



# 7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios  
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia  
Cáceres, Extremadura

---

---

7CFE01-300

---

---

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales  
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017  
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

## Restauración de bosques costeros en KwaZulu-Natal, Sudáfrica

ROLO ROMERO, V<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Instituto para la Investigación de la Dehesa, Universidad de Extremadura, 10600 Plasencia

<sup>2</sup> Conservation Ecology Research Unit, University of Pretoria, Pretoria, South Africa.

### Resumen

La plantación o siembra de especies pioneras es una práctica común para restaurar bosques tropicales degradados. Sin embargo, ésta práctica ha sido cuestionada por su ineficacia. El objetivo del presente trabajo es evaluar las consecuencias de la siembra de una especie pionera, *Acacia karroo*, en la restauración de bosques de dunas del este de Sudáfrica. Se midió la composición de especies, los huecos en el dosel y la diversidad funcional en tres bosques rehabilitados de distintas edades, donde se sembró *Acacia*, y un bosque de referencia sin perturbar en 2010 y 2015. Los resultados mostraron que el número de individuos de *Acacia* disminuyó con la edad. Las zonas con mayor mortalidad de *Acacia* mostraron una mayor presencia de huecos en el dosel. La diversidad funcional fue mayor en el bosque de referencia que en los rehabilitados que no mostraron diferencias entre ellos, a pesar del aumento del número de especies con la edad. Estos resultados sugieren que el cambio brusco en las condiciones abióticas tras la muerte de *Acacia* desvía la trayectoria de regeneración hacia el bosque de referencia. El manejo de estas plantaciones para limitar la formación de huecos en dosel podría facilitar la recuperación de bosques tropicales degradados.

### Palabras clave

Diversidad funcional, bosques costeros subtropicales, fotografía hemisférica, restauración forestal, rasgos funcionales.

### 1. Introducción

La plantación o siembra de especies pioneras es una práctica común para restaurar bosques degradados en zonas tropicales o subtropicales (CHAZDON, 2008; CUSACK & MONTAGNINI, 2004; LAMB et al 2005). Esta práctica imita el proceso de reemplazo que se observa tras una perturbación en bosques naturales donde las especies pioneras son reemplazadas por especies tardías en la sucesión (CHAZDON, 2011; DENT et al 2013; LEBRIJA-TREJOS et al 2010a). Sin embargo, varios autores han mostrado la escasa eficacia de ésta práctica (BOYES et al 2011; MCNAMARA et al 2006; PODADERA et al 2015; VLEUT et al 2013), lo que cuestiona el papel facilitador atribuido a las especies pioneras, que más bien podrían tolerar o incluso inhibir la colonización de otras especies (CONNELL & SLATYER, 1977).

Las especies pioneras se caracterizan por tener altas tasas de crecimiento, pero también de mortalidad (RUSSO et al 2008; WRIGHT et al 2010). Un crecimiento rápido refuerza la noción de facilitadora de éstas especies, porque permitiría la creación rápida de un dosel que promovería el establecimiento de especies adaptadas a la sombra (i.e. tardías en la sucesión) e inhibiría su propio reemplazo (DENT et al 2013; LEBRIJA-TREJOS et al 2010a). Por otro lado, una mortalidad alta puede inhibir el establecimiento de especies adaptadas a la sombra (VLEUT et al 2013). Por ejemplo, la muerte simultánea de individuos adultos puede abrir huecos en el dosel que podría propiciar su regeneración e inhibir el establecimiento de especies adaptadas a la sombra (BAZZAZ, 1979; WHITMORE, 1989). Así, la siembra de especies pioneras puede crear poblaciones monoespecíficas de alta densidad donde los procesos de competencia y mortalidad pueden dominar la dinámica de regeneración de los bosques degradados. Un mayor conocimiento de los mecanismos por los que la muerte de especies pioneras afecta a la dinámica de regeneración de bosques degradados podría mejorar el manejo de los bosques rehabilitados e incrementar sus probabilidades de éxito.

Se ha mostrado que el estudio de la estructura funcional de una comunidad puede ayudar a comprender los procesos que guían el reemplazo de especies en bosques degradados (MEINERS et al 2015). En teoría, la estructura funcional de un bosque que se regenera debería progresar desde un espacio funcional reducido, debido a que sólo especies pioneras estarían presentes, hacia un espacio funcional amplio, característico de bosques naturales (LOHBECK et al 2014). Estos cambios en la estructura funcional van acompañados de cambios en las condiciones abióticas del sistema, desde condiciones donde sólo un grupo reducido de especies puede establecerse hacia condiciones más propicias para un grupo amplio de especies (LEBRIJA-TREJOS et al 2010b). En este sentido, si la muerte simultánea de especies pioneras provocara un cambio brusco en las condiciones abióticas del sistema, la dinámica de regeneración se podría desviar de la esperada. Así se favorecería el establecimiento de especies que estarían adaptadas a las nuevas condiciones abióticas en vez de a las esperadas.

