

EFFECTO DE ÁRBOLES NÚCLEO EN LA REGENERACIÓN DE ESPECIES ARBÓREAS EN POTREROS DEL SUROESTE DE MÉXICO

EFFECT OF FOCAL TREES ON THE REGENERATION OF TREE SPECIES IN PASTURES OF SOUTHWEST MEXICO

Alfonso Juárez-García¹, Pablo Martínez-Zurimendi^{1,2}, Bruce G. Ferguson³,
Marivel Domínguez-Domínguez⁴, Gilberto Villanueva-López¹

¹El Colegio de la Frontera Sur, Carretera a Reforma Km 15.5 s/n Ra Guineo 2a sección, 86280 Villahermosa, Tabasco, México (pmartinez@ecosur.mx). ²Sustainable Forest Management Research Institute Uva-INIA, ETS Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Avenida de Madrid, núm. 57, Palencia, España. 34007. ³Departamento de agricultura, sociedad y ambiente, El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio María Auxiliadora, 29290. San Cristobal de Las Casas, Chiapas, México. ⁴Campus Tabasco. Colegio de Postgraduados. 86500. H. Cárdenas, Tabasco, México.

RESUMEN

Los árboles que facilitan el establecimiento de plántulas bajo su copa (árboles núcleo), y favorecen la creación de núcleos de regeneración arbórea, se han empleado en proyectos de restauración ecológica en potreros y tierras agrícolas abandonadas. Sin embargo, es importante conocer la influencia de la variedad de especies arbóreas en potreros y el efecto del forrajeo del ganado en la vegetación que se establece bajo la copa de los árboles. El objetivo del estudio fue analizar la composición, diversidad y el crecimiento de plántulas de especies arbóreas establecidas bajo árboles núcleo en potreros. La hipótesis fue que el factor árbol núcleo y el efecto del cercado influyen en la estructura y el crecimiento de la comunidad de plántulas establecida bajo su copa. El diseño experimental fue el siguiente: se seleccionaron 31 árboles, cinco de las especies *Andira inermis*, *Cordia alliodora*, *Tabebuia rosea*, *Sabal mexicana*, *Sapium lateriflorum* y *Zanthoxylum riedelianum* a los que se añadió un individuo de la especie *Coccoloba barbadensis*, de cada especie se cercaron dos individuos (para excluir el ganado) por 11 meses. La composición de especies de plántulas arbóreas respecto al factor árbol núcleo y cercado se evaluó con estadística multivariada (test ANOSIM y gráficos de ordenación y clasificación), el incremento de la altura se analizó con ANDEVA y la relación de variables de copa del árbol núcleo con la diversidad de plantas mediante correlación. La especie de árbol núcleo y el efecto de cercado influyeron en la estructura de la comunidad de plántulas arbóreas establecidas. El crecimiento de las plántulas dependió del árbol núcleo y la riqueza se relacionó con las variables de copa del árbol núcleo. La diversidad de

ABSTRACT

Trees that facilitate the establishment of seedlings under their canopies (focal trees), and favor the creation of tree recruitment nuclei, have been used in ecological restoration projects in pastures and abandoned agricultural lands. However, it is important to know the influence of the variety of tree species in pastures and the effect of cattle grazing on the vegetation under the tree crown. The objective of the study was to analyze the composition, diversity and growth of seedlings of tree seedlings established under focal trees in pastures. The hypothesis was that focal tree species and the fencing effect influence the structure and growth of the seedling community established under focal tree crowns. The experimental design was as follows. Thirty-one trees were selected: five each of *Andira inermis*, *Cordia alliodora*, *Tabebuia rosea*, *Sabal mexicana*, *Sapium lateriflorum* and *Zanthoxylum riedelianum* plus an individual of the *Coccoloba barbadensis* species was added. Two individuals of each species were fenced (to exclude cattle) for 11 months. The composition of tree seedlings with respect to the focal species and fencing factor was evaluated using multivariate statistics (ANOSIM test and ordination and clustering graphs), height increase was analyzed with ANOVA and the relationship of focal tree crown variables with diversity of plants was analyzed through correlation. The species of focal tree and the fencing effect influenced the structure of the established tree seedling community. Seedling growth depended on the focal tree and richness was related to the focal tree crown variables. These findings demonstrate the importance of selecting diverse focal trees species that vary in their tree architecture in order to promote natural tree repopulation.

* Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: abril, 2018. Aprobado: octubre, 2018.

Publicado como ARTÍCULO en Agrociencia 53: 1119-1137. 2019.

Key words: Focal trees, reforestation in pastures, *Sapium lateriflorum*, *Tabebuia rosea*, *Cedrela odorata*, *Sabal mexicana*.

especies de árboles núcleo que varíen en su arquitectura arbórea es adecuada para iniciar la repoblación arbórea natural mediante árboles núcleo.

Palabras clave: árboles núcleo, repoblación forestal en potreros, *Sapium lateriflorum*, *Tabebuia rosea*, *Cedrela odorata*, *Sabal mexicana*.

INTRODUCCIÓN

Las áreas de pastoreo del ganado bovino, conocidas localmente como potreros, permiten el desarrollo de sistemas silvopastoriles como árboles dispersos en potreros y cercos vivos, que en conjunto con la vegetación ribereña, los remanentes forestales y áreas en procesos de regeneración natural forman un paisaje agropecuario (Guevara y Laborde, 2012; Villanueva-Partida *et al.*, 2016). Esto permite la conectividad de los fragmentos forestales, y crea variedad de hábitats para la flora y fauna (Fahrig *et al.*, 2011).

La composición arbórea de los potreros es diversa y varía entre regiones y sistemas de manejo (Harvey *et al.*, 2011; Juárez-García y Saragos-Méndez, 2015). En general son árboles que el productor ha dejado en la etapa de desmonte y árboles de especies pioneras que tienen capacidad alta de establecerse en las condiciones microambientales dominantes en los potreros y que el productor decide retener porque representan algún interés maderable, frutal, forrajero o de sombra para el ganado (Esquivel *et al.*, 2008; Martínez-Encino *et al.*, 2013).

La inclusión de árboles en la ganadería bajo un enfoque silvopastoril proporciona diversos servicios ambientales a escala local, regional y global (Jose, 2009). En escala local, en los potreros, hay reciclaje de nutrientes del suelo que se favorece por el aporte de hojarasca de la cobertura arbórea y evita la erosión del suelo (Jose, 2009). Además, los árboles y arbustos son fuente de forraje de buena calidad nutricional y proporcionan sombra para el ganado, lo cual mejora la eficiencia en la producción de carne y leche (Barragán-Hernández *et al.*, 2015). En una escala regional o global se favorece una mejor calidad del aire y agua, se mitigan inundaciones, se captura carbono y se promueve la conservación de la biodiversidad por la disponibilidad de hábitat (Jose, 2009).

En el contexto de la restauración ecológica, los árboles presentes en los potreros serán considerados como árboles núcleo (Guevara *et al.*, 1986), en relación

INTRODUCTION

Cattle grazing areas, known locally as pastures, allow the development of silvopastoral systems such as trees dispersed in pastures and live fences, which together with riparian vegetation, forest remnants and fallow areas form an agricultural landscape (Guevara and Laborde, 2012; Villanueva-Partida *et al.*, 2016). This allows the connectivity of forest fragments, and creates a variety of habitats for flora and fauna (Fahrig *et al.*, 2011).

The tree composition of the pastures is diverse, and varies among regions and management systems (Harvey *et al.*, 2011; Juárez-García and Saragos-Méndez, 2015). In general, they are trees that the rancher has left at clearing stage and trees of pioneer species that have a high capacity to establish themselves in the dominant microenvironmental conditions in the pastures, and that the producer decides to keep because they offer timber, fruit, grazing or shade for cattle (Esquivel *et al.*, 2008; Martínez-Encino *et al.*, 2013).

The inclusion of trees in live stocking under a silvopastoral approach provides various environmental services at local, regional and global levels (Jose, 2009). On a local scale, there is recycling of soil nutrients in the pastures that is favored by the litter contribution of tree cover and prevents soil erosion (Jose, 2009). In addition, trees and bushes are forage sources of good nutritional quality and provide shade for livestock, which improves efficiency in meat and milk production (Barragán-Hernández *et al.*, 2015). On a regional or global scale, better air and water quality is favored, floods are mitigated, carbon is captured and biodiversity conservation is promoted by habitat availability (Jose, 2009).

In the context of ecological restoration, isolated trees in the pastures are considered to be focal trees (Guevara *et al.*, 1986) when they facilitate the establishment of vegetation under their crowns, creating regeneration nuclei (nucleation) (Yarranton and Morrison, 1974). Focal trees attract a variety of dispersers that favor the arrival of a great richness of seeds of tree species (Guevara and Laborde, 1993; Galindo-González *et al.*, 2000) and their crowns generate microenvironments conducive to germination and establishment of seedlings (Belsky *et al.*, 1993; Vieira *et al.*, 1994).

The composition and diversity of the tree plant community established under focal trees is related

a aquellos árboles aislados que facilitan el establecimiento de la vegetación bajo su copa, creando núcleos de regeneración (nucleación) (Yarranton y Morrison, 1974). Los árboles núcleo atraen una variedad de dispersores que favorecen la llegada de una gran riqueza de semillas de especies arbóreas (Guevara y Laborde, 1993; Galindo-González *et al.*, 2000) y bajo su copa se generan microambientes propicios para la germinación y establecimiento de plántulas (Belsky *et al.*, 1993; Vieira *et al.*, 1994).

La composición y diversidad de la comunidad de plantas arbóreas establecidas bajo los árboles núcleo se relaciona con los rasgos individuales y las especies núcleo en cuestión (Derroire *et al.*, 2016). Las especies que presentan frutos carnosos (como *Cecropia obtusifolia*, *Ficus* spp., *Miconia argentea*, *Muntingia calabura*, *Psidium guajava*) atraen mayor abundancia de dispersores (aves, murciélagos, roedores, mamíferos pequeños y el ganado) (Galindo-González *et al.*, 2000), que resulta en mayor abundancia y diversidad de semillas (Guevara *et al.*, 1986; Carrière *et al.*, 2002a). Esto incrementa la diversidad y abundancia de plantas arbóreas (Cottee-Jones *et al.*, 2016; Derroire *et al.*, 2016). Otros rasgos del árbol núcleo son las dimensiones estructurales (dependientes de la altura y tamaño de la copa) que se relacionan con la capacidad de generar un mayor nicho para las plántulas (Toh *et al.*, 1999; Duarte *et al.*, 2010; Cottee-Jones *et al.*, 2016). El tamaño mayor puede significar visibilidad mayor y protección para la atracción de dispersores (Zahawi y Augspurger, 2006; Vergne *et al.*, 2016).

