

25  
205



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES  
ZARAGOZA

BANCO Y LLUVIA DE SEMILLAS EN LA SUCESION  
DE BOSQUES DE PINO-ENCINO DE LOS ALTOS DE  
CHIAPAS.

T E S I S  
PARA OBTENER EL TITULO DE:  
B I O L O G O  
PRESENTADA POR:  
NEPTALI RAMIREZ MARCIAL



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

MEXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 1989



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

# TESIS CON FALLA DE ORIGEN

# INDICE

	Pág.
INDICE DE CUADROS .....	i
INDICE DE FIGURAS .....	iii
RESUMEN .....	1
INTRODUCCION .....	3
ANTECEDENTES .....	5
1. Enfoques en el estudio de la sucesión ecológica .....	5
2. Patrones de la sucesión ecológica .....	7
2.1. Mecanismos de sucesión y regeneración .....	7
2.2. Causas que determinan la sucesión secundaria .....	8
3. Patrones de regeneración y potencial florístico .....	12
3.1. Banco de semillas .....	12
3.2. Lluvia de semillas .....	16
3.3. Regeneración vegetativa .....	19
OBJETIVOS .....	21
HIPOTESIS .....	21
MATERIALES Y METODOS .....	22
1. Area de estudio .....	22
2. Procedimientos .....	31
2.1. Muestreo del banco de semillas .....	32
2.2. Establecimiento de bancales de germinación y la evaluación de sus plántulas .....	34
2.3. Evaluación de la lluvia de semillas .....	37
2.4. Análisis de la información .....	39
RESULTADOS .....	40
1. BANCO DE SEMILLAS .....	40
1.1. Composición florística .....	40
1.2. Forma de vida de las especies germinadas .....	50
1.3. Distribución de las especies germinadas entre las condiciones sucesionales .....	53
1.4. Abundancia de semillas .....	57
1.5. Similitud de abundancia de especies entre comuni- dades .....	74
1.6. Patrones de abundancia de las especies más comunes .....	74
2. LLUVIA DE SEMILLAS .....	83
2.1. Composición florística .....	83
2.2. Abundancia de semillas .....	88
DISCUSION .....	95
1. Algunas consideraciones metodológicas sobre los bancales de germinación .....	95
2. Estructura del banco de semillas .....	96

3. Relación entre banco de semillas y la estructura de la vegetación .....	101
4. Banco de semillas y regeneración de especies .....	104
5. Abundancia de semillas en el banco y edad de la comunidad .....	106
6. Efecto de los bordes entre comunidades .....	106
7. Comportamiento de algunas especies individuales .....	107
8. Adaptaciones ecológicas para la regeneración de especies .....	109
CONCLUSIONES .....	113
LITERATURA CITADA .....	114
APENDICES .....	129
Apéndice 1 .....	130
Apéndice 2 .....	136

## INDICE DE CUADROS

Cuadro		pág.
1	Especies presentes en los bancales de germinación de las ocho comunidades sucesionales .....	41
2	Relación de familias, número de especies y el porcentaje relativo de las especies registradas en el banco de semillas .....	44
3	Frecuencia de las 20 especies comunes a los bancos de semilla en todas las comunidades sucesionales .....	55
4	Especies encontradas solamente en las muestras del Matorral Rozado .....	56
5	Especies encontradas solamente en muestras del Borde del Bosque Medianamente Maduro .....	56
6	Especies solamente presentes en el banco de las condiciones arboladas y/o Matorral Rozado .....	58
7	Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal - Wallis para la abundancia de semillas en los diferentes estratos de las comunidades sucesionales estudiadas y la prueba de comparaciones múltiples de Dunn .....	73
8	Indices de similitud de Motyka <i>et al.</i> para la composición y abundancia en el banco de semillas	

Cuadro	Pág.
	de las condiciones sucesionales evaluadas ..... 75
9	Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal - Wallis para la densidad de individuos (media $\pm$ un error estándar) en el banco de semillas de las diferentes comunidades sucesionales y la prueba de comparaciones múltiples de Dunn ..... 78
10	Presencia de especies en la lluvia de semillas durante cinco periodos de evaluación en las comunidades sucesionales estudiadas ..... 84
11	Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal- Wallis y prueba de Dunn para la comparación de abundancia entre condiciones por mes de evaluación ..... 92
12	Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal- Wallis y prueba de Dunn para la abundancia de semillas por mes de evaluación para cada condición sucesional ..... 93
13	Densidad de semillas enterradas reportadas para ambientes templados ..... 97

# INDICE DE FIGURAS

Figura	Pág.
1 Mapa de localización geográfica de la zona de estudio, donde se indican las principales vías de acceso .....	23
2 Marcha anual de la temperatura media, mínima y máxima, y la precipitación en la estación meteorológica de Chilil, Chiapas (2200 m. 16° 40' 30'' latitud Norte, 92° 29' 10'' longitud Oeste) ...	25
3 Mapa del área de estudio que muestra el mosaico de comunidades sucesionales del sitio de estudio ...	28
4 Número de especies registradas en el banco de semillas en las comunidades sucesionales evaluadas .....	45
5 Especies registradas en el banco de semillas en los diferentes estratos de las ocho comunidades sucesionales .....	48
6 Forma de vida de las especies registradas en el banco de semillas y estructura de la vegetación ....	51
7 Análisis de varianze no paramétrico de Kruskal-Wallis para el número de individuos/m <sup>2</sup> (media ± un error estándar) en el banco de semillas de las ocho condiciones sucesionales .....	59