## 2. Objetivos

El objetivo del presente trabajo es valorar papel de la especie pionera *Acacia karroo* en la dinámica de regeneración de bosques de dunas rehabilitados en KwaZulu-Natal, Sudáfrica. Para ello, se combinaron medidas de la estructura funcional de las comunidades rehabilitadas con valores de apertura de copa para discernir los mecanismos por los que esta especie podría afectar a la dinámica de regeneración. En particular, se plantea la hipótesis que la muerte prematura de individuos de *Acacia* puede abrir huecos en el dosel que, al cambiar las condiciones abióticas, provoquen la homogeneización en la estructura funcional de las comunidades regeneradas en comparación con un bosque de referencia.

## 3. Metodología

El presente estudio se llevó a cabo en una serie de bosques costeros rehabilitados y un bosque de referencia (Sokhulu, 28°27'S, 32° 25'E), en buen estado de conservación desde al menos 1937 (WASSENAAR et al 2005), situados en KwaZulu-Natal, Sudáfrica. Los bosques costeros de esta región forman parte del Cinturón de Bosques Costeros del Océano Índico del Sur de África (MUCINA & RUTHERFORD, 2006). Esta formación cubre una banda de aproximadamente 35 km de ancho a lo largo de 800 km de costa de Sudáfrica y es el representante más meridional de los bosques costeros del Este de África que se extienden hasta el Sur de Somalia. La zona de estudio forma parte del punto caliente de biodiversidad Maputaland-Pondoland-Albany, donde se han descrito más de 600 especies de árboles. En los últimos años se estima que un 82 % de bosques costeros han desaparecido debido a la intensificación agrícola, forestal y minera (OLIVIER et al 2013). El clima de la zona es subtropical con una precipitación anual media de  $1336 \pm 117$  mm (1976-2015).

El proceso de extracción del mineral de las dunas comenzó en 1976 (van AARDE et al 1996) y continúa en la actualidad. A medida que se finaliza una sección, las dunas se reconstruyen y se cubren con suelo mineral recogido antes del proceso de extracción. A continuación se siembran con una mezcla de semillas de herbáceas y de *Acacia karroo*. Como resultado la zona de estudio está formada por un número de bosques de distintas edades que se regeneran de forma pasiva en respuesta a las medidas de rehabilitación (van AARDE et al 1996). *Acacia karroo* es una especie pionera que ocurre de forma natural en la zona de estudio (BOYES et al 2011).

Se muestrearon tres sitios representativos de distintas edades (joven, intermedio, viejo) y un sitio en la zona de referencia en 2010. En cada sitio se localizaron 15 parcelas de 16 x 16 m, donde se identificó a nivel de especie y se midió el diámetro a la altura del pecho (DBH) a todos los individuos mayores a 1 cm de DBH. Estas parcelas se volvieron a muestrear en 2015 siguiendo el mismo protocolo. Además, se tomaron cinco fotografías hemisféricas (en el centro y extremos de la parcela) para medir la apertura de copa (sensu JENNINGS et al 1999) en 2015. Las fotografías se tomaron a una altura de un metro con un objetivo de ojo de pez en una cámara Canon 6D (Canon Inc.

Tokyo, Japan), siguiendo el protocolo de PFEIFER et al (2012). La apertura del dosel (%) se midió en cada fotografía con el programa Gap Light Analyzer (FRAZER et al 1999) y se calculó el promedio por parcela.

