escala de este compromiso va mucho más allá de lo que se puede lograr únicamente a través de la práctica de la restauración ecológica, ya que los costos económicos y humanos implicados pueden ser muy elevados (Chazdon and Uriarte 2016). Por lo tanto reconocer el papel que puede tener la regeneración natural como un mecanismo de bajo costo puede ser clave para alcanzar las metas planteadas.

Un primer paso para fomentar la regeneración natural de los bosques dentro de los paisajes de producción consiste en promover prácticas de conservación y usos agrícolas del suelo sostenibles que también proporcionen beneficios económicos para los pequeños agricultores. Dependiendo del grado de disturbio previo al abandono se requerirán diferentes esfuerzos para restaurar los paisajes forestales. De ahí la importancia de desarrollar índices como el generado en la presente tesis (índice de disturbio ecológico, EDI), que permitan cuantificar rápida, económica y efectivamente el impacto de diferentes formas de disturbio en la resiliencia del bosque a una escala local y de paisaje. Con este tipo de enfoque se pueden generar mapas de disturbio ecológico y regeneración potencial del paisaje que permitan identificar zonas donde sea posible recuperar funciones, servicios y biodiversidad a través de la regeneración natural. Además sería posible identificar zonas altamente degradadas en las cuales sería necesario invertir con programas de restauración activa. La intervención más común son las plantaciones de monocultivos de árboles a gran escala (Gerber 2011), que son altamente vulnerables a plagas y patógenos, proporcionan

recursos limitados para la vida silvestre, requieren fertilizantes o mejoras en el suelo para mantener la productividad. Por lo tanto, un segundo paso consistiría en iniciar acciones de restauración costo-efectivas que estimulen la regeneración natural. Estas intervenciones pueden incluir la introducción de semillas que simulen los primeros estados de establecimiento de árboles, plantaciones de islas de árboles núcleo que estimulen el inicio de la sucesión secundaria, reintroducción de plantas de especies nativas para enriquecer bosques secundarios empobrecidos, prácticas de agrosilvicultura y agroecología, aumento de la cobertura forestal en las parcelas a través de plantaciones de bosques mixtos de especies nativas, protección de bosques en pendientes pronunciadas y orillas de ríos y regeneración natural asistida en parches, corredores y zonas de amortiguamiento (Chazdon and Uriarte 2016, Uriarte and Chazdon 2016). Si se logran equilibrar los enfoques de restauración pasiva y activa (Brancalion et al. 2016) mientras se desarrollan nuevas estrategias que favorezcan la restauración de bosques a gran escala, se generarán más alternativas para la conservación de la biodiversidad nativa, la producción de múltiples funciones y servicios ecosistémicos mientras se asegura la soberanía alimentaria con beneficios para toda la sociedad.

Literatura citada

- Aide, T. M., and J. Cavelier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2:219–229.
- Aide, T. M., M. L. Clark, H. R. Grau, D. López-Carr, M. A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M. J. Andrade-Núñez, and M. Muñiz. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45:262–271.
- Aide, T. M., and H. R. Grau. 2004. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science* 305:1915–1916.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario, and M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:77–86.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario, and M. Serrano. 1996.

- Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:77–86.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera, and H. Marcano-Vega. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8:328–338.
- Álvarez-Buylla, E. R., and M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84:314–325.
- Alvarez-Loayza, P., L. F. Alves, P. Ashton, P. Balvanera, M. L. Bastian, P. J. Bellingham, E. Van Den Berg, L. Bernacci, P. Conceição, L. Blanc, K. Böhning-gaese, P. Boeckx, B. Boyle, M. Bradford, F. Q. Brearley, B. Hockemba, S. Bunyavejchewin, C. L. Matos, M. Castillo-santiago, L. M. Eduardo, S. Chai, Y. Chen, R. K. Colwell, C. L. Robin, C. Clark, D. B. Clark, A. Deborah, H. Culmsee, K. Damas, H. S. Dattaraja, G. Dauby, P. Davidar, S. J. Dewalt, J. Doucet, A. Duque, G. Durigan, K. A. O. Eichhorn, V. Pedro, E. Eler, C. Ewango, N. Farwig, K. J. Feeley, L. Ferreira, R. Field, T. Ary, D. O. Filho, C. Fletcher, O. Forshed, G. Fredriksson, T. Gillespie, G. Amarnath, D. M. Griffith, J. Grogan, N. Gunatilleke, D. Harris, R. Harrison, A. Hector, J. Homeier, N. Imai, A. Itoh, P. A. Jansen, C. A. Joly, B. H. J. De Jong, K. Kartawinata, E. Kearsley, D. L. Kelly, D. Kenfack, K. Kitayama, R. Kooyman, E. Larney, S. Laurance, W. F. Laurance, J. Michael, I. Leao, S. G. Letcher, J. Lindsell, X. Lu, A. Mansor, A. Marjokorpi, E. H. Martin, H. Meilby, F. P. L. Melo, D. J. Metcalfe, P. Vincent, J. P. Metzger, J. Millet, D. Mohandass, C. Juan, H. Nagamasu, R. Nilus, S. Ochoa-gaona, E. Paudel, A. Permana, T. F. Maria, F. Rovero, A. H. Rozak, B. A. Santos, F. Santos, S. K. Sarker, M. Satdichanh, C. B. Schmitt, J. Schöngart, M. Tabarelli, J. Tang, N. Targhetta, I. Theilade, D. W. Thomas, P. Tchouto, J. Hurtado, J. L. C. H. Van Valkenburg, T. Van Do, H. Verbeeck, V. Adekunle, S. A. Vieira, P. Alvarez-loayza, L. F. Alves, E. Van Den Berg, and L. Bernacci. 2015. An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:7472–7477.
- Andreasen, C., H. Stryhn, and J. C. Streibig. 1996. Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of applied ecology* 33:619–626.
- Arroyo-Rodríguez, V., F. P. L. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R. L. Chazdon, J. A. Meave, N. Norden, B. A. Santos, I. R. Leal, and M. Tabarelli. 2015. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest

- fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*.
- Balvanera, P. 2012. Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Revista Ecosistemas* 21:136–147.
- Bdegaard, F. 2000. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society* 71:583–597.
- Benítez-Malvido, J. 2006. Effect of low vegetation on the recruitment of plants in successional habitat types. *Biotropica* 38:171–182.
- Benítez-Malvido, J., A. M. González-Di Pierro, R. Lombera, S. Guillén, and A. Estrada. 2014. Seed source, seed traits, and frugivore habits: Implications for dispersal quality of two sympatric primates. *American Journal of Botany* 101:970–978.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, J. L. C. Camargo, and I. D. K. Ferraz. 2005. Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21:397–406.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, and E. Ceccon. 2001. Seed rain vs. seed bank and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertationes Botanicae* 346:185–203.
- Benton, T. G., J. A. Vickery, and J. D. Wilson. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18:182–188.
- Boucher, D. H., J. H. Vandermeer, I. G. de la Cerda, M. A. Mallona, I. Perfecto, N. Zamora, I. Granzow de la Cerda, M. A. Mallona, I. Perfecto, and N. Zamora. 2001. Post-agriculture versus post-hurricane succession in southeastern Nicaraguan rain forest. *Plant Ecology* 156:131–137.
- Boucher, D., M. Martínez-Ramos, K. D. Holl, D. Griffith, R. Cole, A. Bonesso-Sampaio, and D. Lawrence. (n.d.). Predicting the forest regeneration capacity of managed neotropical landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*.
- Brancalion, P. H. S., D. Schweizer, U. Gaudare, J. R. Mangueira, F. Lamonato, F. T. Farah, A. G. Nave, and R. R. Rodrigues. 2016. Balancing economic costs and ecological outcomes of passive and active restoration in agricultural landscapes: the case of Brazil.

- Biotropica 48:856–867.
- Bray, D. B., and P. Klepeis. 2005. Deforestation , Forest Transitions , and Institutions for Sustainability in Southeastern Author (s): DAVID BARTON BRAY and PETER KLEPEIS Source : Environment and History , Vol . 11 , No . 2 (May 2005), pp . 195-223 Published by : White Horse Press Sta. Environmental and History 11:195–223.
- Brown, S., and A. E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1–32.
- Camargo, J. L. C., I. D. K. Ferraz, and A. M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* 10:636–644.
- Carpenter, F. L., S. P. Mayorga, E. G. Quintero, and M. Schroeder. 2001. Land-use and erosion of a Costa Rican Ultisol affect soil chemistry, mycorrhizal fungi and early regeneration. *Forest Ecology and Management* 144:1–17.
- Ceccon, E., and P. Hernández. 2009. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 57:257–269.
- Chapin, F. S. I., P. A. Matson, and P. M. Vitousek. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Second. Springer, New York.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51–71.
- Chazdon, R. L. 2008a. *Second Growth: Chance and determinism in tropical forest succession*. Wiley, Chicago.
- Chazdon, R. L. 2008b. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. Pages 384–408 *in* W. P. Carson, S. A. Schnitzer, and Smithsonian Tropical Research, editors. *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Chazdon, R. L. 2008c. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320:1458.
- Chazdon, R. L. 2014. *Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., S. Careaga, C. Webb, and O. Vargas. 2003. Community

- and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs* 73:331–348.
- Chazdon, R. L., and M. R. Guariguata. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica* 48:716–730.
- Chazdon, R. L., C. A. Harvey, O. Komar, D. M. Griffith, B. G. Ferguson, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, and M. van Breugel. 2009a. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 41:142–153.
- Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, and B. Finegan. 2007. Rates of changes in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362:273–289.
- Chazdon, R. L., C. A. Peres, D. Dent, D. Sheil, A. E. Lugo, D. Lamb, N. E. Stork, and S. E. Miller. 2009b. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* 23:1406–1417.
- Chazdon, R. L., and M. Uriarte. 2016. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. *Biotropica* 48:709–715.
- Cramer, V. A., R. J. Hobbs, and R. J. Standish. 2008. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology & Evolution* 23:104–112.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists methods in ecology*. Blackwell Scientific Publications.
- Cubiña, A., and T. M. Aide. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33:260–267.
- DeFries, R., A. Hansen, B. L. Turner, R. Reid, and J. Liu. 2007. Land use change around protected areas: management to balance human needs and ecological function. *Ecological Applications* 17:1031–1038.
- Doust, S. J., P. D. Erskine, and D. Lamb. 2006. Direct seeding to restore rainforest species: Microsite effects on the early establishment and growth of rainforest tree seedlings on degraded land in the wet

- tropics of Australia. *Forest Ecology and Management* 234:333–343.
- Egan, J. F., and D. A. Mortensen. 2012. A comparison of land-sharing and land-sparing strategies for plant richness conservation in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 22:459–471.
- Eghball, B., L. N. Mielke, D. L. McCallister, and J. W. Doran. 1994. Distribution of organic carbon and inorganic nitrogen in a soil under various tillage and crop sequences. *J. Soil Water Conserv* 49:201–205.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. Meritt. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16:309–318.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. Meritt. 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 17:229–241.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. A. Meritt. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 6:19–43.
- Ewel, J., C. Berish, B. Brown, N. Price, and J. Raich. 1981. Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. *Ecology* 62:816–829.
- Falconer, J. 1996. Developing Research Frames for Non-Timber Forest Products. Pages 143–160 *in* M. Ruiz Pérez and J. E. M. Arnold, editors. *Current Issues in Non-Timber Forest Products Research*. Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia.
- FAO. 2009. *Situación de los bosques del mundo, 2009*. Food & Agriculture Org., Roma, Italia.
- Fattorini, M., and S. Halle. 2004. The dynamic environmental filter model: how do filtering effects change in assembling communities after disturbance. Pages 96–114 *in* Vicky M. Temperton, Richard J. Hobbs, Tim Nuttle, and S. Halle, editors. *Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice*. Society for Ecological Restoration International, Island Press, Washington, D.C.
- Fernandes, D. N., and R. L. Sanford. 1995. Effects of recent land-use practices on soil nutrients and succession under tropical wet forest in Costa Rica. *Conservation Biology* 9:915–922.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary

- lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47:295–321.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11:119–124.
- Finegan, B., and R. Nasi. 2004. The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. Pages 153–197 *in* G. Schroth, G. A. B. da Fonseca, C. Harvey, C. Gascon, H. L. Vasconcellos, and M.-A. N. Izac, editors. *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press.
- Fischer, J., D. J. Abson, V. Butsic, M. J. Chappell, J. Ekroos, J. Hanspach, T. Kuemmerle, H. G. Smith, and H. von Wehrden. 2014. Land sparing versus land sharing: Moving forward. *Conservation Letters* 7:149–157.
- Fischer, J., P. Batary, K. S. Bawa, L. Brussaard, M. J. Chappell, Y. Clough, G. C. Daily, J. Dorrough, T. Hartel, L. E. Jackson, A. M. Klein, C. Kremen, T. Kuemmerle, D. B. Lindenmayer, H. A. Mooney, I. Perfecto, S. M. Philpott, T. Tschardt, J. Vandermeer, T. C. Wanger, and H. Von Wehrden. 2011. Conservation: Limits of Land Sparing. *Science* 334:593–593.
- Fischer, J., B. Brosi, G. C. Daily, P. R. Ehrlich, R. Goldman, J. Goldstein, D. B. Lindenmayer, A. D. Manning, H. A. Mooney, L. Pejchar, J. Ranganathan, and H. Tallis. 2008. Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:380–385.
- Fitzherbert, E. B., M. J. Struebig, A. Morel, F. Danielsen, C. A. Brühl, P. F. Donald, and B. Phalan. 2008. How will oil palm expansion affect biodiversity? *Trends in Ecology & Evolution* 23:538–545.
- Flores-Ramírez, E., and E. Ceccon. 2014. La restauración de corredores en paisajes fragmentados ¿mejora la dinámica de las especies? Evidencias experimentales. Pages 11–23 *Aspectos ecológicos, microbiológicos y fisiológicos de la restauración de ambientes degradados de zonas áridas. Aportes de investigaciones Argentina, Chile, Venezuela y México*. Inca Editorial Talleres Gráficos Cooperativa de Trabajo Ltda., Mendoza, Argentina.
- Fujisaka, S. A. M., G. Escobar, and E. Veneklaas. 1998. Plant community diversity relative to human land uses in an Amazon forest colony. *Biodiversity and Conservation* 7:41–57.