Figura	Pág.
8	Curvas de rango y abundancia (Whittaker 1965) para las especies presentes en el banco de semillas de cada condición sucesional ..... 61
9	Número de individuos germinados (media $\pm$ un error estándar) en los estratos de las comunidades sucesionales ..... 71
10	Número de especies anuales y perennes por mes y condición sucesional en la lluvia de semillas durante cinco periodos de muestreo ..... 86
11	Número de semillas (media $\pm$ un error estándar) en la lluvia de semillas de cinco comunidades sucesionales durante agosto de 1988-abril de 1989 ... 89

## RESUMEN

La regeneración de una comunidad que es eventualmente perturbada depende de tres fuentes principales: (1) del banco de semillas acumuladas en el suelo, (2) de la lluvia de semillas recientemente dispersadas y (3) de la propagación vegetativa.

Se evaluó y comparó la composición florística y abundancia contenidas en el banco de semillas de ocho comunidades sucesionales asociadas a bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas. La lluvia de semillas se muestreó durante el periodo de mayor abundancia de semillas en cinco de las comunidades anteriores. Se registraron 118 y 56 especies vegetales en el banco y lluvia de semillas, respectivamente.

Para el caso del banco de semillas, el Matorral Rozado fue la comunidad con una mayor riqueza de especies (74) y la más abundante (690 sem/m<sup>2</sup>). En contraste, el Campo Abandonado con 40 especies fue la menos abundante (91 sem/m<sup>2</sup>).

El banco de semillas estuvo dominado por solo unas pocas (3-4) especies sucesionalmente pioneras. No se presentó relación entre la composición del banco de semillas y la estructura de la vegetación. Más del 85% de la germinación correspondió a la de especies anuales sucesionalmente tempranas y una escasa o nula germinación de las perennes sucesionalmente maduras.

La lluvia de semillas presentó un pico de mayor producción y dispersión de propágulos en los meses de octubre-febrero y correspondió principalmente a la de las especies de comunidades abiertas sucesionalmente intermedias como pastizales y matorrales. Se presentó muy poca captura de semillas en las comunidades arboladas. Así, se obtuvo poca evidencia de la

invasión de las semillas de las comunidades abiertas hacia el interior de los bosques. Se discuten las posibles adaptaciones de algunas especies que forman banco de semillas.

al menos parcialmente, la composición inicial de la regeneración en un área recientemente perturbada (Swaine y Hall 1983), siempre y cuando se considere que dicha perturbación provoque el rompimiento de diversos mecanismos de latencia de las semillas en el banco (Cavers 1983, Young *et al.* 1987).

En la región de Los Altos de Chiapas, ubicada en la parte centro-norte del estado, constituida por una masa montañosa de cerca de 220 km a lo largo de su eje principal y con una anchura de 50-100 km, es común encontrar la presencia de comunidades sucesionales asociadas a bosque de pino-encino (Breedlove 1973, 1981). Sin embargo, la creciente explotación de los recursos forestales tanto domésticos como comerciales (Mera Ovando 1984, Parra Uázquez 1987), ha originado un mosaico de vegetación secundaria que cubre la mayor parte de la región. Este mosaico de comunidades vegetales ofrece condiciones propicias para realizar estudios referentes a la regeneración de los bosques de acuerdo al uso del suelo y vegetación a que están sujetos, en donde pueden estar ocurriendo modificaciones en los patrones naturales de regeneración y en la dinámica de reclutamiento y sobrevivencia de las especies.

En este trabajo se plantea el estudio de la contribución relativa del banco y lluvia de semillas a los patrones de regeneración de diversas comunidades sucesionales asociadas a bosques de pino-encino. Este trabajo forma parte del proyecto denominado "Ecología de los bosques de clima templado-frío de Los Altos de Chiapas" realizado por el Dr. Mario González Espinosa y su equipo de trabajo en el Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste, en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

sucesión en términos de flujos de energía, circulación de materiales, acumulación de biomasa y de mecanismos de regulación. Este autor definió la sucesión como el producto de la modificación del ambiente físico por la comunidad, la cual determina los patrones, las tasas de cambio y los propios límites para su desarrollo.

La prioridad de las respuestas individuales de las especies y sus consecuencias en la organización de las comunidades fueron propuestas en los años veinte de este siglo por H.A. Gleason en Norteamérica y L.G. Ramenski en la Unión Soviética (McIntosh 1987). En años más recientes algunos autores han revivido en cierta forma las ideas originales de Gleason (1926, 1927), al señalar que la sucesión tiene su base en procesos poblacionales como consecuencia en la variación de las tasas de reproducción, establecimiento, crecimiento y mortalidad de las especies involucradas (Drury y Nisbet 1973, Horn 1974, Connell y Slatyer 1977, Peet y Christensen 1980). Estos autores han ratificado la visión Clementsiana (al menos en algunos de sus aspectos más básicos) de que, en la sucesión los cambios son progresivos, direccionales (al menos en las etapas tempranas) y que es posible predecir que especies pueden reemplazar a otras en el curso del proceso. Por otro lado puede distinguirse otro grupo de autores que abordan el estudio de la sucesión a través de modelos conocidos como Markovianos (p. ej. Horn 1975, Austin 1977, Usher 1981, 1987). Estos modelos aplicados a los organismos se concentran sobre conceptos abstractos de la comunidad y considera las probabilidades de que ciertos eventos puedan ocurrir (Usher 1977).