En cada parcela se midieron cuatro rasgos funcionales (área foliar específica, densidad de la madera, composición de  $^{13}\text{C}$  y altura máxima (TH, m)), en un individuo por especie elegido al azar. Estos rasgos funcionales fueron medidos porque son adecuados para caracterizar las distintas estrategias funcionales entre especies y estructuras funcionales entre comunidades (LOHBECK et al 2014; WESTOBY et al 2002; WRIGHT et al 2010). El área foliar específica (SLA,  $\text{cm}^2/\text{g}$ ), calculada como el ratio entre área foliar en fresco dividido entre el peso seco, está relacionada con la capacidad para crecer, tomar y usar nutrientes y responder a gradientes abióticos (e.g. WRIGHT et al 2004). Valores bajos de SLA indican una tasa de crecimiento relativo baja y una estrategia conservadora (WESTOBY et al 2002). La composición de  $^{13}\text{C}$  (medida en notación  $\delta$  y en tanto por mil) se midió en un espectrómetro de masas para isótopos estables (Thermoquest EA 1110).  $\delta^{13}\text{C}$  describe la composición de  $^{13}\text{C}$  con respecto a  $^{12}\text{C}$  y se ha relacionado con cambios en la disponibilidad de luz (LETTS et al 2012) y con la eficiencia del uso del agua, que aumenta con la demanda evaporativa (DAWSON et al 2002). La densidad de la madera (WD,  $\text{g}/\text{cc}$ ), se midió mediante el método de desplazamiento del agua en testigos de madera extraídos con una barrena de 5.15 mm de diámetro (Haglöf, Suecia). Valores altos de WD son indicativos de un crecimiento lento con alta probabilidad de supervivencia a perturbaciones (WRIGHT et al 2010). Los valores de altura máxima (TH, m) se obtuvieron de la bibliografía (GERMISHUIZEN et al., 2003). Valores altos de TH son indicativos de ventajas competitivas debido a un mejor acceso a la luz (WESTOBY et al 2002). Todos los rasgos funcionales fueron medidos siguiendo protocolos establecidos (CORNELISSEN et al 2003).

En las dunas rehabilitadas se han llevado a cabo medidas de larga duración de la densidad de individuos de *Acacia* desde 1999 hasta 2015. La densidad de *Acacia* se ha medido durante cinco muestreos sucesivos: 1999, 2001, 2005, 2010 y 2015 en un máximo de ocho sitios de distintas edades. El número de sitios muestreados ha ido aumentando, desde cuatro en 1999 hasta ocho en 2015, a medida que se concluía la actividad minera en una nueva sección. El protocolo para medir la densidad de *Acacia* fue similar al explicado anteriormente. En cada sitio y año se distribuyeron al azar parcelas de 16 x 16 m de lado, donde se contaron todos los individuos de *Acacia* mayores a 1.7 m de alto.

La dinámica temporal de la densidad de *Acacia* se caracterizó mediante modelos no lineales, con el tiempo desde la rehabilitación como variable independiente. Se usaron modelos no lineales porque durante la exploración gráfica se observó que la dinámica temporal de la densidad de *Acacia* seguía una tendencia no lineal. Se eligió el modelo que mejor se ajustaba a los datos en base al coeficiente de determinación. Para comprobar si la muerte de individuos de *Acacia* estaba relacionada con un mayor número de huecos en el dosel, se relacionó mediante un modelo mixto la apertura de copa con la diferencia en área basal de *Acacia* entre 2010 y 2015 ( $\Delta\text{BA m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ). Un valor negativo de  $\Delta\text{BA}$  es indicativo de mortalidad, mientras que valores positivos indican reclutamiento o crecimiento. En el modelo se incluyó el sitio como factor aleatorio y el área basal del resto de especies en 2015 como covariable. Debido a que la apertura de copa sólo se midió en 2015, se utilizó un ANOVA con la apertura de copa con variable dependiente y sitio como variable independiente para probar si la estructura de copa fue diferente entre sitios.

Para caracterizar las diferencias en estructura funcional entre sitios (joven, intermedio, viejo y referencia), se calculó la dispersión funcional (FD; LALIBERTÉ & LEGENDRE, 2010) en cada parcela. Esta variable es una medida del tamaño del espacio funcional de una comunidad, valores bajos son indicativos de un espacio funcional reducido mientras que valores altos indican un espacio funcional amplio. Se utilizó un modelo mixto incluyendo año como factor aleatorio, sitio como variable independiente y FD como variable dependiente. La riqueza de especies por parcela se analizó de forma similar, pero utilizando una distribución de Poisson. Así, se utilizó un modelo mixto

generalizado, incluyendo año como factor aleatorio, sitio como variable independiente y riqueza de especies como variable dependiente.

La relación entre rasgos funcionales, sitio y apertura de copa se analizó mediante un análisis R-L-Q (DRAY & LEGENDRE, 2008). Este método analiza la relación entre los rasgos funcionales de las distintas especies y variables ambientales, uniendo tres matrices de datos: la abundancia de especies en cada parcela, las características ambientales (edad y apertura de copa) y los rasgos funcionales de cada especie. Para evaluar la significación de la relación entre matrices, se utilizó un modelo 2 y 999 permutaciones. Éste análisis se realizó por separado para 2010 y 2015. Todos los análisis se hicieron en la plataforma estadística R (R CORE TEAM, 2016).