El ganado en los potreros es otro factor que afecta directamente la dispersión de semillas y el establecimiento de las plántulas, por el forrajeo selectivo y la promoción de la dispersión de algunas especies (Griscom *et al.*, 2009; de Souza *et al.*, 2010). El pastoreo por el ganado actúa como filtro en el establecimiento de las plántulas (Posada *et al.*, 2000).

Es relevante entonces considerar las especies de árboles núcleo en los potreros y el efecto de exclusión e inclusión del ganado en las plantas reclutadas, ya que esto permite describir la sucesión inicial y trayectoria posterior (Mesquita *et al.*, 2001; Slocum, 2001) y cómo las plántulas que no están limitadas por el efecto del ganado pueden iniciar los núcleos de regeneración (Esquivel *et al.*, 2008; Cottee-Jones *et al.*, 2015). Este conocimiento puede aplicarse para seleccionar especies núcleo para iniciar la recuperación de

to individual features as well as the focal species in question (Derroire *et al.*, 2016). Species that have fleshy fruits (such as *Cecropia obtusifolia*, *Ficus* spp., *Miconia argentea*, *Muntingia calabura*, *Psidium guajava*) attract greater abundance of dispersers (birds, bats, rodents, small mammals and cattle) (Galindo-González *et al.*, 2000), which results in greater abundance and diversity of seeds (Guevara *et al.*, 1986; Carrière *et al.*, 2002a). This increases the diversity and abundance of trees (Cottee-Jones *et al.*, 2016; Derroire *et al.*, 2016). Other features of the focal tree are the structural dimensions (dependent on the height and size of the crown) that are related to the ability to generate a larger niche for seedlings (Toh *et al.*, 1999; Duarte *et al.*, 2010; Cottee-Jones *et al.*, 2016). Larger size may mean greater visibility and protection for dispersers (Zahawi and Augspurger, 2006; Vergne *et al.*, 2016).

Cattle directly affect seed dispersal and seedling establishment through selective grazing and the dispersal of some species (Griscom *et al.*, 2009; de Souza *et al.*, 2010). Cattle grazing acts as a filter in the establishment of seedlings (Posada *et al.*, 2000). It is relevant, then, to consider the focal tree species present in pastures and the effect of exclusion and inclusion of cattle on the recruited plants, since this allows description of initial succession and subsequent trajectory (Mesquita *et al.*, 2001; Slocum, 2001), and how seedlings that are not limited by the effect of cattle can initiate regeneration nuclei (Esquivel *et al.*, 2008; Cottee-Jones *et al.*, 2015). This knowledge can be applied to select focal species to initiate the recovery of abandoned pastures and determine suitable tree species for active pastures that enrich their tree cover and are appropriate for reforestation programs. The objective of the study was to analyze the composition, diversity and growth of seedlings of tree species established under focal trees in active pastures. The hypothesis was that the focal tree factor and the fencing effect influence the structure and growth of the seedling community established under their crowns.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study area is the Bajo Mixe region of the state of Oaxaca, in the Constitución Mexicana Ejido, of the municipality of San

potreros abandonados y determinar las especies arbóreas adecuadas para potreros activos, que enriquezcan su cobertura arbórea y resulten apropiadas para programas de reforestación. El objetivo del estudio fue analizar la composición, diversidad y el crecimiento de plántulas de especies arbóreas establecidas bajo árboles núcleo en potreros activos. La hipótesis fue que el factor árbol núcleo y el efecto del cercado influyen en la estructura y el crecimiento de la comunidad de plántulas establecida bajo su copa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio es la región Bajo Mixe del estado de Oaxaca, en el Ejido Constitución Mexicana, del municipio de San Juan Mazatlán, en el Suroeste de México (Figura 1). La vegetación remanente es selva alta y mediana perennifolia, suelos predominantes de tipo luvisol, con clima cálido húmedo. La temperatura media anual es de 24 a 28 °C y la precipitación media anual fluctúa entre 2000 y 3000 mm (INEGI, 2017).

Juan Mazatlán, southwest Mexico (Figure 1). The remnant vegetation is high and medium moist evergreen rainforest, with predominantly luvisol type soils and warm humid climate. The average annual temperature is 24 to 28 °C and the average annual rainfall fluctuates between 2000 and 3000 mm (INEGI, 2017).

Selection of pastures and focal trees

The selected pastures are found in an agricultural matrix composed of trees dispersed in pastures, living fences, forest remnants and secondary vegetation. The altitudinal interval varies from 85 m to 160 m. The cattle is a zebu × Swiss cross dual purpose, with induced grass (*Brachiaria brizantha*), with alternate and extensive grazing and stocking density of one to two bovines per hectare (Juárez-García and Saragos-Méndez, 2015).

The focal species were selected by their variation in crown shape and size, dispersal mechanisms, foliage duration, the existence of isolated individuals in the number necessary for the experiment and that are useful for the producers (Table 1). The criteria considered for the selection of the individuals were: mature trees of different sizes, good size, healthy and free

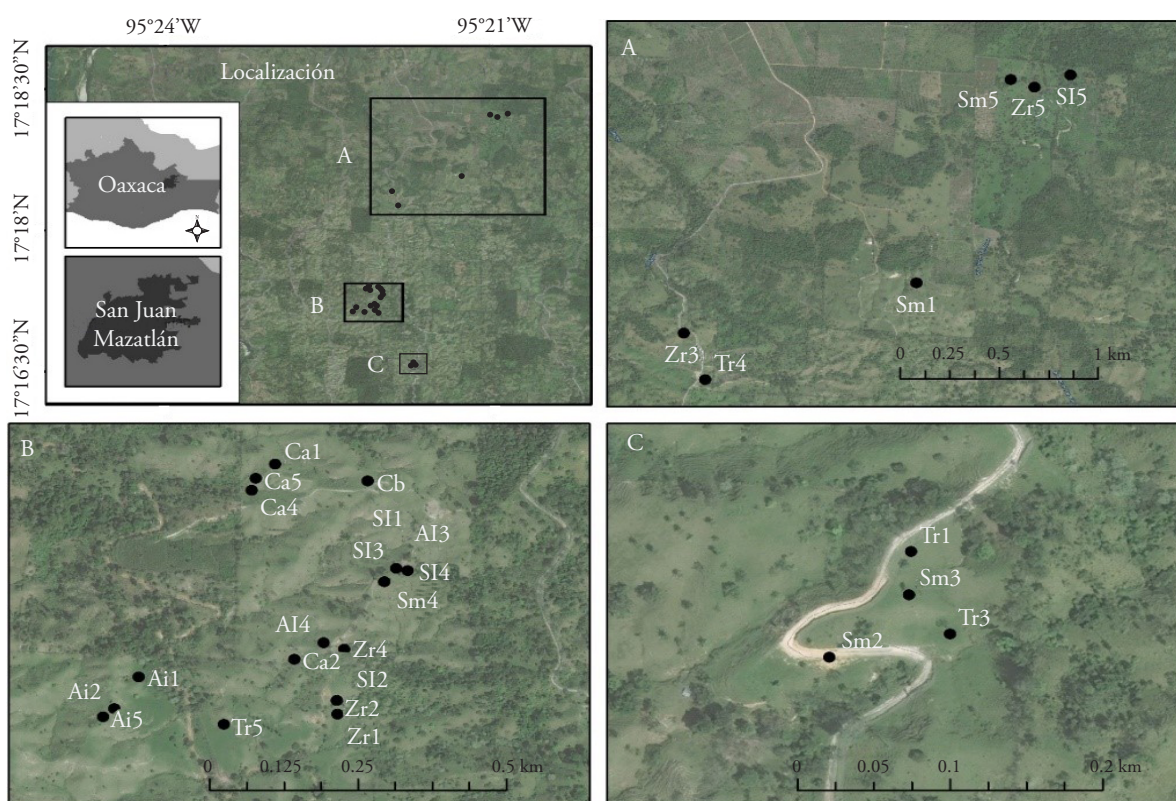


Figura 1. Ubicación del área de estudio y los sitios de muestreo.
Figure 1. Location of the study area and sampling sites.

Selección de los potreros y árboles núcleo

Los potreros seleccionados se encuentran en una matriz agropecuaria compuesta por árboles dispersos en potreros, cercas vivas, remanentes de selva y vegetación secundaria. El intervalo altitudinal varía de los 85 m a 160 m. El ganado es cruzado de cebú × suizo de doble propósito, con pasto inducido (*Brachiaria brizantha*), pastoreo alterno y extensivo, y una carga animal de uno a dos bovinos por hectárea (Juárez-García y Saragos-Méndez, 2015).

Las especies núcleo se seleccionaron por variar en forma y tamaño de copa, su mecanismo de dispersión, duración del follaje, la existencia de individuos aislados en la cantidad necesaria para el experimento y que representaran usos locales para el productor (Cuadro 1). Los criterios considerados para la selección de los individuos fueron: árboles maduros de diferentes tamaños, buen porte, sanos y libres de plagas, no ser sitios de descanso ni caminos del ganado y estar completamente aislados (que no se crucen las copas con las de los árboles vecinos).

El diseño experimental incluyó seis especies de árboles núcleo, se seleccionaron 5 individuos de cada una, de los cuales dos individuos se cercaron y tres no. Este diseño con individuos cercados y sin cercar permitió documentar el efecto del ganado sobre el establecimiento de las plántulas. Incluyó además un árbol de la especie *Coccoloba barbadensis* Jacq. de la que no se encontraron más individuos. Los árboles núcleo (referido también como parcela núcleo) fueron 31, 13 cercados y 18 no cercados (Cuadro 1).

Caracterización dasométrica de los árboles núcleo

Las variables evaluadas fueron: diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP, cm); altura total del árbol (m), largo de

of pests, not being resting places neither roads for cattle and being completely isolated (crowns not overlapping with those of neighboring trees).

The design included five trees belong to each of six selected species. Two individuals of each species were fenced and three were not, allowing documentation of the effect of cattle on seedling establishment. The design also included a single *Coccoloba barbadensis* Jacq., of which no more individuals were found. There were 31 focal trees (also referred to as the focal plots); 13 fenced and 18 unfenced (Table 1).