- Garcia-Orth, X., and M. Martinez-Ramos. 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* 16:435–443.
- Garwood, N. 1989. Tropical soil seed banks: a review. Pages 149–209 *in* L. M.A., P. V.T, and R. L. Simpson, editors. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press. New York, NY, USA, San Diego, Ca.
- Geist, H. J., and E. F. Lambin. 2002. Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation Tropical forests are disappearing as the result of many pressures, both local and regional, acting in various combinations in different geographical locations. *Bioscience* 52:143–150.
- Gerber, J. F. 2011. Conflicts over industrial tree plantations in the South: Who, how and why? *Global Environmental Change* 21:165–176.
- Gómez-Pompa, A., and A. Kaus. 1999. From pre-hispanic to future conservation alternatives: lessons from Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:5982–6.
- Gómez-Pompa, A., and C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. Pages 1–25 *in* A. Gómez-Pompa and S. Del Amo R., editors. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico*. Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos, Editorial Alhambra Mexicana, México, D.F.
- Graesser, J., T. M. Aide, H. R. Grau, and N. Ramankutty. 2015. Cropland/pastureland dynamics and the slowdown of deforestation in Latin America. *Environmental Research Letters* 10:34017.
- Grau, H. R., and M. Aide. 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society* 13:16.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews* 52:107–145.
- Guariguata, M. R. 1990. Landslide Disturbance and Forest Regeneration in the Upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology* 78:814–832.
- Guariguata, M. R., and R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest

- succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185–206.
- Guevara, S., and J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Plant Ecology* 107:319–338.
- Guevara, S., J. Laborde, and G. Sánchez-Ríos. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36:99–108.
- Harvey, C., O. Komar, R. Chazdon, B. Ferguson, B. Finegan, D. Griffith, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, and L. Soto-Pinto. 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology* 22:8–15.
- Hobbs, R. J., and V. A. Cramer. 2007. Why Old Fields? Socioeconomic and Ecological Causes and Consequences of Land Abandonment. Pages 1–14 *in* V. Cramer and R. Hobbs, editors. *Old fields. Dynamics and restoration of abandoned farmland*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Höbinger, T., S. Schindler, B. S. Seaman, T. Wrbka, and A. Weissenhofer. 2012. Impact of oil palm plantations on the structure of the agroforestry mosaic of La Gamba, southern Costa Rica: Potential implications for biodiversity. *Agroforestry Systems* 85:367–381.
- Hole, D. G., A. J. Perkins, J. D. Wilson, I. H. Alexander, P. V. Grice, and A. D. Evans. 2005. Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation* 122:113–130.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31:229–242.
- Holling, C. S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems* 4:390–405.
- Hooper, E., R. Condit, and P. Legendre. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12:1626–1641.
- Hooper, E., P. Legendre, and R. Condit. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Ecology* 42:1165–1174.

- Houghton, R. A., D. L. Skole, C. A. Nobre, J. L. Hackler, K. T. Lawrence, and W. H. Chomentowski. 2000. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature* 403:301–304.
- Jakovac, C. C., F. Bongers, T. W. Kuyper, R. C. G. Mesquita, M. Pe??a-Claros, and T. Nakashizuka. 2016. Land use as a filter for species composition in Amazonian secondary forests. *Journal of Vegetation Science* 27:1104–1116.
- Keenan, R. J., G. A. Reams, F. Achard, J. De Freitas, A. Grainger, and E. Lindquist. 2015. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management* 352:9–20.
- Kennard, D. K., K. Gould, F. E. Putz, T. S. Fredericksen, and F. Morales. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162:197–208.
- Kladivko, E. J. 2001. Tillage systems and soil ecology. *Soil & Tillage Research* 61:61–76.
- Koh, L. P., and D. S. Wilcove. 2008. Is oil palm agriculture really destroying tropical biodiversity? *Conservation letters* 1:60–64.
- De la Peña-Domene, M., C. Martínez-Garza, S. Palmas-Pérez, E. Rivas-Alonso, and H. F. Howe. 2014. Roles of birds and bats in early tropical-forest restoration.
- Lambin, E. F., H. J. Geist, and E. Lepers. 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual review of environment and resources* 28:205–241.
- Latawiec, A. E., R. Crouzeilles, P. H. S. Brancalion, R. R. Rodrigues, J. B. Sansevero, J. S. dos Santos, M. Mills, A. G. Nave, and B. B. Strassburg. 2016. Natural regeneration and biodiversity: a global meta-analysis and implications for spatial planning. *Biotropica* 48:844–855.
- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. Numerical ecology: second English edition. *Developments in environmental modelling* 20.
- Li, Y., and G. González. 2008. Soil fungi and macrofauna in the neotropics. Pages 93–114 *in* M. Randall W., editor. *Post-agricultural succession in the neotropics*. Springer, Puerto Rico.
- Lohbeck, M., L. Poorter, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave,

- H. Paz, E. A. Pérez-García, I. E. Romero-Pérez, A. Tauro, and F. Bongers. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211–1216.
- López-Toledo, L., and M. Martínez-Ramos. 2011. The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion? *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:663–678.
- Lu, X. 2016. Changes in biotic and abiotic drivers of seedling species composition during forest recovery following shifting cultivation on ... *Biotropica* 48:758–769.
- van der Maarel, E. 2005. *Vegetation ecology*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press.
- Magurran, A. E., and B. J. McGill. 2011. *Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press Oxford, Oxford.
- Marcano-Vega, H., T. Mitchell Aide, and D. Báez. 2002. Forest regeneration in abandoned coffee plantations and pastures in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Plant Ecology* 161:75–87.
- Marchese, C. 2015. Biodiversity hotspots: A shortcut for a more complicated concept. *Global Ecology and Conservation* 3:297–309.
- Mariaca-Méndez, R. 2005. Migración y desarrollo histórico en la región Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas, México. Page 327 *in* A. Nazar, E. Bello, and H. Morales, editors. *Sociedad y Entorno en la Frontera Sur de México*. 1a. REPSUR, Tapachula, Chiapas, México.
- Martínez-Garza, C., A. Flores-Palacios, M. De La Pena-Domene, and H. F. Howe. 2009. Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology* 25:541–550.
- Martínez-Garza, C., and R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145:255–265.
- Martínez-Garza, C., V. Pena, M. Ricker, A. Campos, and H. F. Howe. 2005. Restoring tropical biodiversity: Leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* 217:365–379.

- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Pages 191–239 *in* A. Gómez-Pompa and S. Amo, editors. *Investigación sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz*. Editorial Alhambra Mexicana, México, D.F.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:179–224.
- Martínez-Ramos, M. 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: Perspectivas para su estudio y conservación. Pages 279–292 *in* K. Oyama and A. Castillo, editors. *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica*. Siglo XXI Editores / UNAM.
- Martínez-Ramos, M., and X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80:69–84.
- Martínez-Ramos, M., and A. Soto-Castro. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107:299–318.
- Martínez-Ramos, M., A. Pingarroni, J. Rodríguez-Velázquez, L. Toledo-Chelala, I. Zermeño-Hernández, and F. Bongers. 2016. Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 48:745–757.
- Mas, A. H., and T. V. Dietsch. 2004. Linking Shade Coffee Certification To Biodiversity. *Ecological Applications* 14:642–654.
- McGill, B. 2015. Biodiversity: Land use matters. *Nature* 520:38–39.
- Méndez-Toribio, M., C. Martínez-Garza, E. Ceccon, and M. R. Guariguata. 2017. Planes actuales de restauración ecológica en Latinoamérica : avances y omisiones Current ecological restoration plans in Latin America : progress and omissions. *Revista de Ciencias Ambientales*:1–45.
- Mesquita, R. de C. G., P. E. dos Santos Massoca, C. C. Jakovac, T. V. Bentos, and G. B. Williamson. 2015. Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *Bioscience* 65:849–861.
- Milleniun-Ecosystem-Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press.

- Miranda, F., and E. Hernández Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*:29–179.
- Moguel, P., and V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13:11–21.
- Montagnini, F., E. Gonzales, C. Porras, and R. Rheingans. 1995. Mixed and pure forest plantations in the humid neotropics: a comparison of early growth, pest damage and establishment costs. *Commonwealth Forestry Review* 74:306–314.
- Moreno-Calles, A. I., V. M. Toledo, and A. Casas. 2013. Los sistemas agroforestales tradicionales de México: Una aproximación biocultural. *Botanical Sciences* 91:375–398.
- Morin, P. J. 2011. *Community ecology*. Second. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Mukul, S. A., J. Herbohn, J. Firn, T. F. Group, F. Sciences, T. Forests, and B. Sciences. 2016. Co-benefits of biodiversity and carbon from regenerating secondary forests in the Philippines uplands: Implications for forest landscape restoration. *Biotropica* 0:1–16.
- Murray, K. G., K. Winnett-Murray, J. Roberts, K. Horjus, W. A. Haber, W. Zuchowski, M. Kuhlmann, and T. M. Long-Robinson. 2008. The Roles of Disperser Behavior and Physical Habitat Structure in Regeneration of Post-Agricultural Fields. Pages 192–215 *in* R. W. Myster, editor. *Post-agricultural succession in the neotropics*. Springer, Puerto Rico.
- Myster, R. W. 2003. Effects of species, density, patch-type, and season on post-dispersal seed predation in a Puerto Rican pasture. *Biotropica* 35:542–546.
- Myster, R. W. 2008. Neotropic post-dispersal seed predation. Pages 216–220 *in* R. W. Myster, editor. *Post-agricultural succession in the neotropics*. Springer, Puerto Rico.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira, and J. M. C. da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:25–39.
- Nepstad, D., C. Uhl, and E. A. Serrao. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: A case study from Paragominas, Pará, Brazil. *In* Anderson, AB ed. *Alternatives to*

- deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest. New York, Columbia University Press:215–229.
- Newbold, T., L. N. Hudson, S. L. L. Hill, S. Contu, I. Lysenko, R. A. Senior, L. Börger, D. J. Bennett, A. Choimes, and B. Collen. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520:45–50.
- Norden, N., H. A. Angarita, F. Bongers, M. Martínez-Ramos, I. Granzow-de la Cerda, M. Van Breugel, E. Lebrija-Trejos, J. A. Meave, J. Vandermeer, and G. B. Williamson. 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:8013–8018.
- Ochoa-Gaona, S., F. Hernández-Vázquez, B. H. J. De Jong, and F. D. Gurri-García. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en La Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:65–80.
- Omeja, P. A., M. J. Lawes, A. Corriveau, K. Valenta, D. Sarkar, F. P. Paim, and C. A. Chapman. 2016. Recovery of tree and mammal communities during large-scale forest regeneration in Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 48:770–779.
- Pascarella, J. B., T. M. Aide, M. I. Serrano, and J. K. Zimmerman. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3:217–228.
- Peña-Claros, M., T. S. Fredericksen, A. Alarcón, G. M. Blate, U. Choque, C. Leaño, J. C. Licona, B. Mostacedo, W. Pariona, and Z. Villegas. 2008. Beyond reduced-impact logging: silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees. *Forest Ecology and Management* 256:1458–1467.
- Pereira, H. M., P. W. Leadley, V. Proença, R. Alkemade, J. P. W. Scharlemann, J. F. Fernandez-Manjarrés, M. B. Araújo, P. Balvanera, R. Biggs, and W. W. L. Cheung. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330:1496–1501.
- Perfecto, I., and J. Vandermeer. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. A new conservation paradigm. *Annual New York Academy Science* 1134:173–200.
- Phalan, B., M. Onial, A. Balmford, and R. E. Green. 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science* 333:1289–1291.