#### 4. Resultados

La dinámica temporal de la densidad de *Acacia* se ajustó a un modelo de decaimiento exponencial (Figura 1). La densidad de *Acacia* disminuyó a un ritmo de  $0.01 \text{ año}^{-1}$ . A edades tempranas, la densidad de *Acacia* alcanzó valores cercanos a los 6000 individuos  $\text{ha}^{-1}$  decayendo hasta alcanzar un valor aproximado de 150 individuos  $\text{ha}^{-1}$  tras 40 años desde la rehabilitación.

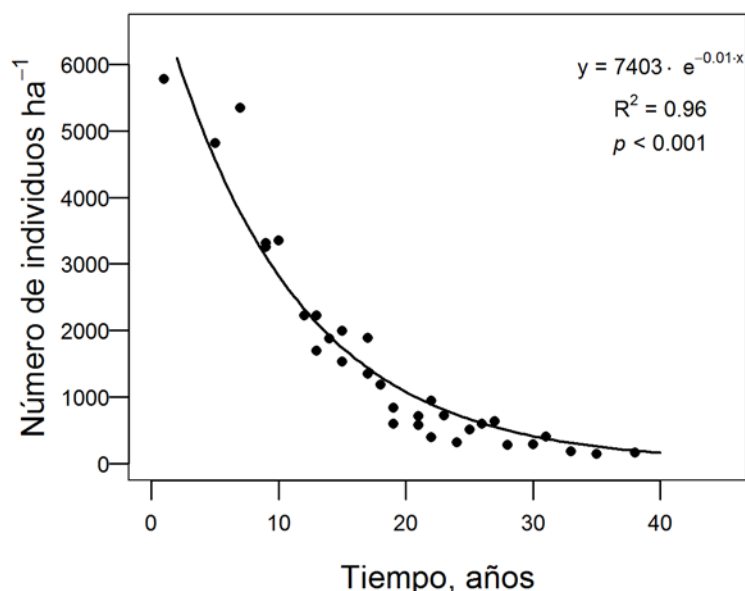


Figura1. Relación entre densidad de individuos de *A. karroo* y tiempo de regeneración.

El cambio en área basal de *Acacia* entre 2010 y 2015 se relacionó de forma negativa con la apertura de copa (Figura 2). Las parcelas con mayor decaimiento de área basal de *Acacia* entre 2010 y 2015 mostraron una mayor apertura de copa en 2015. La apertura de copa fue significativamente menor en el sitio de referencia que en los sitios rehabilitados, que no mostraron diferencias entre ellos ( $27.6 \pm 2.6ab$ ,  $33.3 \pm 1.9b$ ,  $30.1 \pm 4.1b$ ,  $19.9 \pm 2.2a$  % apertura de copa  $\pm$  S.E, para joven, intermedio, viejo y de referencia, respectivamente). Este resultado sugiere que la apertura de huecos de copa en el dosel podría ocurrir en cualquier de los sitios rehabilitados. Sin embargo, el coeficiente de variación de la apertura de copa por parcela fue significativamente mayor en el sitio rehabilitado de mayor edad que en el resto ( $0.24 \pm 0.03a$ ,  $0.21 \pm 0.03a$ ,  $0.45 \pm 0.05b$ ,  $0.32 \pm 0.03a$  CV de la apertura de copa  $\pm$  S.E, para joven, intermedio, viejo y de referencia, respectivamente). Sugiriendo que las parcelas del sitio rehabilitado de mayor edad mostraron un ambiente más heterogéneo, con zonas en el dosel con grandes huecos y zonas cerradas, que el resto de sitios.

El sitio de referencia mostró mayor número de especies por parcela y mayores valores de FD tanto en 2010 como en 2015 (Figure 3). En los sitios rehabilitados en número de especies aumentó,

de manera general, con la edad entre muestreos y entre sitios. Es decir, el sitio de mayor edad mostró un mayor número de especies que el sitio joven y tendieron a aumentar el número de especies entre 2010 y 2015, con la excepción del sitio intermedio que no mostró cambio. Sin embargo, a pesar de tener un mayor número de especies el sitio rehabilitado de mayor edad, no hubo diferencias significativas en FD entre sitios rehabilitados.