Dasometric characterization of focal trees

The variables evaluated were: trunk diameter at chest height (DAP, cm); total tree height (m), crown length, and crown insertion height measured with an electronic relascope (Criterion RD1000), and crown diameter (m) measured with tape measure (mean diameter obtained from four NS, EO radii). With the above variables, the crown percentage was calculated with the following equation (Arias, 2005):

$$\frac{\text{Longitud de copa}}{\text{Altura total}} * 100 = \text{Porcentaje de copa} \quad (1)$$

The projection area of the crown was estimated with the ellipse formula, considering the mean radius for each axis (Esquivel-Mimenza *et al.*, 2011):

$$AC = \pi * r_1 * r_2 \quad (2)$$

where: AC is the crown area (m²), r_1 is the mean radius of the east-west axis (m) and r_2 is the mean radius of the north-south axis (m).

Cuadro 1. Diseño experimental y rasgos funcionales de las especies de árboles núcleo.

Table 1. Experimental design and functional features of the focal tree species.

Especie	Individuos		Tipo de copa	Follaje	Modo de dispersión
	Cercados	No cercados			
<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	2	3	Densa	Caducifolio	Zoocoria
<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq. [†]	1	0	Densa	Perenne	Zoocoria
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz y Pav.) Oken	2	3	Liviana	Caducifolio	Anemocoria
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	2	3	Liviana	Caducifolio	Anemocoria
<i>Sabal mexicana</i> Mart.	2	3	Densa	Perenne	Zoocoria
<i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl.	2	3	Moderada	Caducifolio	Zoocoria
<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	2	3	Moderada	Subperennifolio	Zoocoria

Información de las especies obtenida de Pennington y Sarukhan (2005) complementada con la observación en campo. [†] Los resultados en la parcela núcleo de *Coccoloba barbadensis* se analizaron aparte, porque únicamente incluyó un árbol. Las demás especies se analizan conjuntamente. ♦ Species information obtained from Pennington and Sarukhan (2005), complemented with field observation. [†]The results from the *Coccoloba barbadensis* plot were analyzed separately, because there was only one tree of this species. The other species were analyzed together.

copa, y altura de inserción de copa medidos con un relascopio electrónico (Criterion RD1000), y diámetro de copa (m) medido con cinta métrica (diámetro medio obtenido de cuatro radios N-S, E-O). Con las variables anteriores se calculó el porcentaje de copa con la siguiente ecuación (Arias, 2005):

$$\frac{\text{Longitud de copa}}{\text{Altura total}} * 100 = \text{Porcentaje de copa} \quad (1)$$

El área de proyección de copa se estimó con la fórmula de la elipse, considerando el radio medio en dos ejes (Esquivel-Mimenza *et al.*, 2011):

$$AC = \pi * r_1 * r_2 \quad (2)$$

donde AC es el área de copa (m^2), r_1 es el radio medio del eje este-oeste (m) y r_2 es el radio medio del eje norte-sur (m).

La proporción de sombra bajo los árboles fue el promedio de las lecturas en cuatro orientaciones y distancias del centro del árbol (al centro de cada subparcela instalada), con un densímetro convexo (Lemmon, 1956). Esta es una medida indirecta de la iluminación a través de la proporción de sombra que se relacionó con las variables de crecimiento de la comunidad de plantas arbóreas establecidas.

Cercado de las parcelas núcleo y actividades de restauración

Parcelas circulares se delimitaron con cercas, el radio de cada una se hizo corresponder con el radio mayor de la copa del árbol núcleo (Figura 2). La cerca se hizo con postes de madera y alambre de púas y se instalaron en agosto y septiembre de 2015. Las parcelas núcleo sin cercado se marcaron y se delimitó su área de proyección de copa mediante estacas y se excluyó el chapeo y uso de herbicidas (Guevara *et al.*, 2004). La regeneración natural de las especies arbóreas se ayudó mediante remoción selectiva de los pastos, lianas y hierbas exóticas, cuando causaban competencia a las plántulas arbóreas.

Instalación de subparcelas de muestreo e inventario florístico

Dentro de cada parcela núcleo se instalaron 12 subparcelas delimitando un transecto de 1 m de ancho, que inicia en la base del tronco del árbol hacia la periferia de la copa en las cuatro orientaciones Norte, Sur, Este y Oeste (Figura 2). Los transectos se dividieron en tres partes de igual longitud (subparcelas) dependiendo de su longitud, y las subparcelas se nombraron

The proportion of shade under the trees was the average of convex densitometer readings taken in the four directions at different distances from the center of the tree (at the center of each subplot), (Lemmon, 1956). Proportion of shade was used as an indirect measure of light, and related to plant community regeneration.

Fencing of focal plots and restoration activities

Circular plots were delimited with fences; the radius of each matched the major radius of the focal tree crown (Figure 2). The fence was made with wooden posts and barbed wire, installed in August and September 2015. The unfenced focal plots were marked and their crown projection area was delimited using stakes, and weeding and herbicide use were ceased (Guevara *et al.*, 2004). Tree regeneration was helped by selective removal of grasses, vines and exotic herbs, when they caused competition for tree seedlings.



Figura 2. Diseño del cercado y delimitación de la parcela núcleo (círculo discontinuo). Las letras A, B y C representan las subparcelas de muestreo en uno de los transectos.

Figure 2. Fencing design and delimitation of the focal plot (dashed circle). The letters A, B and C represent the sampling subplots in one of the transects.

como: subparcela A (junto al tronco), subparcela B (bajo la copa) y subparcela C (próxima a la periferia).

En cada subparcela se identificaron todas las plántulas mayores a 10 cm de altura y bimestralmente se midió la altura, los primeros días de los meses pares de febrero a agosto de 2016 (periodos febrero-marzo, abril-mayo y junio-julio). En el resto del área de la parcela los inventarios se obtuvieron al iniciar abril y agosto.

La identificación de las plántulas se hizo con las características dendrológicas (Pennington y Sarukhan, 2005), las claves (Duke, 1965), guías de plántulas (Toledo *et al.*, 2005) y cotejo de material botánico en el herbario XAL (INECOL), comparación con la vegetación arbórea del área circundante (Juárez-García y Saragos-Méndez, 2015) e información de los propietarios de los potreros.

Análisis de la diversidad de plántulas establecidas

Para cada parcela núcleo se obtuvo la riqueza estimada mediante el índice de Chao-1 implementado en el software Past (Hammer *et al.*, 2009):

$$Chao1 = S + F_1(F_1 - 1) / (2(F_2 + 1)) \quad (3)$$

La diversidad se estimó con el índice de Shannon:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i \quad (4)$$

donde: S es el número de especies, F_1 es el número de especies representadas con solo un individuo, F_2 es el número de especies representadas con solo dos individuos, p_i es la proporción de individuos de la especie i y $\ln$ es el logaritmo natural.

Análisis de la comunidad de plántulas de especies arbóreas establecidas en las parcelas núcleo y relación con variables del árbol

La composición florística entre las parcelas núcleo se analizó y comparó mediante análisis multivariante. Con datos de abundancia de las plántulas por cada parcela núcleo se creó una matriz para el análisis de ordenación y clasificación, la matriz se transformó con raíz cuarta (el criterio fue la observación gráfica de los datos), luego se calcularon los índices de similitud Bray-Curtis (Clarke, 1993). Con esta matriz se obtuvo un escalado multidimensional no métrico (MDS) y un análisis clúster usando la distancia promedio de grupos no ponderado (UPGMA). Con la matriz de similitudes se realizó la prueba ANOSIM (Análisis de similitud) de dos vías con el factor especie y cercado, esta prueba

Placement of sampling subplots and floristic inventory

Within each focal plot, 12 sampling subplots were installed by delimiting a 1 m wide transect, starting at the base of the tree trunk and extending to the periphery of the crown in the North, South, East and West (Figure 2). The transects were divided into three parts of equal length (subplots) according to their lengths and designated: subplot A (next to the trunk), subplot B (under the crown) and subplot C (near the periphery).

In each subplot, all seedlings larger than 10 cm in height were identified and the height was measured bimonthly, starting the first days of February until August 2016 (February-March, April-May and June-July periods). In the rest of the area of the plot, inventories (Brenda, ¿tipo de letra?) were obtained at the beginning of April and August.

The identification of the seedlings was made with the dendrological characteristics (Pennington and Sarukhan, 2005), keys (Duke, 1965), seedling guides (Toledo *et al.*, 2005), comparison with botanical material in the XAL herbarium (INECOL), comparison with the arboreal vegetation of the surrounding area (Juárez-García and Saragos-Méndez, 2015) and information provided by the pasture owners.

Diversity analysis of established seedlings

For each focal plot, the estimated richness was obtained through the Chao-1 index calculated using Past software (Hammer *et al.*, 2009):

$$Chao1 = S + F_1(F_1 - 1) / (2(F_2 + 1)) \quad (3)$$

Diversity was estimated with the Shannon index:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i \quad (4)$$

where: S is the number of species, F_1 is the number of species represented by a single individual, F_2 is the number of species represented by only two individuals, p_i is the proportion of individuals of species i , and $\ln$ is the natural logarithm.

Analysis of the tree seedling community established in the focal plots and relationship with tree variables

The floristic composition of the focal plots was analyzed and compared using multivariate analysis. With data on seedling abundance for each focal plot, a matrix was created for the ordination and classification analysis, the matrix was transformed with a fourth root (the criterion was the graphic examination of the data), then the Bray-Curtis similarity indexes were calculated

obtiene un p-valor por medio de permutaciones y permite detectar diferencias en la composición de grupos de una comunidad biológica. Para comparar la contribución de las especies de plántulas establecidas asociadas a cada factor se obtuvo el análisis SIMPER (porcentajes de similitud) con la matriz transformada (Clarke, 1993). Para estos análisis se dispuso del software PRIMER 6.0 (Clarke y Gorley, 2005).

La relación de la diversidad de plántulas con variables del árbol núcleo se analizó mediante regresión y correlación, con el software R (R Core Team, 2016).

Análisis del crecimiento de las plántulas reclutadas

Pruebas de hipótesis se realizaron con el uso de Kruskal-Wallis para analizar la dependencia del crecimiento de la especie *S. lateriflorum* (ya que fue la especie reclutada más abundante y presente en la mayoría de las parcelas núcleo) entre los factores parcela núcleo, subparcela y periodo de medición. Para el factor parcela núcleo sólo se pudo realizar en *Coccoloba*, *Cordia* 1, *Sapium* 1 y *Sapium* 2, ya que fueron las parcelas con una muestra relativamente grande (>30 datos). El análisis se realizó en el software R (R Core Team, 2016), como variable dependiente la tasa de crecimiento relativo en altura (TCR en $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$). Esta se obtuvo como sigue (Hoffmann y Poorter, 2002):

$$TCR = \frac{\ln(h_2) - \ln(h_1)}{m_2 - m_1} \quad (5)$$

donde: TCR es la tasa de crecimiento relativo en altura ($\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$), $\ln$ es el logaritmo natural, h_1 es la altura inicial (cm), h_2 es la altura final (cm), m_1 es el mes inicial, m_2 es el mes final.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estructura de la comunidad de plántulas arbóreas

En el área total de muestreo (1490.7 m^2) se identificaron 2983 individuos, de 43 especies y 23 familias botánicas. Las especies más abundantes fueron *Sapium lateriflorum* (36%), *T. rosea* (11%), *Cedrela odorata* (10%), *Sabal mexicana* (8%), *Bursera simaruba* (7%), *Guazuma ulmifolia* (6%) y *Trichilia havanensis* (4%). Las familias más abundantes fueron Euphorbiaceae (38%), Meliaceae (14%), Bignoniaceae (11%), Arecaceae (9%) y Burseraceae (7%).