limitaciones que presentan para explicar satisfactoriamente el proceso de sucesión, y proponen un marco de referencia para el estudio del proceso en lugares específicos y con la formulación de hipótesis verificables (p. ej., Armesto y Pickett 1985, Collins 1987, Miller y Werner 1987, Myster y Pickett 1988). Por otro lado, se ha propuesto recientemente un nuevo modelo para el estudio de la sucesión basado en características individuales de las especies, que al combinar las peculiaridades del ciclo de vida y tendencias fisiológicas ofrece la posibilidad de su integración a nivel de población, comunidad y ecosistema para el entendimiento de los sistemas naturales (Huston y Smith 1987).

## 2.2 Causas que determinan la sucesión secundaria

Las perturbaciones son fuente principal de heterogeneidad temporal y espacial en la estructura y dinámica de las comunidades naturales y son un agente de selección natural en la evolución de los ciclos biológicos (Souza 1984).

El inicio del establecimiento de una cubierta vegetal donde originalmente no había existido ésta es a lo que se llame sucesión primaria (Krebs 1985). La sucesión secundaria se origina en un sitio en el cual se ha dado la remoción o denudación de la vegetación por medio de algún agente de perturbación (Clements 1916, Souza 1979, 1984) quedando el suelo expuesto a condiciones que permiten la invasión de algunas especies y de esta forma el reestablecimiento de la vegetación, aunque muchas veces no corresponda con la original. Las perturbaciones pueden tener una influencia directa en la sucesión, cambiando los niveles de

recursos disponibles y la eficacia del reclutamiento (Bazzaz y Pickett 1980, Denslow 1985, Armesto y Pickett 1985, Pickett y White 1985).

Noble y Slatyer (1980) y Sousa (1985) han postulado un espectro de intensidad de perturbaciones que pueden desencadenar la sucesión secundaria. Se ubican en un extremo los eventos catastróficos (Uebler et al. 1980, Wood y Del Moral 1987), que alteran grandemente el sustrato y por tanto los mecanismos de persistencia y repoblación. En los Andes Valdivianos de Chile la larga historia de catástrofes naturales periódicas, principalmente derrumbes y erupciones volcánicas, han sido responsables de la creación de condiciones favorables para el establecimiento de especies de crecimiento rápido de Nothofagus spp., que dependen de estos eventos para su regeneración (Uebler et al. 1980). En la parte media del espectro se ubican las perturbaciones periódicas que pueden ocurrir a intervalos irregulares. Estas pueden ser debidas al fuego (Uhl et al. 1981, 1982, Bock y Bock 1984, Henderson y Long 1984, Hill y Read 1984, Casal et al. 1986, Sánchez Velasquez 1986, Eden 1987), deslaves, caídas de árboles (Augspurger 1984, Brokaw 1985 a, b, Denslow 1985, Runkle 1985), oleajes y mareas (Connell 1978, Sousa 1979, 1984, 1985), eventos climáticos extremos (Foster 1988, Goldberg y Gross 1988, Lawton y Putz 1988, Uhl et al. 1988a) y la ocurrencia de enfermedades o plagas. En el extremo opuesto del espectro se ubican las perturbaciones continuas, tales como el pastoreo y ramoneo (Gómez-Sal et al. 1986, Coffin y Lauenroth 1988, Gibson 1988, Milchunas et al. 1988, Rivas Manzano 1988), aunque no constituyen una perturbación propiamente dicha ya que al ser

continua, puede formar parte del ambiente típico de comunidades disclimax (Noble y Slatyer 1980, Gómez-Sal *et al.* 1986, Milchunas *et al.* 1988).

Un factor que ha sido determinante en el proceso de cambio observado en la composición de la cubierta vegetal en numerosas comunidades (si no es que en todas), ha sido la constante y persistente explotación sobre los recursos naturales por las poblaciones humanas (Lovejoy *et al.* 1986, Uebler y Lorenz 1986, Bratton y Davison 1987, Delcourt 1987). Esta acción ha llegado a modificar la dinámica natural de regeneración de la vegetación, siendo el hombre responsable de la disponibilidad de fuentes de propágulos para la regeneración (Olsson 1987). La perturbación más típica que origina una sucesión secundaria es la conversión de un área de bosque o selva para el cultivo agrícola, característico de muchas regiones del mundo en las que se practica el sistema tradicional de roza-tumba-quema. Este sistema de producción agrícola consiste en la eliminación de la vegetación de un área seleccionada, generalmente de unas pocas ha de extensión. La vegetación es quemada y posteriormente se utiliza el sitio con fines agrícolas durante un corto periodo, después del cual es abandonado para la repoblación vegetal y el reestablecimiento de los niveles nutricionales del suelo (Sarukhán 1964, Grigg 1974, Ruthenberg 1980, Uhl *et al.* 1981, 1982, Eden 1987).