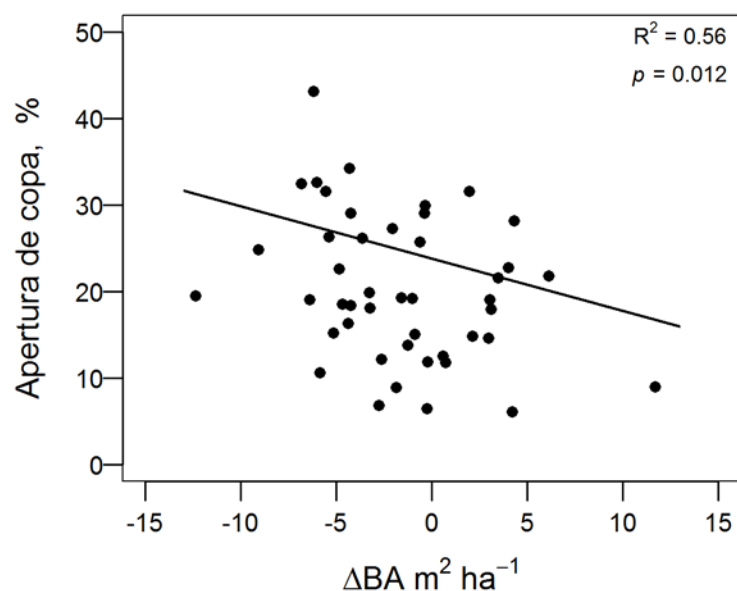


Figura 2. Relación entre cambio en el área basal de *A. karroo* entre 2010 y 2015 ( $\Delta BA \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) y porcentaje de apertura de copa.

La apertura de copa se relacionó de forma negativa con SLA y WD (Tabla 1). Es decir, las comunidades de parcelas con mayor apertura de copa, y por tanto las que reciben mayor radiación a través del dosel, estaban formadas por especies con un valor bajo de densidad de la madera y menor tamaño de hojas. La relación entre rasgos funcionales y sitios fue idiosincrática, indicando un reemplazo en las funciones a medida que el bosque envejece. Las comunidades del sitio de referencia se caracterizaron por tener una menor altura máxima y mayor SLA. El sitio rehabilitado de menor edad mostró una relación positiva con la densidad de la madera y la altura. Estas relaciones desaparecieron en el resto de sitios, mostrando las comunidades intermedias una relación positiva con  $\delta^{13}\text{C}$  y negativa con WD, y el sitio de mayor edad una relación negativa con SLA.

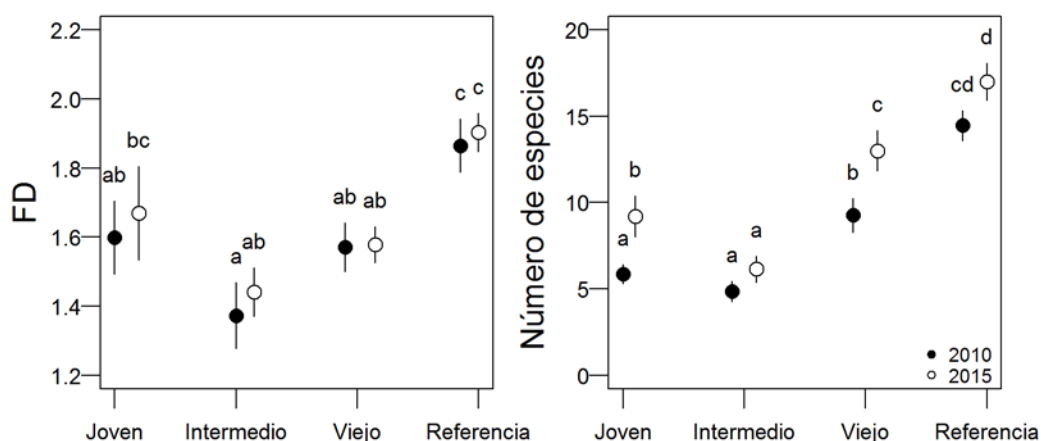


Figura 3. Diversidad Funcional y riqueza de especies por parcela en bosques rehabilitados de distinta edades y un bosque de referencia.