- Pickett, S. T. A., and P. S. White. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics: An introduction. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Poorter, L. 2001. Light dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15:113–123.
- Poorter, L., F. Bongers, T. M. Aide, A. M. A. Zambrano, P. Balvanera, J. M. Becknell, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, E. N. Broadbent, and R. L. Chazdon. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530:211–214.
- Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. E. Harms, J. C. Licona, M. Martínez-Ramos, S. J. Mazer, M. Martínez-Ramos, S. J. Mazer, M. Martínez-Ramos, and S. J. Mazer. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89:1908–1920.
- R-Core-Team-R. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>. Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Seppelt, R., M. Beckmann, S. Ceaușu, A. F. Cord, K. Gerstner, J. Gurevitch, S. Kambach, S. Klotz, C. Mendenhall, and H. R. P. Phillips. 2016. Harmonizing biodiversity conservation and productivity in the context of increasing demands on landscapes. *Bioscience:biw004*.
- Shackleton, C., and S. Shackleton. 2004. The importance of non-timber forest products in rural livelihood security and as safety nets: A review of evidence from South Africa. *South African Journal of Science* 100:658–664.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez, and S. Sánchez-Beltrán. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico. Pages 40–58 *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG)*. . Mulawarman University Press, Indonesia.
- Sloan, S., M. Goosem, and S. G. Laurance. 2016. Tropical forest regeneration following land abandonment is driven by primary

- rainforest distribution in an old pastoral region. *Landscape Ecology* 31:601–618.
- Slocum, M. G. 2001. How tree species differ as a recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82:2547–2559.
- Strassburg, B. B. N., F. S. M. Barros, R. Crouzeilles, A. Iribarrem, J. S. dos Santos, D. Silva, J. B. B. Sansevero, H. N. Alves-Pinto, R. Feltran-Barbieri, and A. E. Latawiec. 2016. The role of natural regeneration to ecosystem services provision and habitat availability: a case study in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 48:890–899.
- Tapia Tapia, E. del C., and R. Reyes Chilpa. 2008. Productos forestales no maderables en México: Aspectos económicos para el desarrollo sustentable. *Madera Bosques* 14:95–112.
- Thomlinson, J. R., M. I. Serrano, T. M. del M. Lopez, T. M. Aide, and J. K. Zimmerman. 1996. Land-use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape (1936-1988). *Biotropica* 28:525–536.
- Turner, M. G., V. H. Dale, and E. H. Everham III. 2011. Hurricanes , and Volcanoes : Comparing Large Disturbances are heterogeneous Large disturbances spatially and not as as they may initially appear catastrophic. *BioScience* 47:758–768.
- Uhl, C., R. Buschbacher, and E. A. S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *The Journal of Ecology*:663–681.
- Uhl, C., K. Clark, H. Clark, and P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69:631–649.
- Uriarte, M., and R. L. Chazdon. 2016. Incorporating natural regeneration in forest landscape restoration in tropical regions : synthesis and key research gaps. *Biotropica* 48:915–924.
- Uriarte, M., C. B. Yackulic, Y. Lim, and J. A. Arce-Nazario. 2011. Influence of land use on water quality in a tropical landscape: A multi-scale analysis. *Landscape Ecology* 26:1151–1164.
- Vázquez-Yanes, C., and A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69–87.
- Velázquez, A., J. Mas, J. Díaz Gallegos, R. Mayorga Saucedo, P. Alcántara,

- R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra, and J. Palacio. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica* 62:21–37.
- Walker, L. R. 2012. *The Biology of Disturbed Habitats*. Oxford University Press, New York.
- Walker, R., E. Moran, and L. Anselin. 2000. Deforestation and cattle ranching in the Brazilian Amazon: external capital and household processes. *World development* 28:683–699.
- Waltert, M., A. Mardiastuti, and M. Muhlenberg. 2004. Effects of land use on bird species richness in Sulawesi, Indonesia. *Conservation Biology* 18:1339–1346.
- Webb, C. O., and D. R. Peart. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of boreal rain forest trees. *Ecology* 80:2006–2017.
- Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. *Forestry abstracts* 44:767–779.
- Wijdeven, S. M. J., and M. E. Kuzee. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8:414–424.
- Wright, J. S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14.
- Young, K. R., J. J. Ewel, and B. J. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Plant Ecology* 71:157–173.
- Zahawi, R. A., and C. K. Augspurger. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31:540–552.
- Zárate, D. A., E. Andresen, A. Estrada, and J. C. Serio-silva. 2014. Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *American Journal of Primatology* 76:890–899.
- Zermeño-Hernández, I., M. Méndez-Toribio, C. Siebe, J. Benítez-Malvido, and M. Martínez-Ramos. 2015. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Applied Vegetation Science* 18:443–455.
- Zermeño-Hernández, I., A. Pingarroni, and M. Martínez-Ramos. 2016.

Agricultural land-use diversity and forest regeneration potential in human-modified tropical landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 230:210–220.

Zimmerman, J. K., T. M. Aide, M. Rosario, M. Serrano, and L. Herrera. 1995. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:65–76.

Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella, and T. M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8:350–360.

ANEXO

Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes

Miguel Martínez-Ramos, Aline Pingarroni, Jorge Rodríguez-Velázquez, Lilibeth Toledo-Chelala, Isela Zermeño-Hernández, Frans Bongers





Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes

Miguel Martínez-Ramos^{1,3}, Aline Pingarrón¹, Jorge Rodríguez-Velázquez¹, Lilibeth Toledo-Chelala¹, Isela Zermeño-Hernández¹, and Frans Bongers²

¹ Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Antigua Carretera a Pátzcuaro # 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, CP 58190, Morelia, Michoacán, México

² Forest Ecology and Forest Management Group, Wageningen University, P.O. Box 47, 6700 AA Wageningen, The Netherlands

ABSTRACT

In human-modified tropical landscapes (HMLs) the conservation of biodiversity, functions and services of forest ecosystems depends on persistence of old growth forest remnants, forest regeneration in abandoned agricultural fields, and restoration of degraded lands. Understanding the impacts of agricultural land uses (ALUs) on forest regeneration is critical for biodiversity conservation in HMLs. Here, we develop a conceptual framework that considers the availability of propagules and the environment prevailing after field abandonment as two major determinants of forest regeneration in HMLs. The framework proposes that regeneration potential decreases with size, duration and severity of agricultural disturbance, reducing propagule availability and creating ill-suited environmental conditions for regeneration. We used studies from Southern Mexico to assess this framework. First, we identify regeneration bottlenecks that trees face during transit from seed to follow-up life stages, using demographic analysis of dominant pioneer species in recently abandoned fields. Then, we explore effects of ALUs on forest regeneration at the field and landscape scales, addressing major legacies. Finally, we integrate agricultural disturbance with landscape composition to predict attributes of successful second growth forests in HMLs, and provide indicators useful to select tree native species for active restoration. An indicator of disturbance inflicted by ALUs, based on farmers' information, predicted better regeneration potential than measurements of soil and microclimate conditions at time of abandonment. Cover of cattle pastures in the landscape was a stronger indicator of forest regenerating attributes than cover of old growth forest remnants. To conclude, we offer recommendations to promote forest regeneration and biodiversity conservation in HMLs.

Abstract in Spanish is available with online material.

Key words: agricultural land uses; dispersal limitation; establishment limitation; Mexico; secondary succession; second growth forests; tree demography; tropical rain forest.

TROPICAL LANDSCAPES ARE INCREASINGLY COMPOSED OF OLD GROWTH FOREST REMNANTS immersed in a matrix of agricultural land uses, patches of second growth forests, and degraded lands (Laurance *et al.* 2014). In such human-modified landscapes (HMLs) the conservation of biodiversity, functions, and services of forest ecosystems critically depends on the persistence of old growth forest fragments (Laurance & Peres 2006), the potential for forest regeneration in abandoned fields (Chazdon 2014, Chazdon & Uriarte 2016), and the restoration of degraded lands (Holl 2012). Fragments often are <100-ha and undergo ecosystem degradation due to edge effects and other threats (Benitez-Malvido & Martínez-Ramos 2003, Laurance *et al.* 2006, 2007). Ways to prevent further degradation of forest fragments, often-important biodiversity pools (Turner & Corlett 1996, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013), are urgently needed (Laurance *et al.* 2002). Forest regeneration potential can be limited by disturbance effects caused by extensive, severe, and long-lasting agricultural land

uses (Holl 2007, Zermeño-Hernández *et al.* 2015, Zermeño-Hernández *et al.* 2016). Therefore, understanding ecological legacies of agricultural land uses (Chazdon 2003, Foster *et al.* 2003), identifying land uses that promote forest regeneration, and developing ecological tools to restore degraded lands (Hobbs & Harris 2001, Hobbs & Cramer 2007, Holl 2012, Gilman *et al.* 2016) are critical for constructing positive scenarios of agricultural production, biodiversity conservation, and enhancement of rural livelihoods in HMLs (Finegan & Nasi 2004, DeFries *et al.* 2007, Melo *et al.* 2013, Adams *et al.* 2016, Lazos *et al.* 2016).

In this paper, we focus on three interlinked themes on natural forest regeneration and restoration in HMLs: (1) regeneration bottlenecks for colonizing tree species; (2) effects of land use legacies on forest regeneration; and (3) maximizing the success of natural regeneration and restoration. The first topic approaches natural regeneration of pioneer species in recently abandoned agricultural fields; the idea is to pinpoint ecological factors that play critical roles for dispersal and establishment of colonizing pioneer tree species, which are dominant in young second growth forests. In the second theme, we assess legacies of disturbance

Received 22 December 2015; revision accepted 25 July 2016.

³Corresponding author; e-mail: mmartinez@cicco.unam.mx

regimes inflicted by different agricultural land uses on forest regeneration with the idea of identifying those uses enabling best regeneration at the local (field) scale. Third, we integrate the landscape composition with the disturbance regimes associated with different agricultural land uses to predict structural attributes (density, biomass, species diversity) of second growth forests in HMLs; also, we provide guidelines for identifying native tree species that can help in restoration of degraded lands. We approach these issues mostly using studies conducted in an important wet lowland tropical forest area in Mexico. To start, we describe a general conceptual framework reflecting our main contribution. Then, we present results on the three selected themes. As concluding remarks, we give recommendations for promoting forest regeneration and conserving biodiversity in HMLs.

CONCEPTUAL FRAMEWORK

Tropical rain forest species evolved under the influence of chronic small-scale natural disturbances (Martínez-Ramos 1985, Denslow 1987). Tree and limb falls create gaps in the forest canopy and play a critical role in the forest regeneration cycle, through which the structure and composition of plant populations and communities change in space and time (Whitmore 1984, Martínez-Ramos *et al.* 1988). Deforestation and subsequent agricultural land uses, in contrast, generate disturbances of much larger size, severity, and duration (Foster *et al.* 2003, Holl & Aide 2011, Laurance *et al.* 2014). Such anthropogenic disturbances are new events in the evolutionary history of rain forest tree species for which most of them have poor or null adaptive responses and thus might limit their natural regeneration. Commonly, agricultural land uses eliminate the original forest ecosystem and reduce the potential for forest regeneration in the abandoned fields (Hooper *et al.* 2005, Holl 2012). Figure 1 illustrates how the increase in disturbance inflicted by agricultural land use (from left to right) affects two major forest regeneration determinants: the availability of propagules (soil seeds, seed rain, seedling, sapling and re-sprouting banks) and the biophysical conditions prevailing at the time of field abandonment (Holl 2007, Martínez-Ramos & García-Orth 2007). With increasing agricultural disturbance, bottlenecks acting on regenerating species are expected to become stricter. For example, propagule availability is expected to decline due to dispersal limitation as the size of the agricultural field and distance to forest remnants (*i.e.*, seed sources) increase. Also, dispersal limitation is exacerbated with less forest remaining in the periphery of the field. Such effects are expected to be most limiting for large seeded species that depend on animals for seed dispersal (see decreasing size of bird image in Fig. 1, indicating lower dispersal potential with increasing agricultural disturbance). Other studies have shown that animal-dispersed species decrease their representation in the seed rain with increasing distance to forest-remnant edges (Aide & Cavellier 1994, Holl 1999). Also, establishment limitation enhances with the disturbance duration and severity (particularly frequent use of fire) of agricultural uses (*e.g.*, cattle pastures and conventional monocultures in Fig. 1), which also deplete *in situ*

propagule pools (*e.g.*, Quintana-Ascencio *et al.* 1996, Holl 2007, Martínez-Ramos & García-Orth 2007, see reduction in gray boxes in the sketch). At the same time, biophysical environmental conditions depart from those enabling the survival, growth and or reproduction of most rain forest plants (Chazdon 2003, Zermeño-Hernández *et al.* 2015); thus, few tolerant pioneer species become dominant in abandoned fields with harsh environmental conditions (*e.g.*, Mesquita *et al.* 2015). Under extreme disturbance condition, severe field degradation occurs, including the possible field infestation by weeds impeding forest regeneration (Fig. 1; *e.g.*, Suazo-Ortuño *et al.* 2015). In such circumstance, time to regeneration is uncertain and active ecological restoration is required to achieve desirable ecosystem properties. With increasing harshness of agricultural land use the values of biodiversity, functions and services of regenerating forest reduces and the costs associated to restoration increase (Fig. 1; Chazdon 2008).

In the following sections, we develop the framework by analyzing the demography of typical pioneer tree species and illustrating the nature of bottlenecks affecting forest regeneration in recently abandoned agricultural fields, where disturbance conditions were not severe. Then, we assess how increasing levels of agricultural disturbance affect forest regeneration potential, identifying key local and landscape factors affecting the structure and composition of regenerating second growth forests. A special effort is directed to provide simple, low-cost, and effective, useful indicators that help to identify agricultural land uses and HMLs with highest forest regeneration potential. Finally, we provide indicators that can be used to identify native tree species with higher potential for restoration of degraded lands.

REGENERATION BOTTLENECKS FOR COLONIZING SPECIES

Different biophysical factors determine the transition probabilities of colonizing species from the seed stage to later life-cycle stages in abandoned agricultural fields (Dalling & Denslow 1998, Dalling *et al.* 2002, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2015, Lu *et al.* 2016). Demographic studies can help to explore how propagule availability and biophysical variables, after abandonment, determine the probability of a seed to become a mature plant for different pioneer species. Here, we use demographic data, encompassing all life-cycle stages, for three typical pioneer tree species from southern Mexico, to explore regenerative bottlenecks these trees endure during the first 3 years after the abandonment of a cornfield (see *Methods* in Appendix S1).