Las perturbaciones provocadas por eventos climáticos extremos tales como la caída de árboles por tormentas, huracanes o descargas eléctricas en los bosques templados y selvas cálidas



húmedas del mundo, generan sitios abiertos dentro de comunidades maduras que modifican el hábitat de tal forma que se crean condiciones apropiadas para la colonización de especies pioneras o que requieren de condiciones de luz para su establecimiento ("gap-phase regeneration"). La repoblación de estos claros depende de su tamaño, de las condiciones microambientales, de la edad del claro y de la naturaleza de las especies (tolerantes o intolerantes a la sombra; Brokaw 1985a, b, Denslow 1985, 1987, Arriaga 1988, Goldberg y Gross 1988, Lawton y Putz 1988, Uhl et al. 1988a).

Se ha demostrado experimentalmente que la riqueza de especies puede oscilar de acuerdo a la intensidad de la perturbación ejercida sobre la comunidad y de la estacionalidad en la que ésta ocurra (Armesto y Pickett 1985, Collins 1987).

Tradicionalmente, las perturbaciones se han clasificado como eventos irregulares que provocan cambios estructurales abruptos en las comunidades naturales y desvían a éstas de condiciones estáticas o estables hacia condiciones de desequilibrio o inestables (Sousa 1984). Sin embargo, Dayton (1975), Connell (1978), Lubchenco (1978) y Sousa (1985), han propuesto que en las comunidades naturales más diversificadas, tales como las selvas tropicales y los arrecifes de coral, la diversidad biológica, puede ser mantenida por perturbaciones de intensidad intermedia. Dado que los efectos de las perturbaciones sobre la estructura de las comunidades son complejos, los modelos simples basados en la hipótesis de la perturbación intermedia no pueden representar completamente los efectos interactivos de varias perturbaciones sobre diferentes comunidades (Armesto y Pickett 1985).

Para Los Altos de Chiapas, Wagner (1962) señaló que la vegetación de una región parcialmente incluida dentro de los Altos se ha modificado por tres tipos de agentes, todos poseyendo el atributo de movilidad y que pueden actuar separada o conjuntamente: el hombre, los animales domésticos y el fuego. La población de la zona que incluye nuestro sitio de estudio está compuesta principalmente por indígenas tzotziles, que basan su subsistencia en los productos que pueden obtener de la explotación de sus tierras agrícolas, sus bosques y sus animales de pastoreo (Mera Ovando 1984, Parra Uzáquez 1987).

### 3. Patrones de regeneración y potencial florístico

Young *et al.* (1987) han señalado para una selva de Costa Rica que existen tres fuentes potenciales de regeneración de la vegetación después que un sitio ha sido perturbado: (1) las semillas presentes en el suelo en el momento previo a la perturbación (banco de semillas), (2) el ingreso de semillas posterior a la perturbación (lluvia de semillas) y, (3) rebrotes a partir de tallos y raíces (propagación vegetativa).

#### 3.1. Banco de semillas

El banco de semillas está constituido por todas aquellas semillas almacenadas y latentes en el suelo durante periodos cortos o prolongados hasta que puedan germinar o morir (Livingstone y Alessio 1968, Harper 1977, Grime 1982, Whitmore 1982, Thompson 1987, Bigwood e Inouye 1988). La regeneración en una comunidad depende parcialmente de las características

reproductivas que han presentado las especies en años previos a la ocurrencia de una perturbación (Keever 1950, Sarukhán 1964, Marks 1974, Young *et al.* 1987), y el contenido de semillas en el suelo influye en el proceso de sucesión al constituir parte del potencial florístico de la comunidad (Guevara y Gómez-Pompa 1972, 1976, Liew 1973, Harper 1977).

Un banco de semillas puede ser diferenciado por dos grupos principales. Por un lado se encuentra el banco transitorio de semillas, el que puede definirse como aquel en el que ninguna semilla permanece en el hábitat bajo condición viable por más de un año (Thompson y Grime 1979, Grime 1982). Por otro lado, el banco persistente de semillas consta de aquellas semillas que tienen cuando menos un año de edad y que pueden permanecer enterradas en el suelo por mucho tiempo (Thompson y Grime 1979, Roberts 1986). La germinación diferencial de las semillas dependerá de la heterogeneidad del suelo (Harper *et al.* 1965, Goldberg 1987), o de mecanismos específicos de latencia de éstas (Cheke *et al.* 1979, Cavers 1983, Densmore y Zasada 1983, Baskin y Baskin 1985).

Existe información referente al banco de semillas que señalan el número y naturaleza de las semillas germinables en numerosas comunidades: en campos agrícolas (Keever 1950, Kellman 1974, Roberts y Neilson 1982; Froud-Williams *et al.* 1983, Hume y Archibold 1986), en pastizales (Hayashi y Numata 1971, Howe y Chancellor 1983, Marlette y Anderson 1986, Henderson *et al.* 1988, Coffin y Lauenroth 1989), en marismas y pantanos (Smith y Kadlec 1983, 1985, Shneider y Sharitz 1986, van der Valk y Verhoeven