## 5. Discusión

Un objetivo común en la mayoría de iniciativas de restauración de bosques degradados es conseguir formaciones sostenibles en el tiempo con una composición de especies, propiedades estructurales y funcionales similares a un sistema de referencia. En el Trópico, es común el uso de especies pioneras para acelerar el establecimiento de especies tardías de la sucesión, adaptadas a la sombra, típicas de los bosques sin perturbar. Esta práctica se basa en la capacidad de las especies pioneras para formar un dosel en poco tiempo, que al disminuir los niveles de radiación facilitaría la presencia de especies adaptadas a la sombra. Sin embargo, nuestros resultados muestran que, a pesar del aumento en el número de especies con el tiempo en los bosques rehabilitados, su estructura funcional no progresa en la misma dirección, alejándose de los valores del bosque de referencia. Este resultado sugiere que las especies que colonizan las zonas rehabilitadas son funcionalmente distintas que las del sitio de referencia. A largo plazo, esta dinámica podría agravarse, derivando en un sistema totalmente distinto al esperado. Estos resultados cuestionan la eficacia del uso de especies pioneras como única herramienta para rehabilitar bosques subtropicales de forma pasiva.

*Tabla 1. Relación entre rasgos funcionales, abundancia de especies y variables ambientales (RLQ análisis). Las celdas sombreadas en negro indican una relación positiva entre el rasgo funcional y la variable ambiental. Las celdas grises indican una relación negativa.*

Año	Rasgo Funcional	Edad			Referencia	Apertura de copa
		Joven	Intermedio	Viejo		
2015	SLA					
	WD					
	$\delta^{13}\text{C}$					
	TH					
2010	SLA					
	WD					
	$\delta^{13}\text{C}$					
	TH					

Al sembrar especies pioneras, el uso de un número excesivo de semillas puede resultar en sistemas con una alta densidad de individuos, donde dominarían los procesos de denso-dependencia (LAMB & GILMOUR, 2003). Nuestros resultados se ajustan en parte a ésta dinámica. Así se observó una alta densidad de individuos a edades tempranas con un rápido decaimiento en poco tiempo. Este resultado sugiere que existe un dominio de los procesos de mortalidad natural debido, probablemente, a la alta competencia por los recursos. El dominio de estos procesos a edades tempranas de regeneración plantea varias cuestiones. Desde el punto de vista ecosistémico, los procesos de auto-aclareo reducen el potencial de estos sistemas para almacenar carbono a largo plazo (DWYER et al 2010). A nivel de parcela, tienen efectos negativos a largo plazo sobre las nuevas especies que se establecen (LAMB & GILMOUR, 2003). A nivel de individuo, los individuos dominantes suelen ser aquellos con mayores tasas de crecimiento. A largo plazo, un crecimiento rápido aumenta la susceptibilidad a perturbaciones. El coste de crecer rápido es morir pronto (ROSE et al., 2009). Por tanto, los procesos de auto-aclareo no sólo promueven la muerte de individuos sub-dominantes, sino que también la de aquellos que dominan el dosel. La relación negativa que se observó entre cambio de área basal de *Acacia* y la apertura de copa apoya ésta idea. Sugiriendo que la muerte de individuos de *Acacia* promueve que los bosques rehabilitados sean sistemas susceptibles a las perturbaciones y con cambios dinámicos de las condiciones abióticas en cortos periodos de tiempo.

Altas tasas de perturbaciones promueve la desaparición de especies con rasgos funcionales poco adaptadas a las nuevas condiciones y permite la colonización de aquellas mejor adaptadas (MOUILLLOT et al 2013). Este proceso de filtrado de las especies son comunes en sistemas que se desarrollan tras una perturbación, pero a edades tempranas. La teoría ecológica sugiere que a un proceso de filtrado donde se observa un espacio funcional reducido, le sigue un aumento en el espacio funcional debido a la colonización progresiva de distintas especies (LOHBECK et al 2014). Sin embargo, nuestros resultados mostraron todo lo contrario, sin cambios en el espacio funcional entre sitios rehabilitados y significativamente menores que los del sitio de referencia. Éstos sugieren que la muerte de individuos de *Acacia* promueve un cambio en las condiciones abióticas que homogeniza el tipo de especies que son capaces de establecerse en los sistemas rehabilitados.