La abundancia (73%) y riqueza (63%) de las plántulas que se desarrollaron correspondieron

(Clarke, 1993). With this matrix, non-metric multidimensional scaling (NMDS) and a cluster analysis were performed using the average unweighted group distance (UPGMA). With the similarity matrix, the two-way ANOSIM test (Similarity analysis) was carried out using the species and fencing factor. This test obtains a p-value through permutations and detects differences in the composition of groups in a biological community. To compare the contribution of established seedling species associated with each factor, the SIMPER analysis (similarity percentages) was performed on the transformed matrix (Clarke, 1993). For these analyses, the PRIMER 6.0 software was used (Clarke and Gorley, 2005).

The relationship of seedling diversity with focal tree variables was analyzed by regression and correlation using the R software (R Core Team, 2016).

Growth analysis of recruited seedlings

Hypothesis tests were performed with the use of Kruskal-Wallis to analyze the dependence of *S. lateriflorum* (the most abundant species recruited and present in most of the focal plots) among the focal plot factors, subplot factors and measurement period. For the focal species factor, it was only possible to perform tests using *Coccoloba*, *Cordia* 1, *Sapium* 1 and *Sapium* 2, since they were the plots with relatively large samples (>30 data). The analysis was carried out using R software (R Core Team, 2016), and the relative growth rate in height as a dependent variable (TCR in $\text{cm cm}^{-1} \text{month}^{-1}$). This was obtained as follows (Hoffmann and Poorter, 2002):

$$TCR = \frac{\ln(h_2) - \ln(h_1)}{m_2 - m_1} \quad (5)$$

where: TCR is the relative growth rate in height ($\text{cm cm}^{-1} \text{month}^{-1}$), $\ln$ is the natural logarithm, h_1 is the initial height (cm), h_2 is the final height (cm), m_1 is the initial month, m_2 is the final month.

RESULTS AND DISCUSSION

Structure of tree seedlings community

In the total sampling area, (1490.7 m^2) 2983 individuals of 43 species and 23 botanical families were identified. The most abundant species were *Sapium lateriflorum* (36%), *T. rosea* (11%), *Cedrela odorata* (10%), *Sabal mexicana* (8%), *Bursera simaruba* (7%), *Guazuma ulmifolia* (6%) and *Trichilia havanensis* (4%). The most abundant

a especies dispersadas por animales; alrededor de 24% se identificaron como especies dispersadas por el viento. Sesenta y seis por ciento del total de individuos fueron plántulas establecidas en parcelas cercadas, en las parcelas no cercadas se registró 34% (Cuadros 2 y 3). Estos resultados coinciden con los de Guevara y Laborde (1993), Carrière *et al.* (2002b) y Guevara *et al.* (2004); estos autores observaron que la proporción mayor de semillas bajo la copa de los árboles son zoócoras y, por lo tanto, las especies con esa característica tienen probabilidad mayor de establecerse bajo árboles núcleo respecto a otras (Vieira y Gandolfi, 2006). La riqueza y abundancia mayor de plántulas establecidas en las parcelas núcleo cercadas, puede asociarse al impacto negativo que el ganado ejerce sobre las parcelas no cercadas, ramoneo y daño mecánico (Griscom *et al.*, 2009; Cottee-Jones *et al.*, 2015).

Composición y diversidad de plántulas en las parcelas núcleo y efecto del cercado

Las parcelas núcleo cercadas que presentaron mayor diversidad corresponden a *Tabebuia* 1, *Cordia* 2, *Andira* 1 y *Coccoloba*. En las parcelas no cercadas la mayor diversidad corresponde a *Sapium* 5, *Zanthoxylum* 5 y *Zanthoxylum* 3 (Cuadro 3); dichas parcelas núcleo presentan las mayores áreas de copa, aspecto concordante con lo reportado por Toh *et al.* (1999), Carrière *et al.* (2002b), Duarte *et al.* (2010) y Cottee-Jones *et al.* (2016), que se relaciona con una mayor visita de dispersores y por consiguiente mayor abundancia y riqueza de semillas (Ragusa-Netto y Santos, 2015).

Plántulas exclusivas se registraron de acuerdo al factor especie núcleo. Por ejemplo, en parcelas de *Andira* se encontraron *A. inermis* y *Calophyllum brasiliense*, que es una de las pocas especies de bosque maduro reclutadas. En parcelas de *Sabal* se registró *Ficus*. En parcelas de *Sapium* se encontró *Inga vera* y en las parcelas de *Zanthoxylum* se registraron especies exclusivas de manera abundante como *Attalea butyracea* y una especie herbácea *Capsicum sp.*, la cual posee frutos atractivos para las aves. La presencia de especies exclusivas puede asociarse a mayor disponibilidad de fuentes regenerativas (Derroire *et al.*, 2016) y condiciones microambientales específicas generadas bajo cada árbol núcleo, que actúa como filtro para el reestablecimiento de una mayor o menor

families were Euphorbiaceae (38%), Meliaceae (14%), Bignoniaceae (11%), Arecaceae (9%) and Burseraceae (7%).

The abundance (73%) and richness (63%) of the established seedlings corresponded to species dispersed by animals; around 24% were identified as species dispersed by wind. Sixty-six percent of the total number of seedlings established in fenced plots, 34% were registered in unfenced plots (Tables 2 and 3). These results coincide with those of Guevara and Laborde (1993), Carrière *et al.* (2002b) and Guevara *et al.* (2004), who observed that the highest proportion of seeds under tree crowns are zoochorous and, therefore, species with this characteristic are more likely to establish themselves under focal trees than others (Vieira and Gandolfi, 2006). The richness and greater abundance of seedlings established in the fenced focal plots can be associated with browsing and mechanical damage by cattle in unfenced plots, (Griscom *et al.*, 2009; Cottee-Jones *et al.*, 2015).

Composition and diversity of seedlings in focal plots and fencing effect

The fenced focal plots with greatest diversity correspond to *Tabebuia* 1, *Cordia* 2, *Andira* 1 and *Coccoloba*. In unfenced plots, the greatest diversity corresponds to *Sapium* 5, *Zanthoxylum* 5 and *Zanthoxylum* 3 (Table 3); these focal plots have the largest crown areas, which is consistent with reports of Toh *et al.* (1999), Carrière *et al.* (2002b), Duarte *et al.* (2010) and Cottee-Jones *et al.* (2016), and related to more frequent disperser visits and therefore greater abundance and richness of seeds (Ragusa-Netto and Santos, 2015).

Some seedling species were registered only beneath particular focal species. For example, *A. inermis* and *Calophyllum brasiliense* —the latter among the few recruited species characteristics of mature forest—, were found only in *Andira* plot. *Ficus* was registered in *Sabal* plots. *Inga vera* was found in *Sapium* plots, and in the *Zanthoxylum* plots, several exclusive species were abundantly registered, including *Attalea butyracea* and a herbaceous *Capsicum sp.* which has fruits attractive to birds. The presence of exclusive species can be associated with greater availability of regenerative sources (Derroire *et al.*, 2016) and specific microenvironmental conditions generated under each focal tree, which act as a filter for the

Cuadro 2. Listado florístico de las plántulas desarrolladas en las parcelas núcleo.**Table 2.** Floristic list of seedlings developed in focal plots.

Familia	Especie	Abundancia	Mecanismo de dispersión
Annonaceae	<i>Rollinia membranacea</i> Triana y Planch	14	Zoocoria
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	88	Zoocoria
Arecaceae	<i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L. f.) Wesss. Boer.	19	Zoocoria
	<i>Sabal mexicana</i> Mart.	247	Zoocoria
Bignoniaceae	<i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv	7	Anemocoria
	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	332	Anemocoria
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz y Pav) Oken	49	Anemocoria
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	208	Zoocoria
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess	10	Zoocoria
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	27	Zoocoria
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	10	Zoocoria
	<i>Alchornea latifolia</i> Swarts.	28	Zoocoria
Euphorbiaceae	<i>Croton draco</i> Schltdl. y Cham.	18	Barocoria
	<i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl.	1081	Zoocoria
	<i>Acosmium panamense</i> (Benth.) Yakovlev	3	Anemocoria
	<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	6	Zoocoria
	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	1	Zoocoria
Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.	3	Barocoria
	<i>Inga vera</i> Willd.	3	Zoocoria
	<i>Lonchocarpus</i> sp.	21	Anemocoria
	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	15	Anemocoria
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	1	Zoocoria
	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn	13	Anemocoria
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	167	Zoocoria
	<i>Heliocarpus</i> sp.	1	Anemocoria
	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	1	Anemocoria
Melastomataceae	<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	12	Zoocoria
	<i>Cedrela odorata</i> L.	285	Anemocoria
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i> Vahl	5	Zoocoria
	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	124	Zoocoria
Moraceae	<i>Ficus</i> sp	3	Zoocoria
Muntingiaceae	<i>Muntingia calabura</i> L.	3	Zoocoria
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.	20	Zoocoria
	Morfoespecie 1	23	Zoocoria
No determinada	Morfoespecie 2	10	Zoocoria
	Morfoespecie 3	27	Zoocoria
	Morfoespecie 4	4	Zoocoria
Polygonaceae	<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	5	Zoocoria
	<i>Citrus limonia</i> (L.) Osbeck	9	Zoocoria
Rutaceae	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	28	Zoocoria
Sapindaceae	<i>Cupania dentata</i> DC.	4	Zoocoria
Solanaceae	<i>Cestrum nocturnum</i> L.	2	Zoocoria
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	46	Zoocoria

diversidad de plantas (Carrière *et al.*, 2002b; Vieira y Gandolfi, 2006).

El análisis de clasificación y ordenación mostró separación entre las parcelas núcleo cercadas y las no cercadas (Figuras 3 y 4), y las diferencias en

restoration of a greater or lesser diversity of plants (Carrière *et al.*, 2002b; Vieira and Gandolfi, 2006).