On an annual basis, seed rain and soil seed bank were abundant for all three species (Fig. 2), especially for *Trema micrantha*, indicating that dispersal limitation, and propagule availability in general, was not a bottleneck. However, important differences in seed biology among species suggest that an increase in the harshness of agricultural land use may have different consequences for regeneration of these species. Seeds of *Trema* and *Cecropia obtusifolia* are small, copiously and continuously produced (Álvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990), and dispersed by a rich array of highly mobile vertebrates (Estrada *et al.* 1984). In

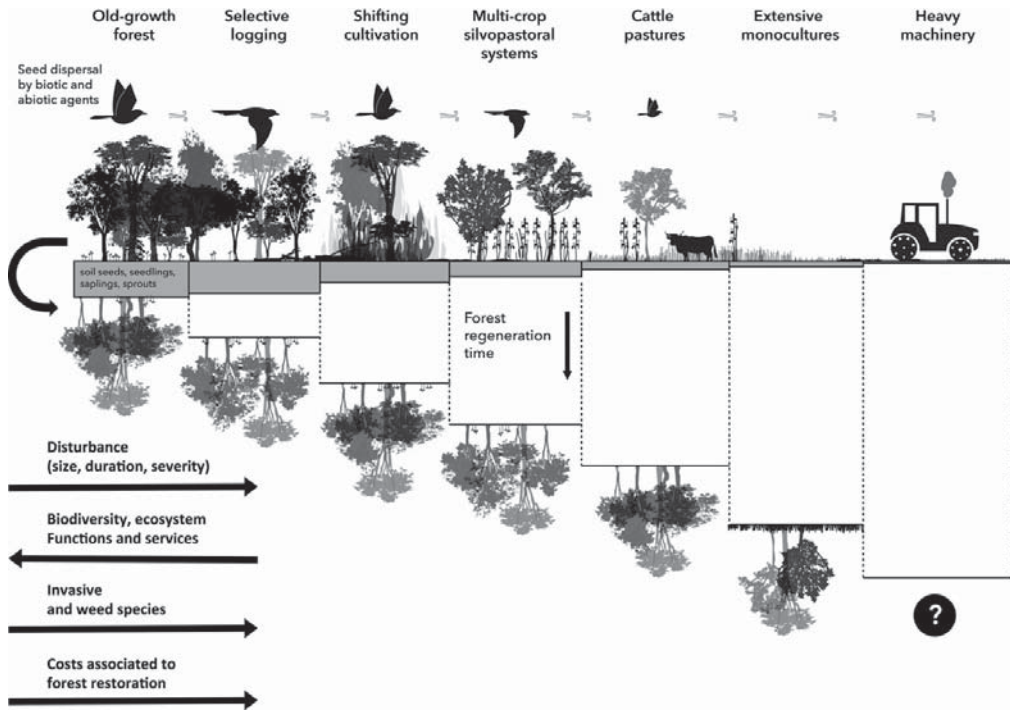


FIGURE 1. Conceptual drawing illustrating agricultural land use effects on forest regeneration potential. Under mild land uses, such as selective logging or shifting cultivation, propagule availability (soil seeds, and seedling, sapling and re-sprout banks), seed rain (coming from external seed sources via animal seed dispersers and wind), and biophysical factors after field abandonment do not represent barriers for forest regeneration. As size, duration, and severity of disturbance inflicted by agricultural land uses increases (see first horizontal arrow) forest regeneration potential decreases (and time for forest recovery become longer; indicated by the vertical arrow and the length of the discontinuous lines) and forest structure and composition change respect to pre-disturbance ones. Under extreme disturbance conditions the field can be invaded by weeds, natural forest regeneration is unlikely (uncertain time of recovery), and active restoration actions are needed. With increasing agricultural disturbance dispersal limitation intensifies (mostly by the loss of biotic seed dispersal, indicated by the decrease in the size of the bird image; symbol in front of birds represent wind) and establishment limitation increases, and biodiversity, ecosystem functions and services of regenerating forests decline, while the costs required for restoration increase. Modified from García-Orth (2008).

contrast, the larger seeds of *Trichospermum mexicanum* are wind-dispersed, and produced only during the dry season (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991). These reproductive differences partially explain why the year around abundance of seeds was over one order of magnitude smaller in *Trichospermum* than in the other two species. *Trichospermum* seeds were 30 times more abundant in soil than in the seed rain, suggesting a long-lasting seed bank. In contrast, *Trema's* seed rain was far more abundant than soil seeds, suggesting these seeds do not accumulate in the soil. In *Cecropia* seed rain and soil seed abundances were similar, also suggesting no seed accumulation. In old growth forest sites, *Cecropia* soil seeds have very short lifespans (<10 days), suffering high predation rates by insects and pathogens; they are dynamically replaced by newly and abundant dispersed seeds (Álvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990). Also, in recently abandoned cornfields (Corzo-Domínguez 2007) and pastures (García-Orth & Martínez-Ramos 2008) *Cecropia* soil seeds suffered predation rates close to 100

percent within few days. While *Trema* has similar seed population dynamics, *Trichospermum* may be much better in resisting predation and diseases. In terms of our conceptual framework (Fig. 1), regeneration potential of pioneer species like *Cecropia* and *Trema* would be more sensitive to extensive (*i.e.*, large-sized) agricultural land uses (*e.g.*, cattle pastures or monocultures of several dozen hectares; Fig. 1), which reduce animal seed dispersal, while species like *Trichospermum* could be more sensitive to severe land uses (*i.e.*, those causing high *in situ* environmental modification; Fig. 1) that reduce or eliminate the soil seed bank.

Two years after field abandonment, *Cecropia* was the only species with seedlings (Fig. 2A) indicating strong establishment limitations for *Trema* and *Trichospermum*. Likely, as soon as colonizing vegetation forms a closed canopy cover, and light availability declines in the understory, seeds of these two pioneer trees were unable to germinate and/or newborn seedlings died soon after emergence. *Trema* and *Trichospermum* were less shade-tolerant

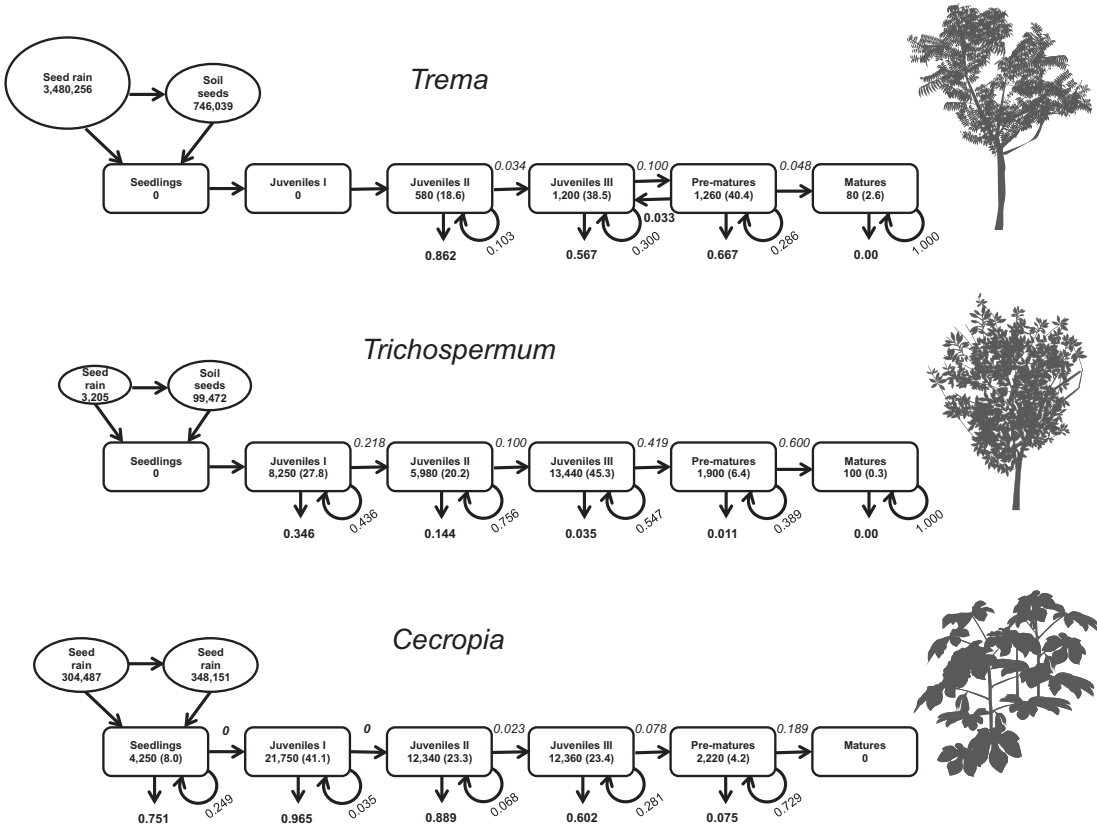


FIGURE 2. Diagrammatic life-table of the three dominant pioneer tree species studied in an abandoned cornfield (1.5 years fallow age) in Marqués de Comillas, southern Mexico. Propagate availability is illustrated in ellipses, whose size is related with the density of soil seeds and dispersed seeds (seed rain) per hectare. Rectangles show density (individuals per hectare) of trees in life-cycle categories: Seedlings (<50 cm height), Juveniles I (50 to 150 cm height), Juveniles II (151 cm height to 2.5 cm DBH), Juveniles III (2.6 to 5 cm dbh), Pre-matures (5.1 to 10 cm dbh) and Matures (>10 cm dbh). In these categories, for a time period of 1 year, right-headed horizontal arrows represent progression from one to the next stage, left-headed horizontal arrows represent reduction in size due to broken stems, circle arrows indicate same-stage persistence and vertical arrows indicate mortality. Numbers between stages indicate annual progression or retrogression rates (ind/ind/yr), annual mortality rates (ind/ind/yr) at the tip of vertical arrows and annual permanence rates (ind/ind/yr) beside circle arrows. Transition rates between seed rain and soils seeds, as well as between these stages and newborn seedlings are unknown.

than *Cecropia*, and probably prosper better in large open fields. For *Trema*, this was confirmed in Barro Colorado Island where this tree requires larger gaps than *Cecropia* to regenerate (Brokaw 1987). *Trichospermum* could be intermediate as indicated by the fact that this species exhibited a middle density of juvenile trees between *Trema* and *Cecropia* in our abandoned cornfields (Fig. 2). The abundant seedlings and saplings of *Cecropia*, however, suffered high mortality rates (>60% per year) and only 2.3 percent of the Juveniles-1 (50–150 cm height) reached sizes larger than 1 cm dbh over the studied year (Fig. 2). In contrast, *Trichospermum* exhibited lower mortality and higher progression rates in the juvenile stages, increasing its survival and growth as individuals transitioned to further life-cycle stages. *Trema* exhibited high

mortality and low progression rates in juvenile and pre-mature stages (4.1–8 cm dbh). These results are indicative of the strong competition that pioneer trees endure during the first years of old-field succession (van Breugel *et al.* 2012), and likely indicate differences in the ability of the species to use light resources and to cope with natural enemies (herbivores and diseases) in juvenile and pre-mature stages. In the three species, mortality decreased and growth increased markedly in the mature stage, when tree-crowns get exposed to direct sunlight.

As a net result of these demographic transitions and ecological filters, *Trichospermum* recruited more mature trees than *Trema* and *Cecropia*, which reached mature sizes only three years after field abandonment. Most individuals (40%) in the *Trema*

population were in the pre-mature stage (4.1–8 cm dbh), most of *Trichospermum* (45.3%) in the Juvenile-III stage (2.1–4 cm dbh) and most of the *Cecropia* (41.1%) in the Juvenile-I stage (51–150 cm height; Fig. 2). Such differences in population structure suggest that *Trema* was the first colonizer, followed by *Trichospermum* and then by *Cecropia*. However, if all species colonized the field at the same time, differences in inter-specific growth and mortality rates due to, for example, competition and diseases, may also generate such contrasting demographic structures (van Breugel *et al.* 2007, 2012). Indeed, detailed demographic studies are needed to assess the recruitment rate and colonization sequence of pioneer trees, like those studied here. These processes would change under the effects of disturbance caused by different agricultural land uses on propagule availability (*i.e.*, dispersal limitation) and the biophysical environment (*i.e.*, establishment limitation). Lacking such demographic details, the following section addresses this issue using a community ecology approach.

EFFECTS OF LAND USE LEGACIES ON FOREST REGENERATION

Agricultural land use types may differ widely in variables such as size of the agricultural field, years of use, harvest frequency, type of machinery and tools used, fire frequency and intensity, amount and frequency of agrochemicals, biomass and aggressiveness of exotic species, and density of livestock (Zermeño-Hernández *et al.* 2015). The legacies of different agriculture land uses, therefore, will reflect in the structural, compositional, functional, and dynamic attributes of regenerating forests (Levy-Tacher & Aguirre-Rivera 2005, Chazdon 2014, Mesquita *et al.* 2015).

REGENERATION EFFECTS OF TWO CONTRASTING AGRICULTURAL LAND USES.—In Marqués de Comillas, Southeastern Mexico, we compared forest regeneration dynamics in abandoned cornfields (van Breugel *et al.* 2006, 2007) and cattle pastures, which are the dominant agricultural land uses in that region (Zermeño-Hernández & Martínez-Ramos 2016) and in many HMLs throughout Mesoamerica. Pastures were larger in size, more severe (including burning events) in agricultural practices and longer lasting than cornfields (Tables S1 & S2), but were located within the same geomorphology unit and landscape matrix (see *Methods* Appendix S2).

Six years after the abandonment of the study fields, shrub and tree assemblages (height >1 m) in the pastures were 2–15 times lower in stem density, basal area (a surrogate for above-ground biomass), plant maximum height, and species density than in the cornfields (Table 1). While the cornfield regenerating forests were richer in species and higher in biomass, thus providing superior carbon storage and sequestration than those in the pastures, rarefied species richness and species diversity (rarefied or not) of secondary forests in cornfields and pastures were similar (Table 1). Under the better environment conditions in cornfields, a few dominant pioneer species rapidly monopolized the resources and grew very fast, outcompeting other species which represented only a small fraction of basal area in the canopy and understory (three species covering 60 percent of basal area;

TABLE 1. Mean (\pm SE) values of structural attributes of regenerating forests 6 years after the abandonment of cornfields (N = 3) and cattle pastures (N = 2) in Marqués de Comillas, Southeastern Mexico. For each attribute, land uses not sharing same letter are significantly different ($P < 0.05$, Generalized Linear Models).