La relación negativa entre apertura de copa y SLA y WD apoya la idea que la presencia de huecos en el dosel promueve la presencia de distintos tipos de especies entre los sitios rehabilitados y el sitio de referencia. Así las parcelas con un alto porcentaje de huecos en el dosel estarían dominadas por especies con altas tasas de crecimiento. Bajos valores de WD se asocian con un menor coste de construcción de la madera y por tanto de una alta tasa de crecimiento (WRIGHT et al., 2010). Además, los valores bajos de SLA pueden representar una aclimatación fenotípica a altos niveles de luz (POORTER, 2001). Sin embargo, el sitio de referencia mostró mayores valores de SLA y menor TH, indicativo de comunidades donde el mayor número de especies se concentra en el monte bajo, donde la disponibilidad de luz es limitada. Los bosques tropicales se caracterizan por altas tasas de recambio de especies tanto en el tiempo como en el espacio. En parte, son estos procesos son los que mantienen una alta diversidad en este tipo de bosques. La diferencia en tipos funcionales entre los sitios rehabilitados apoya esta idea. Sin embargo, la presencia de mecanismos de homogeneización a edades tardías de regeneración representa un riesgo que amenaza la dinámica de regeneración de los bosques rehabilitados hacia el sistema de referencia.

## 6. Conclusiones

La siembra de especies pioneras es una técnica de restauración que necesita ser revisada como paradigma para recuperar bosques subtropicales. Especialmente si el proceso de restauración implica el abandono de estos bosques después de la siembra. Nuestros resultados muestran que la especie pionera *Acacia karroo* muere a edades tempranas abriendo huecos en la copa que alteran las condiciones abióticas del sistema, permitiendo la colonización de especies funcionalmente distintas a las del bosque de referencia. Este resultado sugiere que esta técnica de restauración tiene que estar acompañada por otras actuaciones silvícolas que minimicen la formación de huecos en el dosel. Ajustar el número de semillas o entresacar individuos podrían promover densidades de *Acacia* sostenibles a largo plazo. En resumen, los procesos de manejo adaptativo podría favorecer la restauración de estos bosques degradados.

## 7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por la Fundación Nacional de Investigación del gobierno de Sudáfrica y por Richards Bay Minerals. El autor agradece el apoyo de la Unidad de Investigación de Ecología de Conservación de la Universidad de Pretoria.

## 8. Bibliografía

BAZZAZ, F; 1979. The physiological ecology of plant succession. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10. 351-371.



BOYES, L.J.; GUNTON, R.M.; GRIFFITHS, M.E.; LAWES, M.J.; 2011. Causes of arrested succession in coastal dune forest. *Plant Ecol.* 212. 21–32.

CHAZDON, R.; 2011. Chance and determinism in tropical forest succession. En: Carson, W.; Schnitzer, S. (Eds.): *Tropical Forest Community Ecology*. 384-408. John Wiley & Sons. Sussex.

CHAZDON, R.L.; 2008. Beyond Deforestation: Restoring Forests and Ecosystem Services on Degraded Lands. *Science*. 320. 1458–1460.

CONNELL, J.H.; SLATYER, R.O.; 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111. 1119–1144.

CORNELISSEN, J.; CERABOLINI, B.; CASTRO-DÍEZ, P.; VILLAR-SALVADOR, P.; MONTSERRAT-MARTÍ, G.; PUYRAVAUD, J.; MAESTRO, M.; WERGER, M.; AERTS, R.; 2003. Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *J. Veg. Sci.* 14. 311–322.

CUSACK, D., MONTAGNINI, F., 2004. The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *For. Ecol. Manag.* 188. 1–15.

DAWSON, T.E.; MAMBELLI, S.; PLAMBOECK, A.H.; TEMPLER, P.H.; TU, K.P.; 2002. Stable Isotopes in Plant Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33. 507–559.

DENT, D.H.; DEWALT, S.J.; DENSLOW, J.S.; 2013. Secondary forests of central Panama increase in similarity to old-growth forest over time in shade tolerance but not species composition. *J. Veg. Sci.* 24. 530–542.

DRAY, S.; LEGENDRE, P.; 2008. Testing the species traits–environment relationships: The fourth-corner problem revisited. *Ecology*. 89. 3400–3412.

DWYER, J.M.; FENSHAM, R.; BUCKLEY, Y.M.; 2010. Restoration thinning accelerates structural development and carbon sequestration in an endangered Australian ecosystem. *J. Appl. Ecol.* 47. 681–691.

FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D.; LERTZMAN, K.P.; 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.

GERMISHUIZEN, G.; MEYER, N.; et al 2003. Plants of southern Africa: an annotated checklist. National Botanical Institute Pretoria.

JENNINGS, S.B.; BROWN, N.D.; SHEIL, D.; 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*. 72. 59–74.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. 91. 299–305.

LAMB, D.; ERSKINE, P.D.; PARROTTA, J.A.; 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*. 310. 1628–1632.