The classification and ordination analysis showed separation between the fenced and unfenced focal plots (Figures 3 and 4), and the differences in

Cuadro 3. Variables dendrométricas del árbol núcleo y la abundancia y diversidad de las plántulas desarrolladas.**Table 3.** Dendrometric variables of focal tree and abundance and diversity of developed seedlings.

Parcela	Variables del árbol núcleo					Regeneración		
	Altura (m)	Alt. IC (m)	% de copa	Área de copa (m ²)	Cobertura de copa (%)	Chao 1	Densidad (Ind m ⁻²)	H'
Parcelas núcleo cercadas								
<i>Andina</i> 1(Ai1)	10.0	1.5	85.0	59.0	94.8	16	1.7	2.3
<i>Andina</i> 2(Ai2)	6.1	0.8	86.9	11.8	75.2	16	2.8	1.5
<i>Coccoloba</i> (Cb)	4.2	1.4	66.7	12.6	55.3	18	2.7	2.2
<i>Cordia</i> 1(Ca1)	12.4	4.4	64.5	34.6	46.3	15	1.9	1.5
<i>Cordia</i> 2(Ca2)	9.4	0.8	91.5	36.1	60.1	25	1.2	2.2
<i>Sabal</i> 1(Sm1)	10.9	5.0	54.1	12.1	37.4	13	8.7	1.0
<i>Sabal</i> 2(Sm2)	8.1	2.6	68.5	11.3	58.8	15	3.1	1.4
<i>Sapium</i> 1(Sl1)	11.0	0.8	92.7	50.0	84.9	19	8.3	0.5
<i>Sapium</i> 2(Sl2)	8.8	0.6	93.8	25.6	86.5	14	8.9	0.3
<i>Tabebuia</i> 1(Tr1)	14.0	1.5	89.5	52.3	86.1	23	3.2	2.2
<i>Tabebuia</i> 2(Tr2)	8.6	0.9	89.7	51.7	80.9	18	1.4	1.7
<i>Zanthoxylum</i> 1(Zr1)	13.3	5.2	60.9	46.1	39.3	9	1.0	1.8
<i>Zanthoxylum</i> 2(Zr2)	7.9	3.2	59.5	18.2	54.3	10	2.2	1.8
Parcelas núcleo sin cercar								
<i>Andina</i> 3(Ai3)	7.3	1.4	80.8	30.2	98.5	9	2.7	1.4
<i>Andina</i> 4(Ai4)	7.0	1.6	77.1	23.8	46.8	7	1.7	1.3
<i>Andina</i> 5(Ai5)	9.3	1.0	88.9	41.3	88.4	20	0.8	2.0
<i>Cordia</i> 3(Ca3)	9.8	4.2	57.1	36.4	40.6	6	0.4	1.5
<i>Cordia</i> 4(Ca4)	10.1	4.8	52.5	15.4	25.0	7	0.8	1.2
<i>Cordia</i> 5(Ca5)	11.3	6.8	39.8	17.1	16.6	3	0.8	0.7
<i>Sabal</i> 3(Sm3)	18.1	12.3	32.0	6.2	10.7	3	1.8	1.0
<i>Sabal</i> 4(Sm4)	13.6	5.5	59.6	21.6	47.8	7	3.8	1.7
<i>Sabal</i> 5(Sm5)	14.6	8.1	44.5	11.2	16.4	4	4.3	0.8
<i>Sapium</i> 3(Sl3)	8.1	1.5	82.1	18.4	68.1	5	2.5	1.1
<i>Sapium</i> 4(Sl4)	8.7	1.5	83.3	35.9	85.3	7	3.2	1.4
<i>Sapium</i> 5(Sl5)	14.7	1.3	91.0	55.5	97.0	25	2.3	2.3
<i>Tabebuia</i> 3(Tr3)	15.1	3.2	78.8	57.3	48.1	6	0.2	1.4
<i>Tabebuia</i> 4(Tr4)	19.0	2.7	85.8	49.1	74.1	15	0.4	2.1
<i>Tabebuia</i> 5(Tr5)	19.9	2.4	87.9	65.7	83.2	14	1.6	1.7
<i>Zanthoxylum</i> 3(Zr3)	15.6	2.7	82.9	79.0	89.4	16	1.2	2.2
<i>Zanthoxylum</i> 4(Zr4)	8.4	2.5	70.7	18.2	45.0	3	0.9	1.0
<i>Zanthoxylum</i> 5(Zr5)	28.4	2.3	92.0	255.2	98.5	15	0.6	2.3

Alt. IC es la altura a inserción de la copa viva del árbol núcleo, Chao-1 es la riqueza estimada de especies, y (H') el índice de Shannon. ♦
 Ht. IC is the height at insertion of the living crown of the focal tree, Chao-1 is the estimated species richness, and (H') is the Shannon index.

composición fueron significativas (ANOSIM, con el factor “especie núcleo” $R=0.394$ $p=0.01$ y factor “cercado” $R=0.417$ $p=0.02$). En el factor “especie núcleo” *Andira* y *Sabal* se separaron del resto (*Cordia*, *Zanthoxylum*, *Tabebuia* y *Sapium*), probablemente debido al modo de dispersión y la presencia de frutos carnosos. Esto coincidió con los resultados de Guevara *et al.* (1986), Vieira y Gandolfi (2006), Cottee-Jones *et al.* (2016) y Derroire *et al.* (2016).

composition were significant (ANOSIM, with the “focal species” factor $R=0.394$ $p=0.01$ and “fencing” factor $R=0.417$ $p=0.02$). In the “focal species” factor, *Andira* and *Sabal* were separated from the rest (*Cordia*, *Zanthoxylum*, *Tabebuia* and *Sapium*), probably due to the dispersal mode and the presence of fleshy fruits. This matched the results of Guevara *et al.* (1986), Vieira and Gandolfi (2006), Cottee-Jones *et al.* (2016) and Derroire *et al.* (2016).

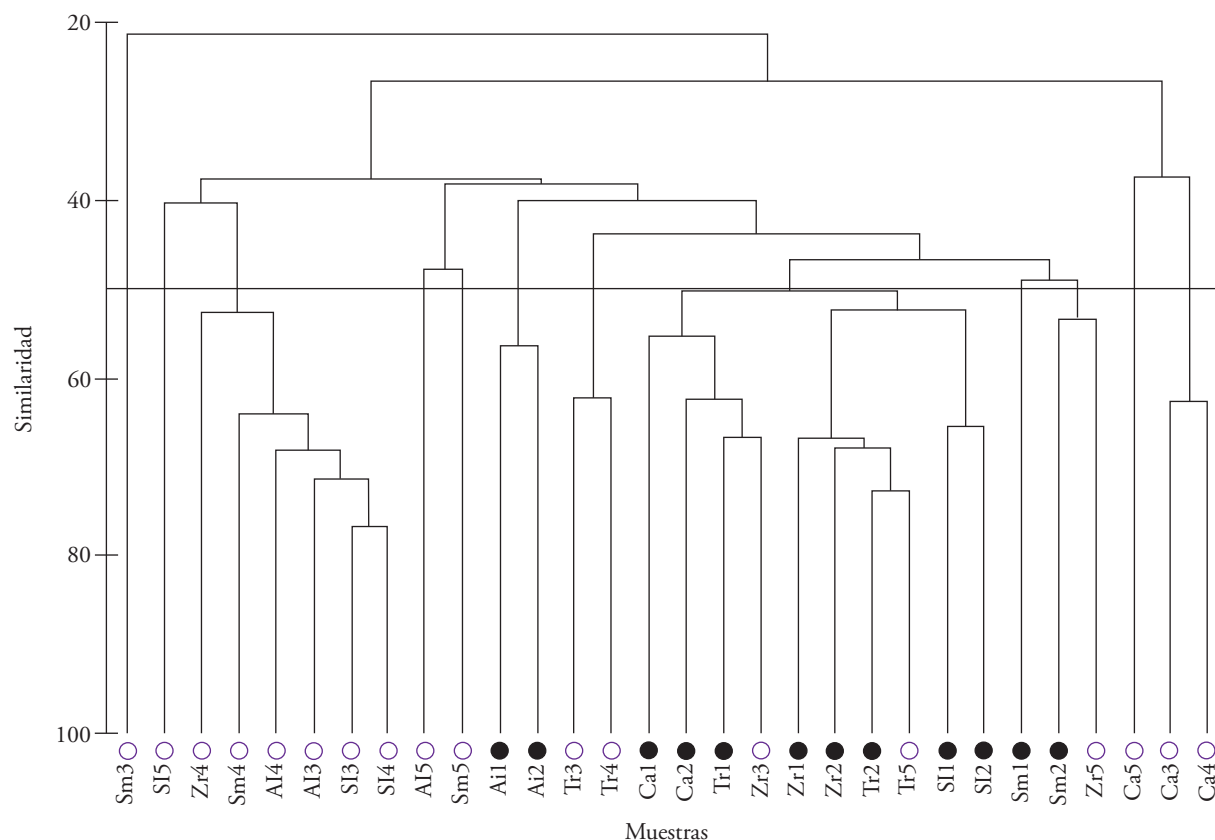


Figura 3. Clúster de las parcelas núcleo, círculos rellenos se refiere a parcelas cercadas, círculos vacíos son parcelas no cercadas. Ver codificación en el Cuadro 3.

Figure 3. Cluster analysis of focal plots; filled circles refer to fenced plots, empty circles are unfenced plots. See coding in Table 3.

Las diferencias en la composición de especies para el efecto del cercado pueden atribuirse al ramoneo por el ganado en especies como *C. obtusifolia*, que no abundaban en los sitios sin cercar. Otras plantas consumidas como forraje, como *G. ulmifolia*, que sí eran abundantes en los dos tipos de parcelas, se explican por su resistencia al ramoneo y se benefician de su dispersión por el ganado (Griscom *et al.*, 2009). Jiménez-Pérez *et al.* (2018) encontraron mayor tasa de supervivencia de las plantas y mayor desarrollo en altura y diámetro de plantas de *Pinus culminicola* Andresen & Beaman, en parcelas en que se excluyó el pastoreo.

Las plantas poco palatables tienen mayor supervivencia por efecto del ganado y otras probablemente no toleran los daños mecánicos, lo cual resulta en un filtro ecológico para estas especies (Posada *et al.*, 2000). La contribución de las especies de plántulas establecidas, obtenida por el análisis SIMPER se presenta en el Cuadro 4. Unas pocas especies (9)

The differences in species composition for the fencing effect can be attributed to cattle browsing on species such as *C. obtusifolia*, which were not abundant in unfenced sites. Presence in unfenced plots of plants consumed as fodder, such as *G. ulmifolia*, which were abundant in both types of plots, can be explained by their resistance to browsing and their dispersal by cattle (Griscom *et al.*, 2009). Jiménez-Pérez *et al.* (2018) found higher plant survival rate and greater growth in height and diameter of *Pinus culminicola* Andresen & Beaman plants, in plots where grazing was excluded.