Attribute	Land use	
	Cornfield	Pasture
Stem density (stems/500 m ²)	680.0 \pm 227.5 ^a	56.7 \pm 2.0 ^b
Basal area (m ² /500 m ²)	0.90 \pm 0.14 ^a	0.06 \pm 0.01 ^b
Mean maximum height (m)	12.9 \pm 0.6 ^a	7.3 \pm 0.8 ^b
Species density (species/500 m ²)	54.0 \pm 5.8 ^a	25.0 \pm 2.0 ^b
Rarefied species richness (species/57 stems)	20.1 \pm 3.0 ^a	20.7 \pm 0.3 ^a
Species diversity (dominant species/500 m ² , D)	3.4 \pm 1.2 ^a	5.1 \pm 1.1 ^a
Rarefied species diversity (D/57 stems)	3.2 \pm 1.0 ^a	4.9 \pm 0.9 ^a

Fig. S1A). The harsher environment prevailing in the pastures after abandonment (Zermeño-Hernández *et al.* 2015) was a barrier for highly competitive species, resulting in a more even species representation (six species covering 60 percent; Fig. S1A). In addition, the abandoned cornfields and pastures were colonized by assemblages with different species composition: a species similarity analysis, using a species basal area based Bray-Curtis index, showed that secondary forests in fields with different land use (cornfield-pasture; mean similarity = 3.6%) were 4–7 times less similar than those in fields with same land use (cornfield-cornfield = 28.2%; pasture-pasture = 15.3%), and a non-metric multidimensional scaling analysis fully separated cornfields from pastures along the main ordination axis (Fig. S1B). While typical pioneer trees colonizing canopy gaps in old growth forest (such as *Trichospermum*, *Ocroma*, *Heliconia*, and *Piper*) dominated the cornfields, species related to savanna-like vegetation (*e.g.*, *Byrsonima crassifolia*, *Curatella americana* and *Vismia camparaguyi*) dominated the pastures (Fig. S1A).

Similar legacies of agricultural land uses were found in a long-term study that contrasted successional forest pathways between abandoned clearcuts, which represented a relative mild land use, and cattle pastures, which represented a harsh land use (including multi-episodes of burning), in Manaus, Brazil (Mesquita *et al.* 2015). Twenty-five years after abandonment, diverse and structurally complex second growth forests developed in the clearcuts while structurally simple and low diverse ones developed in the pastures. Another example is in regenerating forest near Tefé, Brazil, where swidden agriculture land use intensity also reduced regeneration and impacted the regenerating community (Jakovac *et al.* 2015). These studies strongly support the hypothesis that forest regeneration rate (gain in species diversity and biomass per unit of time and space) is reduced with the harshness of the land use, especially when recurrent burning occurs, and that contrasting agricultural land uses may lead to divergent successional pathways.

ASSESSING REGENERATION EFFECTS IN AGRICULTURAL LAND USE GRADIENTS.—As different agricultural land uses occur at the same time in HMLs, their joint impact on forest regeneration potential needs to be assessed (*e.g.*, Pascarella *et al.* 2000, Holl 2007). To predict forest regeneration potential in any abandoned agricultural field in a complex multi-land use HML we constructed a simple index based on information provided by landowners and farmers (Zermeño-Hernández *et al.* 2015). Our Ecological Disturbance Index (*EDI*) was derived from the analysis of agricultural land uses as ecological disturbance regimes (*sensu* Pickett & White 1985). *EDI* incorporates, in an additive way, three major disturbance components: size (field area in hectares), duration (years of agricultural use) and severity (including fire incidence, chemical use, machinery use, stocking rate, and tree cover in the field; see Appendix S3). The index varies from 0 (no disturbance) to 3 (maximum disturbance; Zermeño-Hernández *et al.* 2015).

We tested *EDI*'s usefulness to predict forest regeneration potential in an experiment in Marqués de Comillas (see Appendix S4), where forest regeneration was monitored in recently abandoned fields differing widely in *EDI* values. Plant density, species density, and above ground biomass of shrubs, trees and lianas (10–150 cm height) were quantified at the time of field abandonment and 2 years later, in permanent plots near (<5 m) and far (>100 m) from nearest forest remnants. Regeneration rates for abundance, species density, and species diversity decayed exponentially with *EDI* (Zermeño-Hernández *et al.* 2015). In contrast, physiochemical soil variables measured at the time of abandonment (for details, see Zermeño-Hernández *et al.* 2015) failed to explain the among field variation in regeneration rates. Only microclimate variables such as air temperature, relative humidity, and vapor pressure deficit predicted regeneration rates. To our surprise, the farmer-based simple and cheap-to-get *EDI* index indicated the recovery of abundance, species density and diversity as well as measurements of microclimate conditions, which are costly (*e.g.*, equipment requirement) and time consuming, especially when rapid assessment of many agricultural fields is required.

Dispersal limitation plays an important role in forest regeneration potential (Reid *et al.* 2015). Plant density and diversity decreased significantly with *EDI* only near edges of forest remnants (Fig. S2), implying that severe and long-lasting agricultural land use strongly limits forest regeneration even under abundant seed rain (I. Zermeño-Hernández pers. obs.). In contrast, the lack of *EDI* impact far from forest edges (Fig. S2) indicates that both dispersal limitation and harsh environmental conditions constitute important barriers for regeneration.

Contrary to abundance and diversity of regenerating forests, aboveground biomass (AGB) did not change with *EDI*. Instead, biomass of 2-year-old regenerated vegetation was positively related with light availability at the time of abandonment (Zermeño-Hernández *et al.* 2015). Cornfields and pastures had higher levels of light availability than cacao plantations and few pioneer species dominated the regenerating vegetation under the high light conditions. Also, we found that AGB was negatively

related with soil nitrogen content; maybe the high nitrogen demand of the fast growing pioneer trees strongly decreased soil nitrogen (Bazzaz & Pickett 1980), promoting N fixing trees in early succession (Batterman *et al.* 2013, Menge & Chazdon 2016). Thus, while *EDI* components (size, duration, and severity) were good indicators of propagule availability, and hence of the abundance and diversity of regenerating plant communities, soil and microclimatic conditions at the time of abandonment were better indicators of plant performance (Zermeño-Hernández *et al.* 2015).

SCALING *EDI* AT THE LANDSCAPE LEVEL.—Depending on land-use history, socioeconomic factors (*e.g.*, years since human colonization, agrarian policies, economy) and biophysical variables (*e.g.*, topography, soil quality), the land covered by old growth forest fragments and different agricultural land uses may vary widely among HMLs. Conceptually, it can be expected that the extent and ecological properties of second growth forests in such landscapes may depend on the extent of the old growth forest remnants (*i.e.*, size of seed pools) and the disturbance regimes imposed by the different agricultural land uses (affecting *in situ* propagule availability and environmental conditions in the abandoned fields). However, the cumulative impact of disturbance, caused by different land uses occurring in a landscape, on the ecological properties of second growth forest still needs to be assessed (Chazdon 2014).

We developed the *EDI*-based Ecological Disturbance Landscape Index (EDI_L , Zermeño-Hernández & Martínez-Ramos 2016) for this purpose and tested the hypothesis that structural attributes (stem density, species density, species diversity, and biomass) of second growth forests are reduced with increasing disturbance regimes, associated with the mosaic of land uses in the landscape. EDI_L is calculated as $EDI_L = EDI_i * p_i$, where EDI_i is the average *EDI* value for all fields with land use type *i*, and p_i is the cover proportion of that land use type in the landscape. We tested the usefulness of this index in a study in Marqués de Comillas. To quantitate EDI_i for different agricultural land uses, Zermeño-Hernández and Martínez-Ramos (2016) did semi-structured interviews with 68 owners of 156 agricultural fields encompassing 13 different agricultural land uses. The EDI_i values ranged from 0.60 to 0.75 for agroforestry systems (*e.g.*, coffee, orchard, cocoa plantations) from 1.3 to 1.5 to 1.9 monocultures (*e.g.*, cornfields, bean and rice fields) and was 1.9 for extensive farming (*e.g.*, pastures, oil palm plantations). We incorporated in EDI_L the proportion of area occupied by old growth forest remnants ($EDI = 0$), and of patches of secondary vegetation ($EDI = 0.25$), considering that old growth forest represent the undisturbed condition and that secondary forests may attain important levels of biodiversity and biomass, as documented for other studies conducted in Marqués de Comillas (van Breugel *et al.* 2006, 2007, Lohbeck *et al.* 2014, 2016) and in other Neotropical regions (Norden *et al.* 2015, Poorter *et al.* 2015, 2016). This value, however, is tentative because *EDI* of secondary forests may change from a relatively high starting value,

defined by the disturbance regime imposed by the agricultural land use before abandonment (Mesquita *et al.* 2015, Zermeño-Hernández *et al.* 2015) to a value of 0, if the secondary forest, over time, reaches a structure and function similar to that of the old growth forest.

Our study system consisted of ten landscapes (1-km² each) for which EDI_L values, as well as different structural community attributes and fallow age (years) of second growth forests, were quantified (see Appendix S5). Overall, tree density did not change with EDI_L , but species density ($R^2 = 0.58$, $P < 0.01$), basal area ($R^2 = 0.92$, $P < 0.01$), and species diversity (Inverse Simpson index, $R^2 = 0.45$, $P = 0.03$), decreased with EDI_L (Zermeño-Hernández & Martínez-Ramos 2016). As these tree community attributes tend to increase with second growth forest age (Norden *et al.* 2015), and landscapes with low EDI_L values (*i.e.*, recently opened to agriculture) could have younger forests than landscape with high EDI_L values, we checked that EDI_L effects were independent of forest age. For this, we obtained the mean fallow age of secondary forests recorded in each landscape. Indeed, across landscapes mean structural attribute values of secondary forests varied independently of mean fallow age (regression analysis, $N = 9$, $P > 0.10$).

In our studied landscapes, EDI_L was largely determined by the percentage of land covered by cattle pastures (%CP), which had the higher EDI value (Zermeño-Hernández & Martínez-Ramos 2016). Pastures covered between 7 and 93 percent of the studied landscapes, and represented between 71 and 100 percent of the land covered by agriculture. Therefore, we expected that %CP in the landscape could be a simpler indicator of the second growth forest attributes. Indeed, species density, species diversity, and basal area declined with %CP across landscapes (Figs. 3A–C). We also expected that the values of the regenerating forest attributes would increase with the percentage of the landscape covered by old growth forest remnants (%COF), because more forest should imply greater species availability to colonize the abandoned fields. This expectation was supported by our results as basal area, and to a lesser degree species density and species diversity, increased with %COF (Figs. 3D–F). In fact, %CP was a stronger indicator of regenerating forest attributes (higher R^2 in relationships shown in Fig. 3) than %COF. Whether this result indicates that severity and duration of agricultural land uses (represented by %CP) were more important than availability of seed sources in the landscape (represented by %COF) for forest regeneration needs further exploration. That %CP was closely related to EDI_L ($R^2 = 0.91$, linear regression) indicates that this simple and inexpensive landscape metric (quantified with satellite images and GIS) can be employed to predict average second growth forest attributes at the landscape level. However, because EDI_L integrates in a single index the disturbance regime effects inflicted by different land uses in a landscape, this index is not useful to predict forest regeneration potential on a single abandoned field.

In summary, our findings indicate that: (1) ecological quality (density, species diversity, biomass) of second growth forests systematically decreases with high area of land uses that lead to severe landscape disturbance (*e.g.*, extensive cattle pastures); and (2)

it is imperative to preserve high coverage levels of old growth forests in the landscape to assure regeneration of high ecological quality second growth forests. Therefore, in designing HMLs where second growth forests contribute importantly to conserve biodiversity, it is mandatory to establish low impact agricultural land uses embedded in a matrix of both second growth and old growth forest.

MAXIMIZING THE SUCCESS OF LARGE-SCALE NATURAL REGENERATION AND RESTORATION

In extremely disturbed abandoned fields, natural regeneration is limited by a series of biotic and abiotic barriers (Aide & Cavelier 1994, Hooper *et al.* 2005, Fig. 1) and identifying and removing such barriers is critical for forest recovery. Two major barriers are the lack of propagules due to dispersal limitation (Holl 1999), and the competition/interference exerted by exotic or weed plants (Catterall 2016). A way to overcome dispersal limitation is sowing seeds of native plant species that can foster forest recovery (Cole *et al.* 2011). However, with frequency sown seeds suffer high predation rates and protection from invertebrate and vertebrate granivores is needed. For example, in Marqués de Comillas, sowed seeds in abandoned cattle pastures of the pioneer trees *Cecropia obtusifolia* (Cecropiaceae) and *Ochroma pyramidale* (Malvaceae) suffered 100 percent removal in only 8 days (mostly by ants), and those of the late-successional trees *Brosimum alicastrum* (Moraceae) and *Dialium guianense* (Leguminosae) suffered 80–100 percent removal rates by ants and rodents in 64 days (García-Orth & Martínez-Ramos 2008). Except *Cecropia* (whose seeds all die), only when sown seeds were protected from granivores (using a small cage of metallic mesh and buried) they produced seedlings, and even then emergence seedling level was low (7–12% across species). In recently abandoned cornfields, the exclusion of vertebrate granivores (using small cages of metallic mesh) reduced removal rates of sown seeds of eight pioneer and late-successional tree species in 38–65 percent, and increased seedling emergence in 7–35 percent (Corzo-Domínguez 2007). Thus, removing the barrier imposed by seed predators must follow overcoming dispersal limitation by sowing seeds.