LAMB, D., GILMOUR, D.A., 2003. Rehabilitation and Restoration of Degraded Forests. UICN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

LEBRIJA-TREJOS, E., MEAVE, J.A., POORTER, L., PÉREZ-GARCÍA, E.A., BONGERS, F., 2010a. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 12. 267–275.

LEBRIJA-TREJOS, E.; PÉREZ-GARCÍA, E.A.; MEAVE, J.A.; BONGERS, F.; POORTER, L.; 2010b. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*. 91. 386–398.

LETTS, M.G.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; ROLO, V.; RAMBAL, S.; 2012. Long-term physiological and morphological acclimation by the evergreen shrub *Buxus sempervirens* L. to understory and canopy gap light intensities. *Trees-Struct. Funct.* 26. 479–491.

LOHBECK, M.; POORTER, L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; RODRIGUEZ-VELÁZQUEZ, J.; VAN BREUGEL, M.; BONGERS, F.; 2014. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Funct. Ecol.* 28. 1052–1058.

MCNAMARA, S.; TINH, D.V.; ERSKINE, P.D.; LAMB, D.; YATES, D.; BROWN, S.; 2006. Rehabilitating degraded forest land in central Vietnam with mixed native species plantings. *For. Ecol. Manag.* 233. 358–365.

MEINERS, S.J.; CADOTTE, M.W.; FRIDLEY, J.D.; PICKETT, S.T.A.; WALKER, L.R.; 2015. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. *Funct. Ecol.* 29. 154–164.

MOUILLOT, D.; GRAHAM, N.A.J.; VILLÉGER, S.; MASON, N.W.H.; BELLWOOD, D.R.; 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28. 167–177.

MUCINA, L.; RUTHERFORD, M.C.; 2006. The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland. *Strelitzia* 19. 807.

OLIVIER, P.I.; VAN AARDE, R.J.; LOMBARD, A.T.; 2013. The use of habitat suitability models and species–area relationships to predict extinction debts in coastal forests, South Africa. *Divers. Distrib.* 19, 1353–1365.

PFEIFER, M.; GONSAMO, A.; DISNEY, M.; PELLIKKA, P.; MARCHANT, R.; 2012. Leaf area index for biomes of the Eastern Arc Mountains: Landsat and SPOT observations along precipitation and altitude gradients. *Remote Sens. Environ.* 118, 103–115.

PODADERA, D.S.; ENGEL, V.L.; PARROTTA, J.A.; MACHADO, D.L.; SATO, L.M.; DURIGAN, G.; 2015. Influence of removal of a non-native tree species *Mimosa caesalpinifolia* Benth. on the

regenerating plant communities in a tropical semideciduous forest under restoration in Brazil. *Environ. Manage.* 56. 1148–1158.

POORTER, L.; 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Funct. Ecol.* 15. 113–123.

R CORE TEAM; 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

ROSE, K.E.; ATKINSON, R.L.; TURNBULL, L.A.; REES, M.; 2009. The costs and benefits of fast living. *Ecol. Lett.* 12. 1379–1384.

RUSSO, S.E.; BROWN, P.; TAN, S.; DAVIES, S.J.; 2008. Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. *J. Ecol.* 96. 192–203.

van AARDE, R.J.; FERREIRA, S.M.; KRITZINGER, J.J.; VAN DYK, P.J.; VOGT, M.; WASSENAAR, T.D.; 1996. An evaluation of habitat rehabilitation on coastal dune forests in northern KwaZulu-Natal, South Africa. *Restor. Ecol.* 4, 334–345.

VLEUT, I.; LEVY-TACHER, S.I.; DE BOER, W.F.; GALINDO-GONZÁLEZ, J.; RAMÍREZ-MARCIAL, N.; 2013. Can a fast-growing early-successional tree (*Ochroma pyramidale*, Malvaceae) accelerate forest succession? *J. Trop. Ecol.* 29. 173–180.

WASSENAAR, T.D.; VAN AARDE, R.J.; PIMM, S.L.; FERREIRA, S.M.; 2005. Community convergence in disturbed subtropical dune forest. *Ecology* 86, 655–666.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J.; 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33. 125–159.

WHITMORE, T.C., 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70. 536.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D.D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, T.; CORNELISSEN, J.H.; DIEMER, M.; et al; 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature.* 428. 821–827.

WRIGHT, S.J.; KITAJIMA, K.; KRAFT, N.J.B.; REICH, P.B.; WRIGHT, I.J.; BUNKER, D.E.; CONDIT, R.; DALLING, J.W.; DAVIES, S.J.; DÍAZ, S.; et al; 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology.* 91. 3664–3674.