1988), en bosques templados (Marks 1974, Johnson 1975, Strickler y Edgerton 1976, Moore y Wein 1977, Whipple 1978, Archibald 1979, Hill y Stevens 1981, Pratt *et al.* 1984, Granström 1987, Kramer y Johnson 1987) y en varias selvas del mundo (Guevara y Gómez-Pompa 1972, 1976, Hall y Swaine 1980, Hopkins y Graham 1983, Swaine y Hall 1983, Epp 1987, Young *et al.* 1987). Se han podido diferenciar patrones de distribución y abundancia de semillas en el suelo y cómo éstas afectan el proceso de regeneración después que los sitios han sido perturbados. Recientemente, se ha propuesto que el banco de semillas puede depender de cinco factores (Epp 1987): (1) el tiempo durante el cual se ha dado la acumulación de semillas en el suelo, (2) las condiciones del hábitat para la dispersión de las semillas, (3) el tipo de perturbación que haya ocurrido en el área, (4) la capacidad de dispersión de las semillas de especies presentes en las inmediaciones del sitio y, (5) el historial de distribución de las especies en el área. Se ha señalado que a partir de este conocimiento del banco de semillas puede predecirse, al menos parcialmente, la composición inicial de la vegetación de un bosque después de ocurrida una perturbación (Harper *et al.* 1965, Swaine y Hall 1983, Hassan y West 1986, Kramer y Johnson 1987, Young *et al.* 1987).

La dificultad de evaluar las semillas viables en el suelo contribuye a hacer más imprecisa la predicción de cuándo y bajo que condiciones se establecerán las especies que siguen a la perturbación, adicionalmente al desconocimiento de sus posibles mecanismos de latencia. Los intentos por relacionar la composición florística de un área con el contenido existente en

el banco de semillas generalmente no han prosperado (Numata *et al.* 1964, Hayashi y Numata 1971, Liew 1973, Kellman 1974, Thompson y Grime 1979, Freedman *et al.* 1982, Froud-Williams *et al.* 1983, Pratt *et al.* 1984, Ulahos y Bell 1986, Salonen 1987). Sin embargo, Henderson *et al.* (1988) y Marlette y Anderson (1986) han encontrado en comunidades de pastizales semidesérticos en Nuevo México e Idaho, respectivamente, que la composición de especies del banco de semillas fue similar a la de la vegetación, observándose hasta un 88.9% de concordancia para el primer caso (Henderson *et al.* 1988).

Una vez que las semillas o propágulos llegan a un sitio y se incorporan al banco de semillas, se inicia una disminución del potencial germinativo con respecto al tiempo de su arribo como respuesta a la pérdida de viabilidad (Guevara y Gómez-Pompa 1972, 1976, Bazzaz y Pickett 1980, Hall y Swaine 1980, Hopkins y Graham 1983, Granström 1987), o a la depredación de semillas (Tillman 1983, Epp 1987, Goldberg 1987, Keeley 1987, Sork 1987, Klinkhamer *et al.* 1988). El establecimiento de plántulas es afectado posteriormente por las condiciones del sitio y la disponibilidad de recursos (p. ej. luz; Augspurger 1984, Sork 1987, Quintana Ascencio 1989).

En el suelo de un bosque maduro el banco de semillas incluye generalmente especies de comunidades sucesionales previas, principalmente herbáceas anuales pioneras (Numata *et al.* 1964, Hayashi y Numata 1971, Liew 1973, Swaine y Hall 1983, Pratt *et al.* 1984, Coffin y Lauenroth 1989). Esta predominancia de anuales y arbustivas de vida breve en el banco de semillas parece ser

típica de ecosistemas forestales (Hall y Swaine 1980, Ulahos y Bell 1986, Goldberg 1987, Kramer y Johnson 1987).

### 3.2. Lluvia de semillas y dispersión

Otro componente que puede contribuir a la repoblación de un sitio perturbado lo constituyen las semillas dispersadas recientemente dentro del área (Freedman *et al.* 1982, Hume y Archibold 1986, Epp 1987, Peart 1989a). Esta dispersión de semillas forma una "lluvia" de propágulos sobre la superficie del suelo. El entendimiento de su dinámica se ha considerado como crítico para la comprensión del proceso de reclutamiento de las poblaciones vegetales (Rabinowitz y Rapp 1980, Augspurger y Franson 1988).

Los agentes de dispersión pueden ser responsables de la ocurrencia de una lluvia más o menos continua sobre el suelo forestal. Swaine y Hall (1983) encontraron que en etapas tempranas de la sucesión en una selva aclarada en Ghana existían muy pocas especies dispersadas por el viento que pudieran germinar a partir del banco de semillas, y concluyeron que estas especies arribaban para su regeneración durante, o poco después, del tiempo de ocurrida la perturbación. Asimismo para la cuenca del Amazonas, Lovejoy *et al.* (1986) han señalado que en áreas abiertas de la selva se ha dado una gran dispersión de plantas de crecimiento secundario, siendo los animales los principales vectores.

La dispersión de semillas después de alguna perturbación depende de varios factores, tales como la cantidad de semillas producidas por cada planta (Marks 1974, Grubb 1977, Pratt *et al.*

1984, Hoops y Mooney 1986, McClanahan 1986), la distancia de los individuos progenitores (Uhl *et al.* 1981, Howe y Smallwood 1982, Swaine y Hall 1983, Hume y Archibold 1986, McClanahan 1986, Sorensen 1986), el tamaño del sitio perturbado (Goldberg y Grosse 1988, Uhl *et al.* 1988b) y del estado fenológico de las especies en el momento del disturbio (Epp 1987). La probabilidad de que las semillas de algunas especies recientemente producidas puedan escapar de la remoción o depredación por animales y germinen, disminuye al aumentar el tamaño de éstas (Harper *et al.* 1970, Bazzaz y Pickett 1980, Foster 1986, Fenner 1987a, Murray 1988).