Once the seedlings have emerged they face other biotic and abiotic barriers before reaching the juvenile and mature stages (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2015). For example, in abandoned pastures exotic grasses may exert strong competition/interference on emerged seedlings (Holl *et al.* 2000, Hooper *et al.* 2005, Celis & Jose 2011). Grass removal enhanced survival and growth of seedlings, fostering forest regeneration (Holl *et al.* 2000, Meli *et al.* 2015), under the condition of sufficient regenerative propagule availability. A grass removal experiment we conducted in Marqués de Comillas exemplifies the combined effects of dispersal limitation (*i.e.* establishment limitation) as forest regeneration barriers. In two pastures close (<500 m) and two pastures far (>1000 m) from nearest forest remnants, grass removal effects were assessed 3.5 years after abandonment considering plant density, species

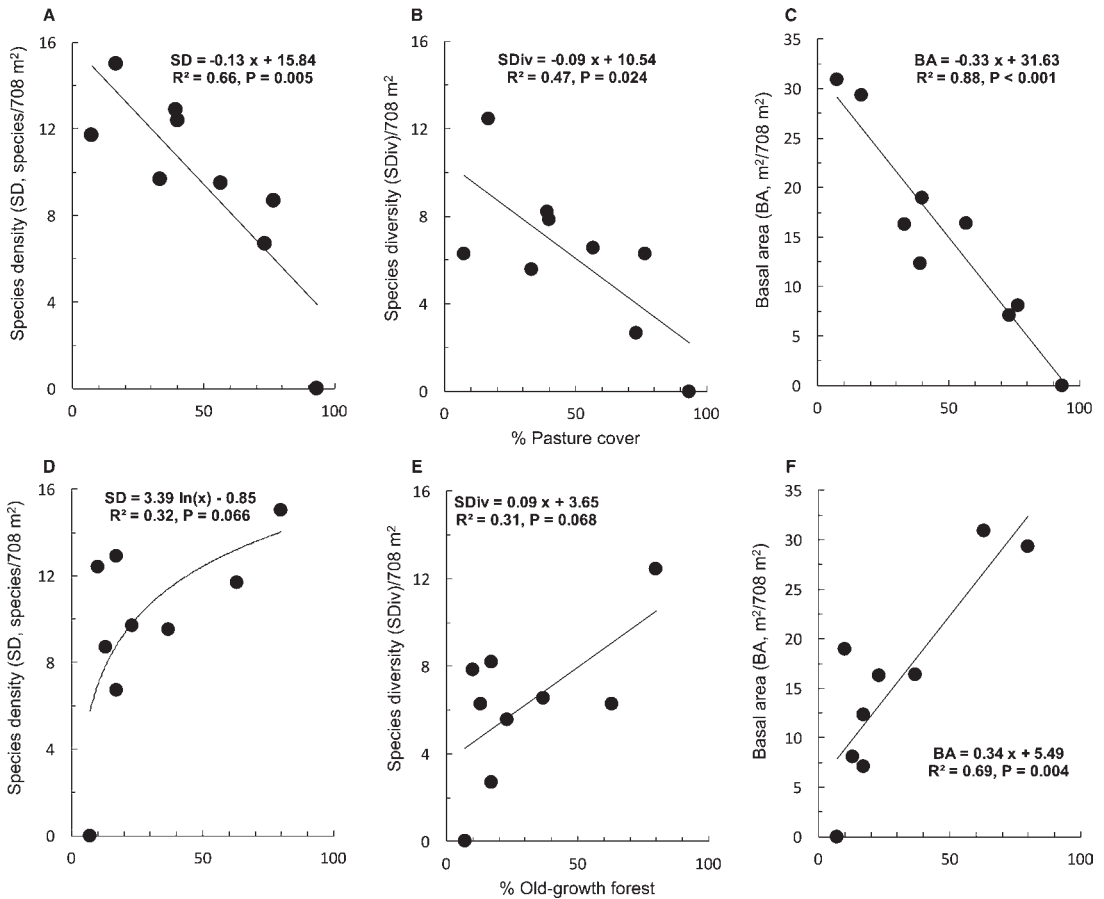


FIGURE 3. Relationships between structural attributes (species density, species diversity and species diversity) of second growth forests and the percentage of the landscape covered by cattle pastures (A, B, C), and the percentage covered by old growth forest remnants (D, E, F) in Marqués de Comillas, southern Mexico. Each dot represents a landscape of 3×3 km. In each panel, the best general linear model (GLM) and its statistical significance are shown. For species density and species diversity (calculated with the inverse of Simpson diversity index, measuring the effective number of dominant species) in the GLM, we used a Poisson error and an identical link function while for basal area a normal error and an identical link function was used.

density, and basal area of regenerating forests (shrubs and trees ≥ 1 m height; see Appendix S6). Forest attribute values of all woody plants together were significantly higher in plots close to forest remnants than far away, and grass removal increased only basal area in the close plots (Table 2). Only trees, however, responded in all attributes both to distance and grass removal; close to forest remnants, where trees were dominant, grass removal significantly increased all forest attributes, but far away in shrub-dominated plots, grass removal had no effect on trees (Table 2). These results support the view that forest regeneration is especially affected by dispersal limitation and that elimination of the grass barrier can improve forest recovery, if seed sources are close (Holl *et al.* 2000, Benitez-Malvido *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005).

Transplanting seedlings of native species may assist forest recovery in degraded lands (*e.g.*, Román-Dañobeytia *et al.* 2012, Gilman *et al.* 2016). Because performance of transplanted seedling varies widely depending on species' attributes (Martínez-Garza *et al.* 2013, Douterlungne *et al.* 2015) and environmental conditions in the transplanting site, intensive human care is highly needed. Propagation of seedlings in nurseries and caring the transplanted seedlings in the field implies important economic investments, especially in large-scale reforestation programs. Therefore, assessing which tree species are the best (*i.e.*, high survival and growth with low investment) for restoration is crucial (Catterall 2016).

We developed a Species Selection Index (SSI; Martínez-Ramos & García-Ortiz 2007, Fuentealba & Martínez-Ramos 2014) to aid in the selection of species useful for restoration,

TABLE 2. Mean (\pm SE) values of structural attributes of regenerating forests 3.5 years after abandonment of cattle pastures, located close (<500 m, $N = 2$) and far away (>1000 m, $N = 2$) from nearest forest remnants, with grass vegetation (G) and removing grass vegetation (GR), in Marqués de Comillas, Southeastern Mexico. Values are provided separating shrubs from trees, and combining all plants (height ≥ 1 m). Plant density is given in plants/750 m², species density in species/750 m², and basal area in m²/750 m²; for each treatment, percentage contribution of shrubs and trees to total value of each attribute is given in parenthesis. For each plant group and attribute, treatments not sharing same letter are significantly different ($P < 0.05$, Generalized Linear Models); for count variables (plant density and species density) a Poisson error and a log-link function was used while for basal area a normal error and an identical link function was used.

Plant group	Close		Far	
	G	GR	G	GR
Trees				
Plant density	63.0 \pm 8.0 ^b (49.8)	88.5 \pm 4.5 ^c (61.0)	18.5 \pm 12.5 ^a (33.9)	9.5 \pm 8.5 ^a (18.1)
Species density	17.5 \pm 0.5 ^b (58.3)	23.5 \pm 3.5 ^{bc} (58.0)	9.0 \pm 4.0 ^{ab} (41.9)	5.0 \pm 4.0 ^a (29.4)
Basal area	0.034 \pm 0.002 ^b (57.6)	0.069 \pm 0.001 ^c (67.4)	0.005 \pm 0.003 ^a (24.8)	0.009 \pm 0.009 ^a (44.7)
Shrubs				
Plant density	63.5 \pm 3.5 ^a (50.2)	57.0 \pm 18.0 ^a (39.0)	36.0 \pm 14.0 ^a (66.1)	43.0 \pm 17.0 ^a (81.9)
Species density	12.5 \pm 0.5 ^a (41.7)	17.0 \pm 2.0 ^a (42.0)	12.5 \pm 1.5 ^a (58.1)	12.0 \pm 2.0 ^a (70.6)
Basal area	0.025 \pm 0.018 ^a (42.4)	0.033 \pm 0.012 ^a (32.6)	0.014 \pm 0.005 ^a (75.2)	0.010 \pm 0.007 ^a (55.3)
All plants				
Plant density	126.5 \pm 11.5 ^a	145.5 \pm 13.0 ^a	54.5 \pm 26.5 ^a	52.5 \pm 25.5 ^a
Species density	30.0 \pm 0.0 ^{ab}	40.5 \pm 5.5 ^b	21.5 \pm 5.5 ^{ab}	17.0 \pm 6.0 ^a
Basal area	0.059 \pm 0.017 ^b	0.102 \pm 0.011 ^c	0.019 \pm 0.008 ^a	0.019 \pm 0.015 ^a

particularly when resource availability for restoration is low (e.g., non-automated tree nurseries are available). As described in Appendix S7, $SSI < 1$ indicate best species for restoration, i.e., those whose transplanted seedlings perform well with and without care. Here, we apply SSI to restoration of fields covered by bracken fern (*Pteridium aquilinum*) in Marqués de Comillas, where it grows abundantly in degraded pastures (Suazo-Ortuño *et al.* 2015). The fern forms dense mono-specific patches impeding natural forest regeneration, and different ways have been explored to remove this shade-intolerant weed (e.g., Douterlungne *et al.* 2010), including transplanting tree species to produce shade (Douterlungne *et al.* 2013). We used SSI to identify potential tree species able to survive and grow in the presence or absence of the fern cover (see *Methods* in Appendix S7); in total, we tested six species. Eight months after transplantation only *Ochroma pyramidale* seedlings had higher survival in the presence than in absence of the ferns (Fig. 4A). Height growth rate was higher in the absence of fern in five species, but *Ochroma* grew faster in the presence of fern (Fig. 4B). The SSI index showed *Ochroma* (performing well in fern presence), *Cajoba arborea* and *Tabebuia guayacan* (well in fern absence) to be the best species for restoration and *Cedrela odorata* and *Brosimum alicastrum* the worst (Fig. 4C). *Ochroma* seedlings need no care, drastically reducing restoration cost. In fact, local people use this tree to reduce cover of bracken fern in infested (Levy-Tacher *et al.* 2015). Future studies need to address why *Ochroma* survives and grows better in the presence of bracken fern. For now, we noted that species having $SSI < 1$ had leaf area gains in the presence of fern while species with $SSI > 1$ had leaf area losses (data not shown). This suggests that species having high morpho-physiological plasticity could perform well for restoring degraded fields as shown in other studies (Martínez-Garza *et al.* 2005, 2013).

Of course, even species that require high economic investment for improving their performance in the degraded site can be selected to recover desirable ecosystem functions and services and to increase species and functional diversity of the restoring vegetation. A limitation of SSI is that pilot studies are needed to assess seedling performance with and without care, requiring additional and sometimes high resource investment. The SSI index can be improved by considering the net present and future value of transplanting seedlings. For example, as time passes the initial investment decreases (depending, among other things, on inflation rates) while future value can increase if the transplanted species offer valuable uses (e.g., fruits, timber, fire-wood, fodder for cattle). The incorporation of societal criteria for selecting native tree species for restoration would also increase the usefulness of the SSI index (Meli *et al.* 2014).

CONCLUDING REMARKS

This review shows important guidelines for maintaining forest regeneration potential in HMLs. First, at the field (local) scale, this potential is enhanced as the size, duration, and disturbance severity of the agricultural land use decline and the regeneration bottlenecks become weaker. Agricultural land uses maintaining high levels of tree cover, minimizing the use of fire, agrochemicals, and heavy machinery, and having short-use periods, allow forest regeneration best. Diverse agroforestry and agro-ecological systems (Schroth *et al.* 2004, Bhagwat *et al.* 2008, Perfecto & Vandermeer 2008), and those preserving remnant trees of native species, which function as regeneration nuclei (Guevara *et al.* 1986, Harvey & Haber 1998, Schlawin & Zahawi 2008, Derroire *et al.* 2016), represent examples of such land uses. Second, at the landscape scale, the ecological quality (e.g., high species diversity

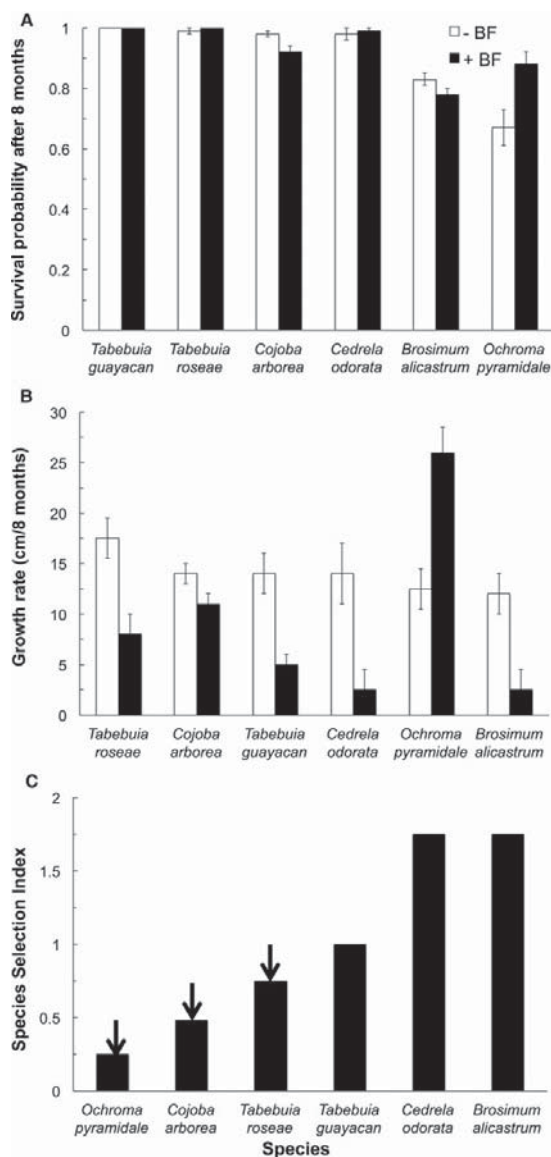


FIGURE 4. Survivorship, growth, and Species Selection Index (SSI) of seedlings of six tropical forest species transplanted into an abandoned pasture field covered by bracken fern (*Pteridium aquilinum*) in Marqués de Comillas, southern Mexico. (A) Survivorship of seedlings 8 months after transplantation under the presence (+BF) and removal of the aboveground fern tissues (-BF); the removal of such tissues was repeated every month to control fern regrowth. (B) Absolute growth rate of seedlings after 8 months of transplantation under +BF and -BF treatments. In (A) and (B) panels, vertical lines indicate one standard error. (C) SSI values for the six transplanting species 6 months after transplantation; arrows indicate the species more recommendable for restoration of pastures covered by bracken fern in the study site.