Unpalatable plants suffer less mortality from cattle, while others probably may not tolerate mechanical damage, resulting in an ecological filter for these species (Posada *et al.*, 2000). The contribution of established seedling species, obtained by the SIMPER analysis is shown in Table 4. A few species (9) explain 50% of the composition of the restored tree community, and those species differ

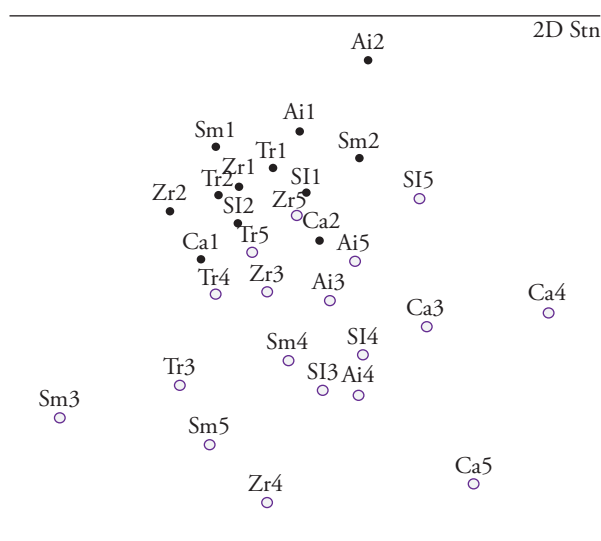


Figura 4. Escalamiento multidimensional no métrico de las parcelas núcleo. Círculos rellenos se refiere a parcelas cercadas, círculos vacíos son parcelas no cercadas. Ver codificación en el Cuadro 3.

Figure 4. Non-metric multidimensional scaling of focal plots. Filled circles refers to fenced plots, empty circles are unfenced plots. See coding in Table 3.

explican un 50% de la composición de la comunidad arbórea reestablecida, y esas especies son diferentes en función de la especie de árbol de la parcela núcleo y de los efectos del cercado. A la mayoría de esas especies las dispersan el viento y el ganado, y presentan una capacidad alta de reclutamiento (regeneración activa) sin importar el efecto del ganado (Esquivel *et al.*, 2008).

Reclutamiento de plántulas por subparcelas de muestreo

En las subparcelas instaladas bajo los árboles núcleo se registraron 41 especies y 1369 individuos. Las subparcelas A, las más cercanas al tronco del árbol núcleo, tuvieron la riqueza mayor (39 especies) y abundancia (672 individuos), las subparcelas B tuvieron 25 especies y 435 individuos y las subparcelas C tuvieron la menor riqueza (19) y abundancia (262). Las subparcelas A presentaron 11 especies exclusivas, las subparcelas C tuvieron dos, y las subparcelas B ninguna.

La presencia de especies exclusivas, especialmente en las subparcelas A es indicativo de sitios más adecuados para la mayoría de las plántulas, lo cual se ha

dependiendo on the focal tree species and fencing effects. Most of these species are dispersed by wind and cattle, and have a high capacity for recruitment (active regeneration) regardless of the effect of cattle (Esquivel *et al.*, 2008).

Recruitment of plants by sampling subplots

In the subplots installed under the focal trees, 41 species and 1369 individuals were registered. The A subplots closest to the focal tree trunk, had the greatest combined richness (39 species) and abundance (672 individuals), B subplots had 25 species and 435 individuals, and C subplots had the lowest richness (19) and abundance (262). The A subplots had 11 exclusive species, C subplots had two, and B subplots none.

The presence of exclusive species, especially in the A subplots, indicates more suitable sites for most seedlings, as has been reported for similar conditions by Guevara *et al.* (1992), Elmquist *et al.* (2001) and Schlawn and Zahawi (2008). The humidity, temperature and nutrient availability conditions at these sites are more favorable (Guevara *et al.*, 2004; García-Orth and Martínez-Ramos, 2011). However, it can also be attributed to the fact that it is central area of the tree, where dispersers such as birds and cattle prefer to perch or rest (Carrière *et al.*, 2002a; de Souza *et al.*, 2010; Cottee-Jones *et al.*, 2016), which generates a higher proportion of seeds and greater

Cuadro 4. Especies que contribuyen con más del 50 % en abundancia de acuerdo al tipo de parcela núcleo, obtenido en el análisis SIMPER.

Table 4. Species that contribute more than 50% in abundance according to the type of focal plot, obtained through the SIMPER analysis.

Parcela núcleo	Especie
<i>Andira</i>	<i>B. simaruba</i> , <i>C. odorata</i> y <i>S. lateriflorum</i>
<i>Cordia</i>	<i>B. simaruba</i> y <i>C. alliodora</i>
<i>Sabal</i>	<i>G. ulmifolia</i> , <i>S. mexicana</i> y <i>T. alba</i>
<i>Sapium</i>	<i>C. odorata</i> , <i>S. lateriflorum</i> y <i>T. rosea</i>
<i>Tabebuia</i>	<i>C. obtusifolia</i> , <i>T. rosea</i> y <i>T. alba</i>
<i>Zanthoxylum</i>	<i>C. odorata</i> , <i>G. ulmifolia</i> y <i>T. rosea</i>
Cercado	<i>C. obtusifolia</i> , <i>S. mexicana</i> , <i>S. lateriflorum</i> , <i>T. rosea</i> y <i>T. havanensis</i>
No cercado	<i>B. simaruba</i> , <i>C. odorata</i> , <i>G. ulmifolia</i> y <i>T. rosea</i>

reportado para condiciones similares por Guevara *et al.* (1992), Elmqvist *et al.* (2001) y Schlawn y Zahawi (2008). Las condiciones de humedad, temperatura y disponibilidad de nutrientes en estos sitios son más favorables (Guevara *et al.*, 2004; García-Orth y Martínez-Ramos, 2011). Sin embargo también puede atribuirse a que es el área más central del árbol, donde los dispersores como las aves y el ganado prefieren perchar o descansar (Carrière *et al.*, 2002a; de Souza *et al.*, 2010; Cottee-Jones *et al.*, 2016), lo que genera una proporción de semillas mayor y posibilidad de reclutamiento mayor para especies como *A. panamense*, *C. nocturnum*, *C. dentata*, *E. cyclocarpum*, *Ficus*, *G. sepium*, *Heliocarpus* y *P. guajava*.

Las especies que abundan en todas las subparcelas son *S. lateriflorum* (32%), *T. rosea* (11%), *S. mexicana* (10%), *C. odorata* (9%), *B. simaruba* (8%) y *G. ulmifolia* (5%); dichas especies se dispersan eficientemente (Esquivel *et al.*, 2008), mientras su plasticidad fenotípica les permite establecerse en las condiciones donde germinan (Loik y Holl, 1999; Martínez-Garza y Howe, 2010). La combinación de éstas características les permite estar presentes en los sitios en repoblación y adaptarse a todas las condiciones, lo cual posibilita abarcar todo el nicho de reclutamiento presente bajo el árbol núcleo (Poorter, 2007).

Variación de la tasa de crecimiento y altura de las plántulas

En el análisis de varianza se encontraron diferencias significativas del crecimiento relativo en altura (TCR) para los factores periodo de muestreo y parcela núcleo (Cuadro 5). Las variables TCR y altura presentaron valores mayores en la parcela núcleo con la menor cobertura de copa (*Cordia* 1 y *Coccoloba*) y menores en las parcelas con cobertura mayor (*Sapium* 1 y *Sapium* 2). La altura y TCR no variaron de modo significativo entre subparcelas, lo cual indica que las condiciones microambientales no son tan diferentes como para influir en el crecimiento de las plántulas, o que las condiciones microambientales entre subparcelas no inciden en esta etapa de las plántulas. En el periodo de medición junio-julio, que coincidió con el periodo de inicio de lluvias en la región, se registró la altura y TCR mayores (Figura 5). La cobertura de copa determina la disponibilidad de luz en cada parcela, la cual influye en el crecimiento de las plántulas (Vivar y Chazdon, 2005; Piotto, 2007; Ley-López

possibility of recruitment for species such as *A. panamense*, *C. nocturnum*, *C. dentata*, *E. cyclocarpum*, *Ficus*, *G. sepium*, *Heliocarpus* and *P. guajava*.

The abundant species in all subplots are *S. lateriflorum* (32%), *T. rosea* (11%), *S. mexicana* (10%), *C. odorata* (9%), *B. simaruba* (8%) and *G. ulmifolia* (5%); these species disperse efficiently (Esquivel *et al.*, 2008), while their phenotypic plasticity allows them to establish themselves under the conditions where they germinate (Loik and Holl, 1999; Martínez-Garza and Howe, 2010). The combination of these characteristics allows them to be present in the regeneration sites and adapt to all conditions, which makes it possible to cover the entire recruitment niche under the focal tree (Poorter, 2007).

Variation of growth rate and seedlings height

In the analysis of variance, significant differences in relative height growth (TCR) were found in relation to sampling period and focal plot factors (Table 5). The TCR and height variables had higher values in the focal plots with the lowest crown coverage (*Cordia* 1 and *Coccoloba*) and were lower in the plots with the highest coverage (*Sapium* 1 and *Sapium* 2). Height and TCR did not vary significantly between subplots, which indicates that the microenvironmental conditions are not so different as to influence the growth of the seedlings, or that microenvironmental conditions are not so important at this stage of the seedlings. In the June-July measurement period, which coincided with rainfall onset in the region, the highest height and TCR were recorded (Figure 5). Crown coverage determines the availability of light in each plot, which influences the growth of seedlings (Vivar and Chazdon, 2005; Piotto, 2007; Ley-López *et al.*, 2016). Focal trees with diffuse canopies (such as *Cordia*) improve seedling growth performance compared to open sites (Loik and Holl, 1999; García-Orth and Martínez-Ramos, 2011).

Relationship of focal plot variables with the diversity of seedlings

Estimated richness had a positive correlation with the coverage, the percentage and the crown area of the focal tree, and was negatively correlated with height at the insertion of the crown (Figure 6). Other

Cuadro 5. Estadísticos del test Kruskal-Wallis para la especie *S. lateriflorum*.
Table 5. Kruskal-Wallis test statistics for *S. lateriflorum*.