Se ha propuesto que el desarrollo de la vegetación posterior a la apertura en el dosel de un bosque depende principalmente de las semillas y plantas que se encuentran alrededor del espacio abierto, y de si la mayor proporción de propágulos está confinada a los de las especies dispersadas por el viento (Hill y Stevens 1981, Wood y Del Moral 1987, Olsson 1987, Augspurger y Frenson 1988). Wilcove *et al.* (1986) han señalado que la colonización de un sitio se ve afectada por la heterogeneidad del hábitat y la dinámica de las poblaciones colonizadoras. La lluvia de semillas en áreas fragmentadas de bosques templados y tropicales parece estar dominada por las semillas de las especies de los bordes u orillas de las comunidades arboladas pioneras, y los principales cambios observados en la vegetación se extienden de 10-30 m hacia el interior del bosque, dependiendo del tamaño y exposición de los bordes (Wales 1972, Renney 1977, citados por Wilcove *et al.* 1986).

Olsson (1987) encontró en campos agrícolas de turba abandonados en Suecia que la colonización estuvo dominada por

especies con propagación vegetativa, seguida por las especies con semillas de tamaño medio y dispersadas por el viento, después por las dispersadas por animales y, finalmente, las semillas pequeñas dispersadas por el viento. En relación a la dispersión por animales, se ha mencionado que los claros en la cubierta vegetal, ocasionados por perturbaciones periódicas sobre el dosel influyen en el reclutamiento diferencial de las especies dispersadas por aves (Murray 1988), y de esta forma contribuyen al mantenimiento de la elevada riqueza y diversidad de especies del sotobosque de las comunidades de coníferas en los Estados Unidos (Piper 1986). Se ha propuesto también que los animales pueden actuar tanto como dispersores como depredadores de las semillas (Janzen 1970, Hill y Read 1981, Harper 1977, Quintana Ascencio 1985, Howe 1986, Murray 1988). Sin embargo, las ventajas que teóricamente pudiera brindar la dispersión a diferentes especies no parecen tan evidentes como para obtener generalizaciones extrapolables en un amplio rango ecológico (Silvertown 1982, Foster 1986). Howe y Smallwood (1982) propusieron tres hipótesis acerca de las posibles ventajas adaptativas de la dispersión de las semillas: (1) hipótesis del escape, en la que la dispersión puede actuar disminuyendo la mortalidad dependiente de la distancia de la planta progenitora (Augspurger 1983, 1984); (2) hipótesis de la colonización, en la que hábitats cambiantes temporalmente, las especies con dispersión amplia pueden aventajar a otras para encontrar sitios disponibles para la colonización y establecimiento de sus plántulas (Murray 1988, Augspurger 1984); (3) hipótesis de la



dispersión dirigida, en la que se señala que la dispersión por ciertos medios puede resultar en un movimiento de semillas no aleatorio hacia sitios particulares donde la probabilidad de sobrevivencia puede ser especialmente alta (Culver y Beattie 1978, 1980, Quintana Ascencio 1985, Sorensen 1986).

Las condiciones desfavorables y/o microambientales diferentes sobre la superficie del suelo tienen efectos directos sobre la eficiencia de la dispersión, en la germinación y sobrevivencia de plántulas de especies dispersadas recientemente y contribuyen a determinar la estructura de la vegetación (Harper *et al.* 1965, Grubb 1977, Bazzaz y Pickett 1980, Grime 1982, Wikander 1984, Fowler 1986, Epp 1987, Selonen 1987). Sin embargo, Uángas Mendoza y González Espinosa (en revisión) sugieren para una nopalera del Altiplano Potosino-Zacatecano que los efectos de la heterogeneidad del microhábitat varía de acuerdo a las diferentes etapas del ciclo de vida de las especies. Ellos mencionan que el efecto de las características del microhábitat sobre la etapa de semilla o plántula es distinto que sobre el crecimiento de las plantas sobrevivientes.

### 3.3 Regeneración vegetativa

Un tercer factor que interviene en la dinámica regeneracional de las comunidades incluye a las especies capaces de reproducirse vegetativamente a partir de tallos, bulbos, rizomas, etc. (Bazzaz y Pickett 1980, Noble y Slatyer 1980, 1981, Uhl *et al.* 1981, 1988b, Grime 1982, Illsley Granich 1984, Pratt *et al.* 1984, Fenner 1985, Uhl 1987, Young *et al.* 1987). La regeneración vegetativa se asocia particularmente con la

colonización in situ de poblaciones y tiene el efecto de producir comunidades de plantas genéticamente uniformes (Fenner 1985). Esta producción de individuos puede constituir una desventaja para alguna población al limitarse la variación genética. En comparación con la mayoría de los propágulos vegetativos, las semillas son numerosas, independientes, y tolerantes a las restricciones, características que les confieren el potencial para la rápida multiplicación y exploración de nuevos hábitats (Grime 1982, Silvertown 1982). Sin embargo, se han encontrado especies que pueden tolerar alguna perturbación (p. ej. fuego) presentando alguna ventaja sobre la estrategia reproductiva sexual. Tal es el caso del helecho Pteridium aquilinum (Watt 1940, 1947, Krebs 1985), el cual, luego de haber ocurrido algún fuego (natural o inducido) sobre el terreno, comienza su regeneración impidiendo incluso la germinación de alguna otra especie que pudiera soportar la perturbación. Esto puede representar un problema para los agricultores tradicionales en algunos campos de Los Altos de Chiapas (M. González Espinosa 1988, CIES, comunicación personal).