and biomass) of regenerating forest increases with the extent of old growth forest remaining in the landscape, which function as major source of species in the regeneration process at the field scale (Lu *et al.* 2016). A promising composition of HMLs where agricultural production and biodiversity conservation can be conciliated is a mosaic of agroforestry and agro-ecological systems imbedded in a matrix of old growth and second growth forests (Chazdon & Uriarte 2016). Agricultural fields must retain forest cover in their vicinity (*e.g.*, live fences and other living structures acting as biological corridors) to facilitate the movement of pollinators, seed dispersers, herbivores, and other animals playing key roles in forest regeneration (Omeja *et al.* 2016). The area devoted to second growth forests would be retained for long time periods, as biodiversity and ecosystem functions and services of these forests increase with forest age (Chazdon 2014); enriching secondary forests with species providing valuable timber and non timber forests products, and developing sustainable and economically viable forest management programs for landowners, could help to reach this objective (Lamb *et al.* 2005, Chazdon *et al.* 2009, Gilman *et al.* 2016). Ideally forest regeneration would be promoted at the boundaries of old growth forest fragments, especially the small ones, to buffer edge effects and promote forest connectivity across the landscape. Conserving high levels of forest cover in HMLs also promotes preservation of native fauna, including large vertebrates (*e.g.*, Banks-Leite *et al.* 2014, Muench & Martínez-Ramos 2016, Omeja *et al.* 2016) that play important ecological roles (as pollinators, seed dispersers, controllers/regulators of diseases, among other functions) in forest regeneration and maintenance of biodiversity in the landscape (Dirzo *et al.* 2014, Latawiec *et al.* 2016).

Presently, in most HMLs just one or few extensive agricultural land uses (*e.g.*, large pastures, conventional soy fields, commercial tree/palm plantations), often promoted by governmental or private incentives, tend to dominate. It is an extraordinary challenge to change this monodominant land use trend into the diverse mosaic described above, as this depends on a complex suite of societal and ecological factors (Adams *et al.* 2016, Lazos *et al.* 2016, De Souza *et al.* 2016). Modifying present agricultural practices is critical for encouraging socially and environmentally accepted sustainable systems (Castillo & Toledo 2000, Perfecto & Vandermeer 2008, Strassburg *et al.* 2016). Future dynamical landscape studies would adopt socio-ecological, transdisciplinary, approaches with the participation of key stakeholders, to look for alternative landscape managing strategies (*e.g.*, land sharing versus land sparing; Phalan *et al.* 2011, Uriarte & Chazdon 2016), and assessing the feasibility of transforming the landscape into a diverse mosaic in which biodiversity and human livelihoods can be balanced (Chazdon & Uriarte 2016, Mukul *et al.* 2016).

ACKNOWLEDGMENTS

This research was part of the Manejo de Bosques Tropicales (MABOTRO-ReSerBoS) project supported by grants SEMARNAT-CONACYT 2002 C01-0597, SEP-CONACYT 2005-C01-51043 and 2009-129740, and grants IN227210 and IN213714

from PAPIIT-DGAPA, Universidad Nacional Autónoma de México. MMR and FB were supported by National Science Foundation grant DEB-147429 and INREF grant FOREFRONT. FB was supported by NWO-WOTRO (Netherlands Organisation for Scientific Research—Science for Global Development) grant W85-326. We thank the landowners of Chajul, Loma Bonita Playón de la Gloria and Nuevo Veracruz who allowed us to work on their properties and provided us information about agricultural practices. G. Jamangapé assisted with fieldwork. We thank R. Chazdon, M. Uriarte, and two anonymous reviewers whose comments help us to improve the former version of this paper. We thank Mariana Martínez-Balvanera by the drawings in Figures 1 and 2.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article:

APPENDIX S1. Methods used to obtain demographic rates.

APPENDIX S2. Further description of the sites and methods used to assess the effects of contrasting agricultural land uses.

APPENDIX S3. Procedure followed to construct the Ecological Disturbance Index (*EDI*).

APPENDIX S4. Experimental system used to test the predictive ability of the Ecological Disturbance Index (*EDI*).

APPENDIX S5. Methods used to test usefulness of the weighted Ecological Disturbance Index (*EDI_w*).

APPENDIX S6. Details of the grass removal experiment used.

APPENDIX S7. *SSI* index construction and method employed to identify native tree species based on this index.

TABLE S1. *Land use characteristics of studied pasture fields in Marqués de Comillas, southern Mexico.*

TABLE S2. *Land use characteristics of studied cornfields in Marqués de Comillas, southern Mexico.*

FIGURE S1. Differentiation in species composition of second growth forests from abandoned cornfields and pastures in Marqués de Comillas, southern Mexico.

FIGURE S2. Relationships between structural attributes of regenerating forests and the Ecological Disturbance Index (*EDI*).

LITERATURE CITED

- ADAMS, C., S. RODRIGUES, M. CALMON, AND C. KUMAR. 2016. Impacts of large-scale forest restoration on socioeconomic status and local livelihoods: What we know and do not know. *Biotropica* 48: 731–744.
- AIDE, T., AND J. CAVELLIER. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restor. Ecol.* 2: 219–229.
- ÁLVAREZ-BUYLLA, E., AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314–325.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., F. P. L. MELO, M. MARTÍNEZ-RAMOS, F. BONGERS, R. L. CHAZDON, J. A. MEAVE, N. NORDEN, B. A. SANTOS, I. R. LEAL, AND M. TABARELLI. 2015. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol. Rev.* still in press. doi: 10.1111/brv.12231
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., E. PINEDA, F. ESCOBAR, AND J. BENÍTEZ-MALVIDO. 2013. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conserv. Biol.* 23: 729–739.
- BANKS-LEITE, C., R. PARDINI, L. R. TAMBOSI, W. D. PEARSE, A. A. BUENO, R. T. BRUSCAGIN, T. H. CONDEZ, M. DIXO, A. T. IGARI, A. C. MARTESEN, AND J. P. METZGER. 2014. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* 345: 1041–1045.
- BATTERMAN, S. A., L. O. HEDIN, M. VAN BREUGEL, AND M. RANSJIN. 2013. Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. *Nature* 502: 224–227.
- BAZZAZ, F. A., AND S. T. A. PICKETT. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287–310.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J., AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2003. Influence of edge exposure on seedling species richness in tropical rain forest fragments. *Biotropica* 35: 530–541.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J., M. MARTÍNEZ-RAMOS, AND E. CECCON. 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Diss. Bot.* 346: 285–203.
- BHAGWAT, S. A., K. J. WILLIS, H. J. B. BIRKS, AND R. J. WHITTAKER. 2008. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity?. *Trends Ecol. Evol.* 23: 261–267.
- van BREUGEL, M., F. BONGERS, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* 39: 610–619.
- van BREUGEL, M., M. MARTÍNEZ-RAMOS, AND F. BONGERS. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *J. Trop. Ecol.* 22: 663–674.
- van BREUGEL, M., P. van BREUGEL, P. A. JANSEN, M. MARTÍNEZ-RAMOS, AND F. BONGERS. 2012. The relative importance of above- versus below-ground competition for tree growth during early succession of a tropical moist forest. *Plant Ecol.* 213: 25–34.
- BROKAW, N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *J. Ecol.* 75: 9–19.
- CASTILLO, A., AND V. M. TOLEDO. 2000. Applying ecology in the third world: the case of Mexico. *Bioscience* 50: 66–76.
- CATTERALL, C. P. 2016. Roles of non-native species in large-scale regeneration of moist tropical forests on anthropogenic grassland. *Biotropica* 48: 809–824.
- CELS, G., AND S. JOSE. 2011. Restoring abandoned pasture land with native tree species in Costa Rica: effects of exotic grass competition and light. *Forest Ecol. Manag.* 261: 1598–1604.
- CHAZDON, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Pers. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6: 51–71.
- CHAZDON, R. L. 2008. Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458–1460.
- CHAZDON, R. L. 2014. Second growth. The Promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- CHAZDON, R. L., C. A. PERES, D. DENT, D. SHEIL, A. E. LUGO, D. LAMB, N. E. STORK, AND S. E. MILLER. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conserv. Biol.* 23: 1406–1417.
- CHAZDON, R. L., AND M. URIARTE. 2016. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. *Biotropica* 48: 709–715.
- COLE, R. J., K. D. HOLL, C. L. KEENE, AND R. A. ZAHAWI. 2011. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. *Forest Ecol. Manag.* 261: 1590–1597.
- CORZO-DOMÍNGUEZ, A. 2007. Papel de la depredación de semillas en el establecimiento de plántulas en bosques secundarios tropicales. MSc Dissertation, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

- DALLING, J. W., AND J. S. DENSLow. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *J. Veg. Science* 9: 669–678.
- DALLING, J. W., H. C. MULLER-LANDAU, S. J. WRIGHT, AND S. P. HUBBELL. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *J. Ecol.* 90: 714–727.
- DE SOUZA, S. E. X. F., E. VIDAL, G. D. F. CHAGAS, A. T. ELGAR, AND P. H. S. BRANCALION. 2016. Ecological outcomes and livelihood benefits of community-managed agroforests and second-growth forests in Southeast Brazil. *Biotropica* 48: 868–881.
- DEFRIES, R., A. HANSEN, B. TURNER, R. REID, AND J. LIU. 2007. Land use change around protected areas: management to balance human needs and ecological function. *Ecol. Appl.* 17: 1031–1038.
- DENSLow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431–451.
- DERROIRE, G., M. TIGABU, AND J. R. HEALEY. 2016. The effects of established trees on woody regeneration during secondary succession in tropical dry forests. *Biotropica* 48: 290–300.
- DIRZO, R., H. S. YOUNG, M. GALETTI, G. CEBALLOS, N. J. ISAAC, AND B. COLLEN. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401–406.
- DOUTERLUNGNE, D., B. G. FERGUSON, I. SIDDIQUE, L. SOTO-PINTO, G. JIMENEZ-FERRER, AND M. E. GAVITO. 2015. Microsite determinants of variability in seedling and cutting establishment in tropical forest restoration plantations. *Restor. Ecol.* 23: 861–871.
- DOUTERLUNGNE, D., S. I. LEVY-TACHER, J. D. GOLICHER, AND J. ROMÁN-DAÑOBEITYA. 2010. Applying indigenous knowledge to the restoration of degraded tropical rain forest dominated by bracken. *Restor. Ecol.* 18: 322–329.
- DOUTERLUNGNE, D., E. THOMAS, AND S. I. LEVY-TACHER. 2013. Fast-growing pioneer tree stands as a rapid and effective strategy for bracken elimination in the Neotropics. *J. Appl. Ecol.* 50: 1257–1265.
- ESTRADA, A., R. COATES-ESTRADA, AND C. VÁZQUEZ-YANES. 1984. Observations of fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 16: 315–318.
- FINEGAN, B., AND R. NASI. 2004. The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. In G. Schroth, G. A. B. da Fonseca, C. A. Harvey, C. Gascon, H. L. Vasconcelos, and A. M. N. Izac (Eds.). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*, pp. 153–197. Island Press, Washington, DC.
- FOSTER, D., F. SWANSON, J. ABER, I. BURKE, N. V. L. BROKAW, D. TILMAN, AND A. KNAPP. 2003. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *Bioscience* 53: 77–88.
- FUENTEALBA, B. M., AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2014. Transplanting native tree seedlings to enrich tropical live fences: an ecological and socio-economic analysis. *Agrofor. Sys.* 88: 221–236.
- GARCÍA-ORTH, X. 2008. Ecología de la regeneración natural en campos abandonados: fronteras de colonización en la vecindad de árboles aislados. PhD Dissertation. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- GARCÍA-ORTH, G., AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restor. Ecol.* 16: 435–443.
- GILMAN, A., S. LETCHER, R. M. FINCHER, A. PEREZ, T. MADELL, A. FINKELSTEIN, AND F. CORRALES-ARAYA. 2016. Recovery of floristic diversity and basal area in natural forest regeneration and planted plots in a Costa Rican wet forest. *Biotropica* 48: 798–808.
- GUEVARA, S., S. E. PURATA, AND E. VAN DER MAAREL. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 77–84.
- HARVEY, C. A., AND W. A. HABER. 1998. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agrofor. Sys.* 44: 37–68.
- HOBBS, R. J., AND V. A. CRAMER (Eds.). 2007. *Old fields*. Island Press, Washington, DC.
- HOBBS, R. J., AND J. A. HARRIS. 2001. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restor. Ecol.* 9: 239–246.
- HOLL, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229–242.
- HOLL, K. D. 2007. Oldfield vegetation succession in the Neotropics. In R. J. Hobbs, and V. A. Cramer (Eds.). *Old fields*, pp. 93–117. Island Press, Washington, DC.
- HOLL, K. D. 2012. Tropical forest restoration. In J. Van Andel, and J. Aronson (Eds.). *Restoration ecology*, pp. 103–114. Blackwell Publishing, Malden, MA.
- HOLL, K. D., AND T. M. AIDE. 2011. When and where to actively restore ecosystems?. *Forest Ecol. Manag.* 261: 1558–1563.
- HOLL, K. D., M. E. LOIK, E. H. LIN, AND I. A. SAMUELS. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restor. Ecol.* 8: 339–349.
- HOOOPER, E., P. LEGENDRE, AND R. CONDIT. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Ecology* 42: 1165–1174.
- IBARRA-MANRIQUEZ, G., B. SANCHEZ-GARFAS, AND L. GONZALEZ-GARCIA. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálidohúmeda de México. *Biotropica* 23: 242–254.
- JAKOVAC, C., M. PEÑA-CLAROS, T. W. KUYPER, AND F. BONGERS. 2015. Loss of secondary-forest resilience by land use intensification in the Amazon. *J. Ecol.* 103: 67–77.
- LAMB, D., P. D. ERSKINE, AND J. A. PARROTTA. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628–1632.
- LATAWIEC, A. E., R. CRUZEILLES, P. H. S. BRANCALION, R. R. RODRIGUES, J. B. B. SANSEVERO, J. S. DOS SANTOS, AND B. B. N. STRASSBURG. 2016. Natural regeneration and biodiversity: a global meta-analysis and implications for spatial planning. *Biotropica* 48: 844–855.
- LAURANCE, W. F., J. L. CAMARGO, R. C. LUIZÃO, S. G. LAURANCE, S. L. PIMM, E. M. BRUNA, AND T. E. LOVEJOY. 2002. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biol. Conserv.* 144: 56–67.
- LAURANCE, W. F., H. E. M. NASCIMENTO, S. G. LAURANCE, A. ANDRADE, E. M. EWERS, K. E. HARMS, R. C. C. LUIZAO, AND J. E. RIBEIRO. 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS ONE* 2: e0107.
- LAURANCE, W. F., H. E. M. NASCIMENTO, S. G. LAURANCE, A. ANDRADE, J. E. L. S. RIBEIRO, J. P. GIRALDO, T. E. LOVEJOY, R. CONDIT, J. CHAVE, K. E. HARMS, AND S. D'ANGELO. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 19010–19014.
- LAURANCE, W. F., AND C. A. PERES. 2006. *Emerging threats to tropical forests*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- LAURANCE, W. F., J. SAYER, AND K. G. CASSMAN. 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends Ecol. Evol.* 29: 107–116.
- LAZOS, E., J. ZINDA, A. BENNET-CURRY, P. BALVANERA, G. BLOOMFIELD, C. A. LINDELL, AND C. NEGRA. 2016. Stakeholders and tropical reforestation: challenges, tradeoffs, and strategies in dynamic environments. *Biotropica* 48: 900–914.
- LEVY-TACHER, S. I., AND J. AGUIRRE-RIVERA. 2005. Successional pathways derived from different vegetation use patterns by Lacandon Mayan Indians. *J. Sustainable Agric.* 26: 49–82.
- LEVY-TACHER, S. I., I. VLEUT, F. ROMÁN-DAÑOBEITYA, AND J. ARONSON. 2015. Natural regeneration after long-term bracken fern control with balsal (*Ochroma pyramidalis*) in the Neotropics. *Forests* 6: 2163–2177.
- LOHBECK, M., F. BONGERS, M. MARTÍNEZ-RAMOS, AND L. POORTER. 2016. The importance of biodiversity and dominance for multiple ecosystem functions in a human modified tropical landscape. *Ecology* (in press) doi: 10.1002/ecy.1499.
- LOHBECK, M., L. POORTER, M. MARTÍNEZ-RAMOS, J. RODRIGUEZ-VELÁZQUEZ, M. VAN BREUGEL, AND F. BONGERS. 2014. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Funct. Ecol.* 28: 1052–1058.
- LU, X., R. Z. ZANG, Y. DING, AND J. H. HUANG. 2016. Changes in biotic and abiotic drivers of seedling species composition during forest recovery following shifting cultivation on Hainan Island, China. *Biotropica* 48: 758–769.