Factor	Test	Estadístico Chi	Grados libertad	Valor p
Parcela núcleo	Kruskal-Wallis	133.71	3	0.000
Subparcela		0.009	2	0.995
Periodo de medición		285.17	2	0.000

et al., 2016). Los árboles núcleo con copas ligeras (como *Cordia*) mejoran el desempeño en crecimiento de las plántulas comparado con sitios abiertos (Loik y Holl, 1999; García-Orth y Martínez-Ramos, 2011).

Relación de las variables de la parcela núcleo con la diversidad de plántulas

La riqueza estimada presentó una correlación positiva con la cobertura, el porcentaje y el área de copa del árbol núcleo y se correlacionó de manera negativa con la altura a inserción de copa (Figura 6). Otros estudios de Toh *et al.* (1999) y Cottee-Jones *et al.* (2016) también observaron relación de la riqueza de especies establecidas con variables del árbol núcleo, lo cual evidencia la influencia de la arquitectura arbórea en la riqueza de plántulas establecidas.

CONCLUSIONES

La especie de árbol núcleo y el efecto de cercado influyeron en la estructura de la comunidad de plántulas arbóreas establecidas bajo su cobertura. El crecimiento de las plántulas fue dependiente del árbol núcleo y la riqueza se relacionó con las variables de copa del árbol núcleo. Por eso, si se quiere iniciar la sucesión mediante el uso de árboles núcleo, es importante considerar una variedad de especies de árboles que además varíen en su arquitectura arbórea.

Las especies núcleo *C. alliodora*, *T. rosea* y *S. lateriflorum* estuvieron asociadas con la mayor diversidad de plántulas reclutadas. El acceso del ganado a los sitios de reclutamiento no fue limitante en el establecimiento de plántulas arbóreas como *T. rosea*, *C. odorata*, *S. lateriflorum* y *G. ulmifolia*, las cuales fueron abundantes en todos los sitios de muestreo. Las especies de plántulas con regeneración activa tienen el potencial para cumplir funciones en la implementación y el enriquecimiento de sistemas silvopastoriles

studies by Toh *et al.* (1999) and Cottee-Jones *et al.* (2016) also observed the relationship of the richness of established species with variables of the focal tree, which evidences the influence of tree architecture on the richness of established seedlings.

CONCLUSIONS

The focal tree species and fencing influenced the structure of the tree seedling community established under their crowns. Seedling growth was dependent on the focal tree and richness was related to the focal tree crown variables. Therefore, if the intention is to initiate succession through the use of focal trees, it is important to consider a variety of tree species that also vary in their architecture.

The focal species *C. alliodora*, *T. rosea* and *S. lateriflorum* were associated with the greatest diversity of recruited seedlings. Cattle access to recruitment sites was not limiting in the establishment of tree seedlings such as *T. rosea*, *C. odorata*, *S. lateriflorum* and *G. ulmifolia*, which were abundant on all sampling sites. Seedlings species with active regeneration have the potential use for the implementation and enrichment of silvopastoral systems in pastures, and for initiating tree regeneration in abandoned pastures.

—End of the English version—

---*---

en potreros, al iniciar la repoblación arbórea del sitio en potreros abandonados.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada al primer autor y por la beca mixta para estancia de in-

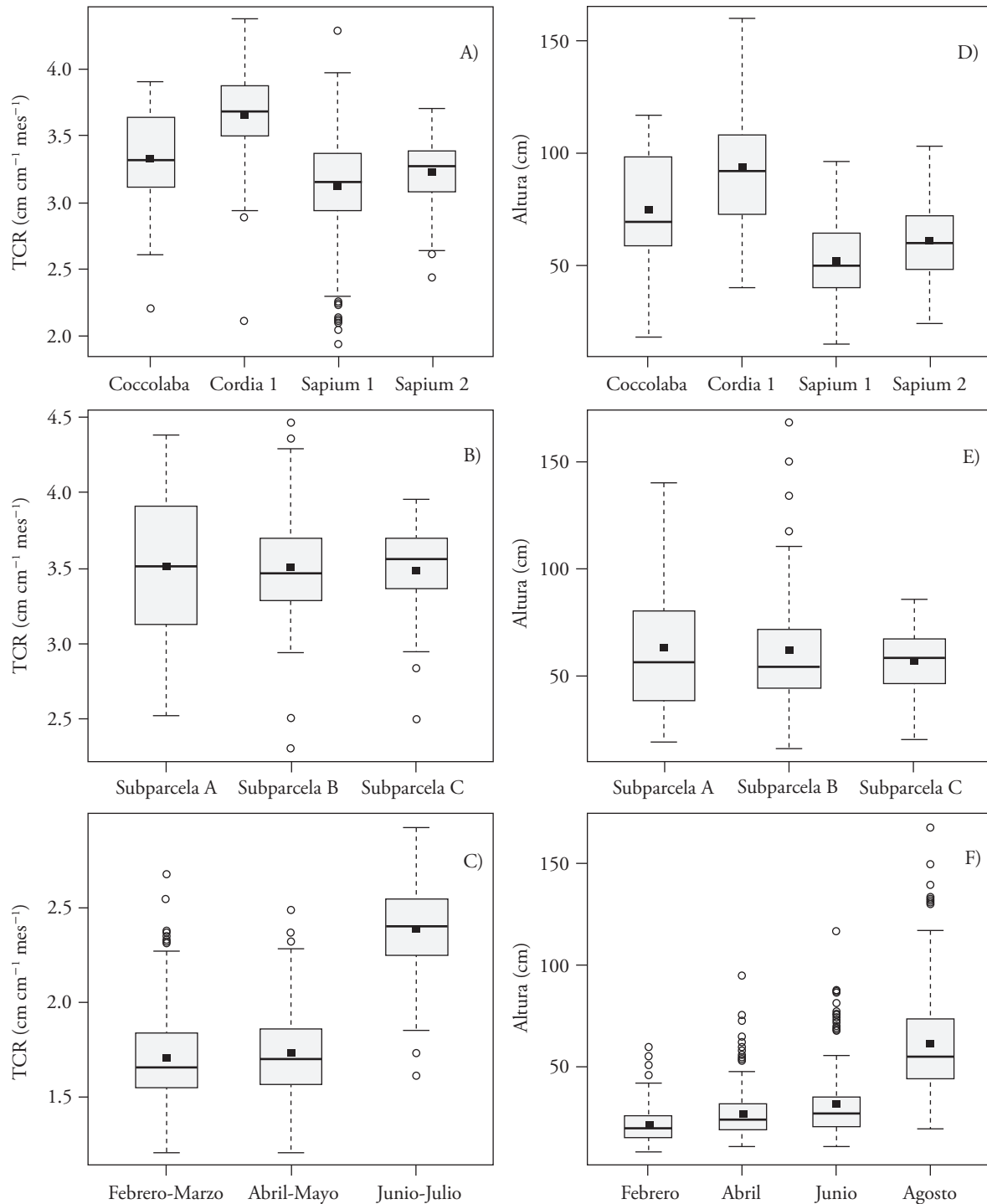


Figura 5. Diagramas de caja de la dispersión de los datos usados en el test estadístico para la especie *S. lateriflorum*. A) TCR por parcela núcleo, B) TCR por subparcelas, C) TCR por periodo de medición, D) altura por parcela núcleo, E) altura por subparcela y F) altura por periodo de medición.

Figure 5. Boxplots of dispersion of the data used in the statistical test for *S. lateriflorum*. A) TCR by focal plot, B) TCR by subplots, C) TCR by measurement period, D) height by focal plot, E) height by subplot, and F) height by measurement period.

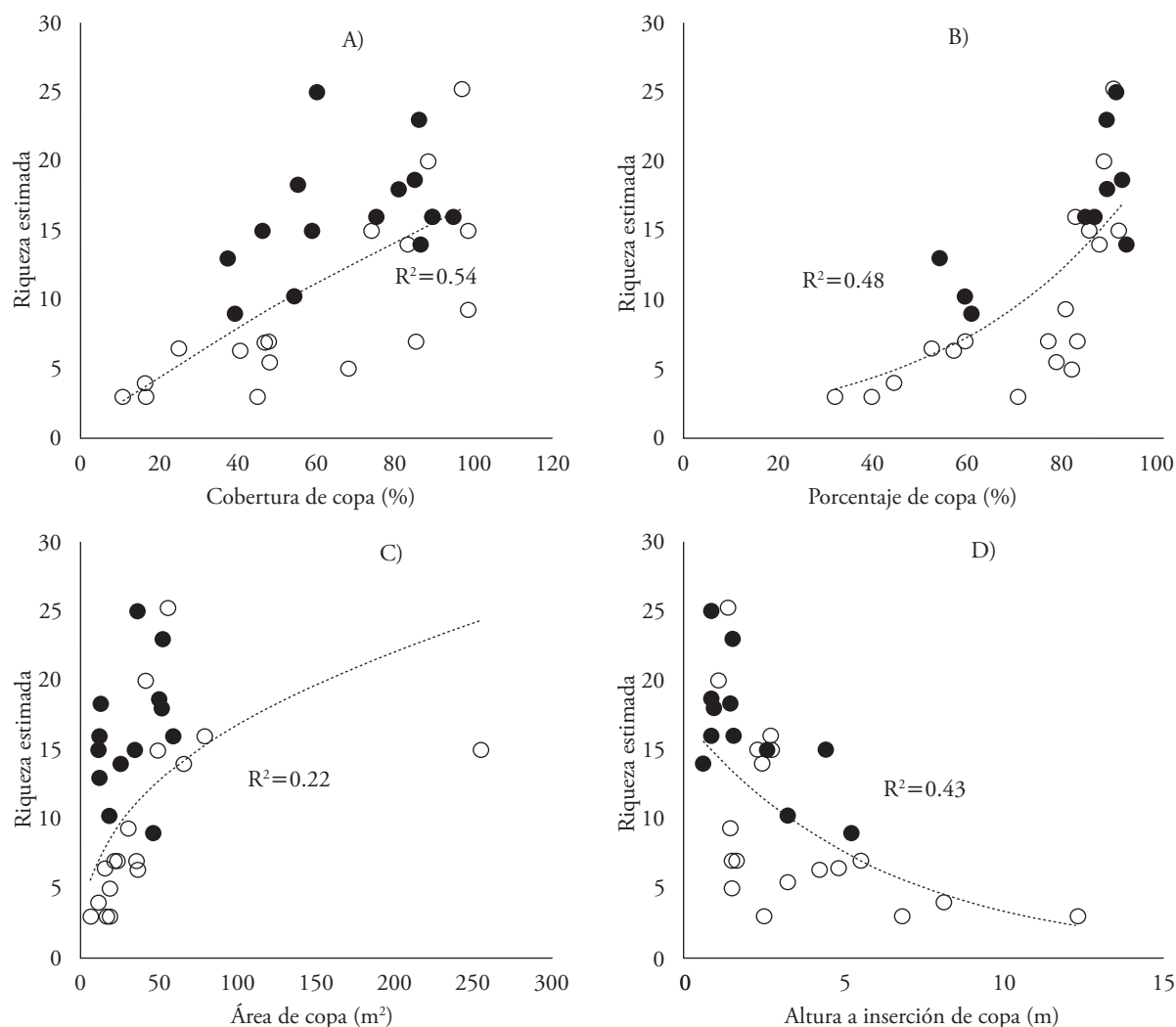


Figura 6. Variables de copa del árbol núcleo que muestran correlación con la riqueza estimada (Chao 1) de especies establecidas. A) Relación con la cobertura de copa, B) porcentaje de copa, C) área de copa y D) altura a inserción de copa. Los círculos rellenos se refieren a las parcelas núcleo cercadas, los círculos vacíos representan las parcelas sin cercar.