## OBJETIVOS

**General:** Contribuir al entendimiento del proceso de regeneración de la vegetación en comunidades sucesionales (Campo de Cultivo, Campo Abandonado, Pastizal, Matorral, Bosque Incipiente, Bosque Medianamente Maduro) adyacentes a los bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas, con base en el análisis del banco y lluvia de semillas.

### Particulares:

1. Determinar la germinación potencial de las semillas almacenadas en el suelo de diferentes comunidades sucesionales.
2. Determinar el potencial de regeneración de especies de comunidades perturbadas a partir del contenido de semillas almacenadas en su suelo.

## HIPOTESIS

1. Las comunidades evaluadas comparten un banco de semillas de especies sucesionalmente tempranas.
2. La mayor proporción de las especies que germinan de los bancos de semillas son sucesionalmente tempranas.
3. El potencial de regeneración de especies propias de comunidades sucesionalmente avanzadas no depende fundamentalmente de su incorporación y conservación en un banco de semillas.

## MATERIALES Y METODOS

### 1. Area de estudio

El área de estudio se ubica en el ejido Chilil, municipio de Huixtán, Chiapas, localizado entre los  $016^{\circ}-40'$  de Latitud Norte y  $092^{\circ}-29'$  de Longitud Oeste (Fig. 1), con una altitud entre 2250-2350 m.s.n.m, a 20 km al sureste de San Cristóbal de Las Casas. La localidad forma parte de la región fisiográfica nombrada por Müllerried (1957) como la Altiplanicie de Chiapas ocupando un área aproximada de  $11,000 \text{ km}^2$ , constituida por una superficie accidentada como consecuencia del levantamiento del terreno al surgir del fondo del mar durante el periodo Terciario. Esta región presenta predominancia de rocas calizas marinas y algunas rocas volcánicas extrusivas en las partes más elevadas, mientras que en las partes más bajas el sustrato está compuesto por material sedimentario (Müllerried 1957, Mera Ovando 1984). El área no presenta ríos caudalosos, sino más bien pequeñas corrientes a lo largo de las vertientes de los cerros; cuando se intensifican las lluvias se produce una gran infiltración formando pequeñas corrientes en las partes bajas. El clima prevalente en la región está clasificado como templado subhúmedo, y de acuerdo con García (1973) presenta la fórmula climática  $C(w''_2)$  (w), en donde más del 85% de la precipitación anual (1200-1300 mm) ocurre de mayo a octubre (Fig. 2). La temperatura media anual es de  $14-15^{\circ}\text{C}$ , con ocurrencia de heladas nocturnas de diciembre a marzo (Fig. 2). En la región pueden reconocerse por lo menos dos tipos de suelo. Uno de ellos compuesto generalmente de colores rojizos o café claros originados de las rocas sedimentarias, siendo someros a medianamente profundos y de

Figura 1. Mapa de localización geográfica de la zona de estudio, donde se indican las principales vías de acceso (Mapa topográfico, Área San Cristóbal, Rancho Nuevo, Chilil. Secretaría de la Defensa Nacional, México, 1971).