- MARTÍNEZ-GARZA, C., F. BONGERS, AND L. POORTER. 2013. Are functional traits good predictors of species performance in restoration planting? *Forest Ecol. Manag.* 303: 35–45.
- MARTÍNEZ-GARZA, C., V. PEÑA, M. RICKER, A. CAMPOS, AND H. F. HOWE. 2005. Restoring tropical biodiversity: leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecol. Manag.* 217: 365–379.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In A. Gómez-Pompa, and S. del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México*, pp. 191–239. Editorial Alhambra Mexicana, S.A., México.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M., E. ÁLVAREZ-BUYLLA, J. SARUKHÁN, AND D. PIÑERO. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *J. Ecol.* 76: 700–716.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M., AND X. GARCÍA-ORTH. 2007. Sucesión ecológica y restauración: el caso de selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 80(Supl): 69–84.
- MELI, P., M. MARTÍNEZ-RAMOS, J. M. REY-BENAYAS, AND J. CARABIAS. 2014. Combining ecological, social and technical criteria to select species for forest restoration. *Appl. Veg. Sci.* 17: 744–753.
- MELI, P., J. M. REY-BENAYAS, M. MARTÍNEZ-RAMOS, AND J. CARABIAS. 2015. Effects of grass clearing and soil tilling on establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures. *New For.* 46: 507–525.
- MÉLO, F. P. L., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, L. FAHRIG, M. MARTÍNEZ-RAMOS, AND M. TABARELLI. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 28: 462–468.
- MENGE, D. N., AND R. L. CHAZDON. 2016. Higher survival drives the success of nitrogen-fixing trees through succession in Costa Rican rainforests. *New Phytol.* 209: 965–977.
- MESQUITA, R. C. G., P. P. DOS SANTOS, C. C. JAKOVAC, T. V. BENTOS, AND G. B. WILLIAMSON. 2015. Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or land-use legacy? *Bioscience* 65: 849–861.
- MUENCH, C., AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2016. Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico. *Trop. Conserv. Sci.* 9: 178–202.
- MUKUL, S. A., J. HERBOHN, AND J. FIRN. 2016. Co-benefits of biodiversity and carbon from regenerating secondary forests following shifting cultivation in the upland Philippines: implications for forest landscape restoration. *Biotropica* 48: 882–889.
- NORDEN, N., H. A. ANGARITA, F. BONGERS, M. MARTÍNEZ-RAMOS, L. GRANZOW-DE LA CERDA, M. van BREUGEL, E. LEBRÍJA-TREJOS, J. A. MEAVE, J. VANDERMEER, G. B. WILLIAMSON, B. FINEGAN, R. MESQUITA, AND R. CHAZDON. 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 112: 8013–8018.
- OMEJA, P. A. O., M. J. LAWES, A. CORRIVEAU, K. V. VALENTA, D. SARKAR, F. P. PAIM, AND C. A. C. CHAPMAN. 2016. Recovery of tree and mammal communities during large-scale forest regeneration in Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 48: 770–779.
- PASCARELLA, J. B., T. M. AIDE, M. I. SERRANO, AND J. K. ZIMMERMAN. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3: 217–228.
- PERFECTO, I., AND J. VANDERMEER. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1134: 173–200.
- PHALAN, B., M. ONIAL, A. BALMFORD, AND R. E. GREEN. 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science* 333: 1289–1291.
- PICKETT, S. T. A., AND P. S. WHITE. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, NY.
- POORTER, L., F. BONGERS, M. AIDE, A. M. ALMEYDA ZAMBRANO, P. BALVANERA, J. BECKNEILL, V. BOUKILL, E. BROADBENT, R. CHAZDON, D. CRAVEN, J. S. de ALMEIDA-CORTEZ, G. A. L. CABRAL, B. de JONG, J. DENSLOW, D. DENT, S. J. DEWALT, J. M. DUPUX, S. M. DURÁN, M. M. ESPÍRITO-SANTO, M. C. FANDINO, J. HALL, J. L. HERNANDEZ STEFANONI, C. C. JAKOVAC, A. B. JUNQUEIRA, D. KENNARD, S. LETCHER, M. LOHBECK, E. MARÍN-SPIOTTA, M. MARTÍNEZ-RAMOS, P. MASSOCA, J. A. MEAVE, R. MESQUITA, F. MORA, R. MUÑOZ, B. MUSCARELLA, Y. R. F. NUNES, S. OCHOA-GAONA, E. ORIHUELA-BELMONTE, M. PEÑA-CLAROS, E. A. PÉREZ-GARCÍA, D. PIOTTO, J. S. POWERS, J. RODRÍGUEZ-VELAZQUEZ, I. E. ROMERO-PÉREZ, J. RUÍZ, L. SANAPHRE, A. SÁNCHEZ-AZOFEIFA, N. SWENSON, M. TOLEDO, M. URIARTE, M. van BREUGEL, H. van der WAL, M. D. M. VELOSO, T. VIZCARRA BENTOS, G. B. WILLIAMSON, AND D. M. A. ROZENDAAL. 2016. Biomass resilience of tropical secondary forests. *Nature* 530: 211–214.
- POORTER, L., M. T. SANDE, J. THOMPSON, E. J. M. M. ARETS, A. ALARCÓN, J. ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, N. ASCARRUNZ, P. BALVANERA, G. BARAJAS-GUZMÁN, A. BOIT, F. BONGERS, F. A. CARVALHO, F. CASANOVES, G. CORNEJO-TENORIO, F. R. C. COSTA, C. V. de CASTILHO, J. F. DUVINVO-ORDEN, L. P. DUTRIEUX, B. J. ENQUIST, F. FERNÁNDEZ-MÉNDEZ, B. FINEGAN, L. H. L. GORMLEY, J. R. HEALEY, M. R. HOOSBEEK, G. IBARRA-MANRÍQUEZ, A. B. JUNQUEIRA, C. LEVIS, J. C. LICONA, L. S. LISBOA, W. E. MAGNUSSON, M. MARTÍNEZ-RAMOS, A. MARTÍNEZ-YRIZAR, L. G. MARTORANO, L. C. MASKELL, L. MAZZEL, J. A. MEAVE, F. MORA, R. MUÑOZ, C. NYTCH, M. P. PANSONATO, T. W. PARR, H. PAZ, E. A. PÉREZ-GARCÍA, L. Y. RENTERÍA, J. RODRÍGUEZ-VELAZQUEZ, D. M. A. ROZENDAAL, A. R. RUSCHEL, B. SAKSCHESKI, B. SALGADO-NEGRET, J. SCHIETTI, M. SIMÕES, F. L. SINCLAIR, P. F. SOUZA, F. C. SOUZA, J. STROPP, H. TER STEEGE, N. G. SWENSON, K. THONICKE, M. TOLEDO, M. URIARTE, P. van der HOUT, P. WALKER, N. ZAMORA, AND M. PEÑA-CLAROS. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24: 1314–1328.
- QUINTANA-ASCENCIO, P. F., M. GONZÁLEZ-ESPINOSA, N. RAMÍREZ-MARCIAL, G. DOMÍNGUEZ-VAZQUEZ, AND M. MARTÍNEZ-ICO. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28: 192–209.
- REID, J. L., K. D. HOLL, AND R. A. ZAHAWI. 2015. Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. *Ecol. Appl.* 25: 1072–1082.
- ROMÁN-DAÑOBEYTA, F. J., S. I. LEVY-TAGHER, J. ARONSON, R. R. RODRIGUES, AND J. CASTELLANOS-ALBORES. 2012. Testing the performance of fourteen native tropical tree species in two abandoned pastures of the Lacandon rainforest region of Chiapas, Mexico. *Restor. Ecol.* 20: 378–386.
- SCHLAWIN, J. R., AND R. A. ZAHAWI. 2008. 'Nucleating' succession in recovering neotropical wet forests: the legacy of remnant trees. *J. Veg. Sci.* 19: 485–492.
- SCHROTH, G., G. A. B. da FONSECA, C. A. HARVEY, C. GASCON, H. L. VASCONCELOS, AND A. M. N. IZAC. 2004. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington, DC.
- STRASSBURG, B. N., F. S. M. BARROS, R. CROUZELLES, A. IRIBARREM, J. S. SANTOS, D. SILVA, AND A. LATAWIEC. 2016. The role of natural regeneration to ecosystem services provision and habitat availability: a case study in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotrop. Spec. Issue* 48: in press.
- SUAZO-ORTUÑO, I., L. LOPEZ-TOLEDO, J. ALVARADO-DÍAZ, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2015. Land-use change dynamics, soil type and species forming mono-dominant patches: the case of *Pteridium aquilinum* in a Neotropical rain forest region. *Biotropica* 47: 18–26.
- TURNER, I. M., AND R. T. CORLETT. 1996. The conservation value of small isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends Ecol. Evol.* 11: 330–333.
- URIARTE, M., AND R. L. CHAZDON. 2016. Incorporating natural regeneration in forest landscape restoration in tropical regions: Synthesis and key research gaps. *Biotropica* 48: 915–924.
- WHITMORE, T. C. 1984. *Tropical rain forests of the Far East*, (2nd Edition). Oxford University Press, Oxford.
- ZERMEÑO-HERNÁNDEZ, I., A. PINGARRÓN, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2016. Agricultural land-use diversity and forest regeneration potential in human-modified tropical landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 230: 210–220.
- ZERMEÑO-HERNÁNDEZ, I., M. TORIBIO, C. SIEBE, J. BENÍTEZ-MALVIDO, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2015. Ecological disturbance caused by agricultural land uses and its effects on tropical forest regeneration. *Appl. Veg. Sci.* 18: 443–455.

*Estoy enamorada del frío, de la lluvia y de la noche, de los libros, de los que huelen a nuevo y de los que tienen las hojas amarillas, del chocolate y de las galletas, de las nubes grises, de los ojos cafés, del café, de la poesía –
Isabel Allende*



UN M
POSGRADO

Ciencias Biológicas