Figure 6. Focal tree crown variables that show correlation with the estimated richness (Chao 1) of established species. A) Relationship with crown coverage, B) crown percentage, C) crown area and D) crown insertion height. Filled circles refer to the fenced focal plots; the empty circles represent the unfenced plots.

vestigación en INECOL; al Colegio de la Frontera Sur por el uso de las instalaciones, instrumentos y recursos económicos para el trabajo de campo. A los productores que facilitaron sus terrenos para llevar a cabo la investigación: Alfonso Juárez Pérez, Marcos Juárez Pérez, Ambrosio Juárez Pérez y Edgardo Juárez García, nuestro reconocimiento especial. Al Dr. Klaus V. Mehlreter del INECOL por sus valiosos comentarios y sugerencias.

LITERATURA CITADA

- Arias, D. 2005. Morfometría del árbol en plantaciones forestales tropicales. *Kurú Rev. For.* 2:1–13.
- Barragán-Hernández, W. A., L. Mahecha-Ledesma, y Y. S. Cajas-Girón. 2015. Variables fisiológicas-metabólicas de estrés calórico en vacas bajo silvopastoreo y pradera sin árboles. *Agron. Mesoam.* 26: 211–223.

- Belsky, A. J., S. M. Mwonga, R. G. Amundson, J. M. Duxbury, and A. R. Ali 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high- and low-rainfall savannas. *J. Appl. Ecol.* 30: 143–155.
- Carrière, S. M., M. André, P. Letourmy, I. Olivier, and D. B. McKey. 2002a. Seed rain beneath remnant trees in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 18: 353–374.
- Carrière, S. M., P. Letourmy, and D. B. McKey. 2002b. Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in Southern Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 18: 375–396.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18:117–143.
- Clarke, K. R., and R. N. Gorley. 2005. PRIMER V6: user manual-tutorial. PRIMER-E, Plymouth UK. 192 p.
- Cottee-Jones, H. E. W., O. Bajpai, L. B. Chaudhary, and R. J. Whittaker. 2015. Isolated ficus trees deliver dual conservation and development benefits in a rural landscape. *Ambio* 44:678–684.
- Cottee-Jones, H. E. W., O. Bajpai, L. B. Chaudhary, and R. J. Whittaker. 2016. The importance of ficus (Moraceae) trees for tropical forest restoration. *Biotropica* 0:1–7.
- Derroire, G., R. Coe, and J. R. Healey. 2016. Isolated trees as nuclei of regeneration in tropical pastures: testing the importance of niche-based and landscape factors. *J. Veg. Sci.* 27:679–691.
- De Souza O., L. K., R. Quaresma M., T. Pereira G., e A. Araújo de Castro. 2010. Regeneração natural abaixo da copa de árvores dispersas em pastagens no P. A. Belo Horizonte I, São Domingos Do Araguaia-PA. *Agroecossistemas* 2: 22–31.
- Duarte, L. S., G. S. Hofmann, M. M. G. Dos Santos, S. M. Hartz, and V. D. Pillar. 2010. Testing for the influence of niche and neutral factors on sapling community assembly beneath isolated woody plants in grasslands. *J. Veg. Sci.* 21: 462–471.
- Duke, J. A. 1965. Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 52: 314–350.
- Elmqvist, T., M. Wall, A. L. Berggren, L. Blix, A. Fritioff, and U. Rinman. 2001. Tropical forest reorganization after cyclone and fire disturbance in Samoa: Remnant trees as biological legacies. *Conserv. Ecol.* 5:10.
- Esquivel, M. J., C. A. Harvey, B. Finegan, F. Casanoves, and C. Skarpe. 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *J. Appl. Ecol.* 45:371–380.
- Esquivel-Mimenza, H., M. Ibrahim, C. A. Harvey, T. Benjamin, and F. L. Sinclair. 2011. Dispersed trees in pasturelands of cattle farms in a tropical dry ecosystem. *Trop. Subtrop. Agroecosyst.* 14:933–941.
- Fahrig, L., J. Baudry, L. Brotons, F. G. Burel, T. O. Crist, R. J. Fuller, C. Sirami, G. M. Siriwardena, and J. L. Martin. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14: 101–112.
- Galindo-González, J., S. Guevara, and V. J. Sosa. 2000. Bat-and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conserv. Biol.* 14: 1693–1703.
- García-Orth, X., and M. Martínez-Ramos. 2011. Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) saplings in tropical pastures. *Restor. Ecol.* 19: 24–34.
- Griscom, H. P., B. W. Griscom, and M. S. Ashton. 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: Effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restor. Ecol.* 17: 117–126.
- Guevara, S., and J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107: 319–338.
- Guevara, S., and J. Laborde. 2012. The Mesoamerican rain forest environmental history. *Livestock and landscape biodiversity at los Tuxtlas, México. Pastos.* 42: 219–248.
- 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.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, and J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *J. Veg. Sci.* 3: 655–664.
- 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.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper, and P. D. Ryan. 2009. PAST-PAlaeontological STatistics. 92 p.
- Harvey, C. A., C. Villanueva, H. Esquivel, R. Gómez, M. Ibrahim, M. Lopez, J. Martinez, D. Muñoz, C. Restrepo, J. C. Saénz, J. Villacís, and F. L. Sinclair. 2011. Conservation value of dispersed tree cover threatened by pasture management. *For. Ecol. Manage.* 261: 1664–1674.
- Hoffmann, W. A., and H. Poorter. 2002. Avoiding bias in calculations of relative growth rate. *Ann. Bot.* 90: 37–42.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2017. Mapa digital de México. <http://gaia.inegi.org.mx/>. (Consulta: enero 2017).
- Jose, S. 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits : an overview. *Agroforest. Syst.* 76: 1–10.
- Jiménez-Pérez, J., J. Yerena-Yamalle, E. Alanís-Rodríguez, O. A. Aguirre-Calderón, and R. Martínez-Barrón. 2018. Effect of cattle and wildlife exclusion areas on the survival and growth of *Pinus culminicola* Andresen & Beaman. *Ecosist. Recur. Agropec.* 5: 157–163.
- Juárez-García, A., y J. Saragos-Méndez. 2015. Estructura diamétrica de árboles en potreros de la región del bajo Mixe del estado de Oaxaca. *Teoría y Praxis* 18: 131–151.
- Lemmon, P. E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *For. Sci.* 2: 314–320.
- Ley-López, J. M., G. Avalos, and E. Chacón-Madrigal. 2016. Seedling growth and survival of five tree species in secondary forests and adjacent pastures in the montane rain forests of southern Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 64: 1565–1583.
- Loik, M. E., and K. D. Holl. 1999. Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica. *Restor. Ecol.* 7: 382–391.
- Martínez-Encino, C., G. Villanueva-López, y F. Casanova-Lugo. 2013. Densidad y composición de árboles dispersos en potreros en la sierra de Tabasco, México. *Agrociencia* 47: 483–496.
- Martínez-Garza, C., y H. F. Howe. 2010. Características foliares y tasas vitales de árboles sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 86:1–10.
- Mesquita, R. C. G., K. Ickes, G. Ganade, and G. B. Williamson. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *J. Ecol.* 89: 528–537.

- Pennington, T. D., y J. Sarukhan. 2005. Árboles Tropicales de México: Manual para la Identificación en Campo de las Principales Especies. 3ra ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México D. F. 511 p.
- Piotto, D. 2007. Growth of native tree species planted in open pasture, young secondary forest and mature forest in humid tropical Costa Rica. *J. Trop. For. Sci.* 19: 92–102.
- Poorter, L. 2007. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *Am. Nat.* 169: 433–442.
- Posada, J. M., T. M. Aide, and J. Cavelier. 2000. Cattle and weedy shrubs as restoration tools of tropical montane rainforest. *Restor. Ecol.* 8: 370–379.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ragusa-Netto, J. and A. A. Santos. 2015. Seed rain generated by bats under Cerrado's pasture remnant trees in a Neotropical savanna. *Braz. J. Biol.* 75(4,s1): S25–S34.
- 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.
- Slocum, M. G. 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82: 2547–2559.
- Toh, I., M. Gillespie, and D. Lamb. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restor. Ecol.* 7: 288–297.
- Toledo, M., M. Cruz, W. Pariona, y B. Mostacedo. 2005. Plántulas de 60 especies forestales de Bolivia, Guía ilustrada. IBIF, WWF, CIFOR, Santa Cruz, Bolivia. 72 p.
- Vergne de C., D., H. Almeida S., C. C. Campos F., N. Martins S., and F. Ramos N. 2016. Isolated trees with high crown coverage and densities increase pasture seed rain. *Acta Bot. Bras.* 30: 486–494.
- Vieira G., I. C., C. Uhl, and D. Nepstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a "succession facilitator" in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115: 91–99.
- Vieira M., D. C., and S. Gandolfi. 2006. Chuva de sementes e regeneração natural sob três espécies arbóreas em uma floresta em processo de restauração. *Rev. Bras. Bot.* 29: 541–554.
- Villanueva-Partida, C., F. Casanova-Lugo, G. Villanueva-López, N. González-Valdivia, I. Oros-Ortega, and V. Díaz-Echeverría. 2016. Influence of the density of scattered trees in pastures on the structure and species composition of tree and grass cover in southern Tabasco, Mexico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 232: 1–8.
- Vivar B., S. I., and R. L. Chazdon. 2005. Light-dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rican second-growth rain forests. *J. Trop. Ecol.* 21: 383–395.
- Yarranton, G. A., and R. G. Morrison. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *J. Ecol.* 62: 417–428.
- Zahawi, R. A., and C. K. Augspurger. 2006. Tropical forest restoration: Tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecol. Appl.* 16: 464–478.