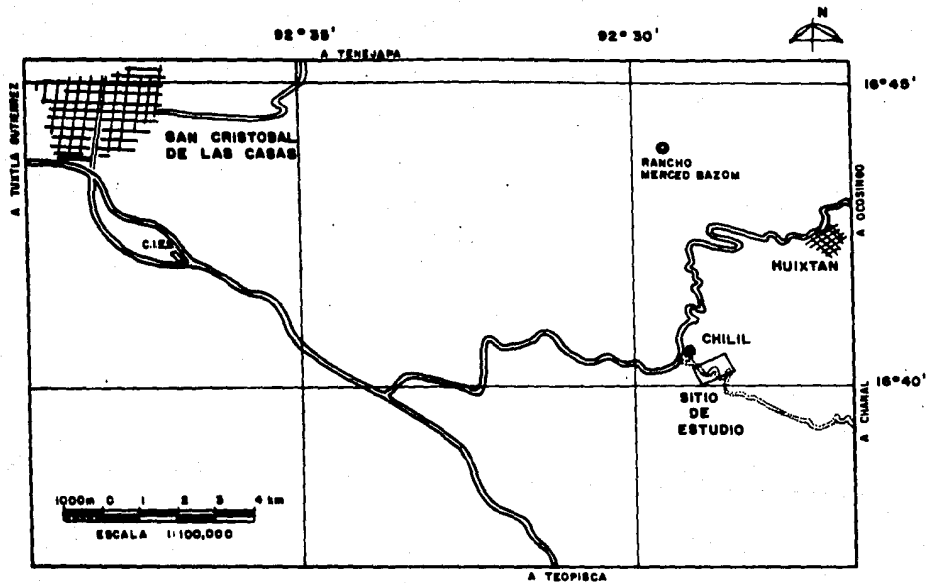
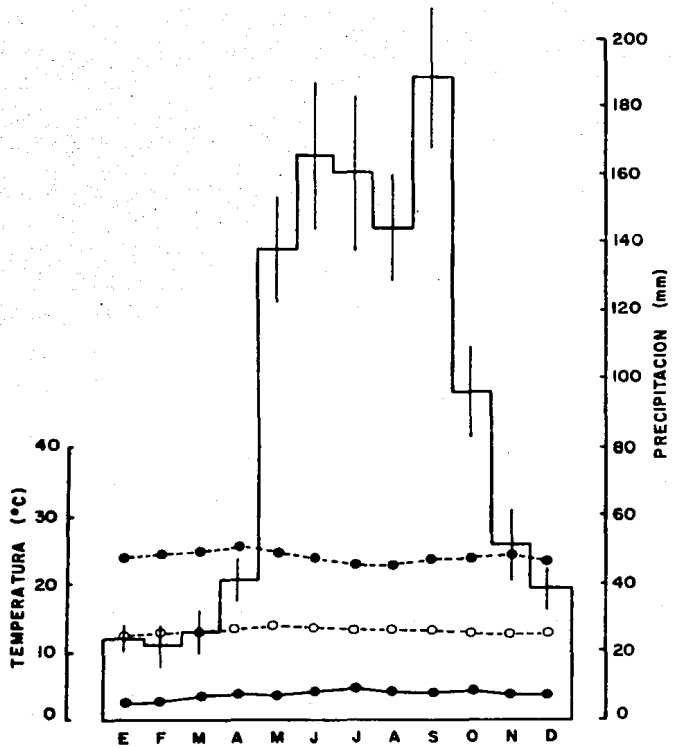


Figura 2. Marcha anual de la temperatura media (O---O), mínima (●—●) y máxima (●---●), y la precipitación en la estación meteorológica de Chilil, Chiapas (2200 m. 16° 40' 30" latitud Norte, 92° 29' 10" longitud Oeste). Se presentan los promedios mensuales con base en registros de 15 años (1970-1985). Para la precipitación se indica además  $\pm$  un error estándar. Información base obtenida del servicio meteorológico Nacional, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Gobierno de los estados Unidos Mexicanos.



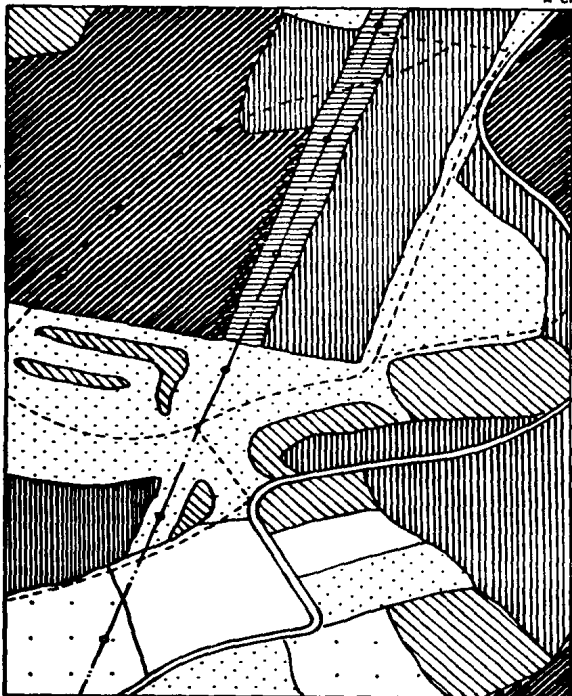


textura franco arcillosa a arcillosa. El otro tipo de suelo presenta colores oscuros, de textura franco arcillosa y con buen drenaje, originados por la fragmentación de material consolidado y por efecto de la descomposición de la vegetación existente. De acuerdo con las características del medio físico-biótico que presenta la zona, el tipo de vegetación característico es el de comunidades de pino-encino (Miranda 1957, Miranda y Hernández X. 1963, Breedlove 1973, 1981, Rzedowski 1978). Sin embargo, con base en la influencia local del suelo, relieve, microclima y la intervención ampliamente esparcida de animales y poblaciones humanas (Wagner 1962, Parra Uázquez 1987, Parra Uázquez et al. 1987) se ha formado una serie muy grande de mosaicos con vegetación secundaria. Con base en estas características se pudieron reconocer para este estudio las siguientes comunidades sucesionales (después de Quintana Ascencio 1989, M. González Espinosa, com. pers.; Fig. 3):

- a) Campo agrícola de milpa. Aparte de las especies cultivadas (maíz, frijol) se presenta dominancia de arvenses como Zexmenia guatemalensis, Galinsoga quadriradiata, Oenothera pubescens, Lopezia sp.
- b) Campo agrícola de milpa con 3-4 años de abandono, con pastoreo de ovinos y bovinos. Presenta dominancia por herbáceas anuales como Dysodia papposa, Seteria geniculata, Trifolium amabile, Agropogon senchroides, Eragrostis sp. y Didymaea aff. microphyla.
- c) Pastizal, con intenso pastoreo de ovinos y bovinos. Incluye un único estrato rasante dominado por Sporobolus indicus,

Figura 3. Mapa del Área de estudio que muestra el mosaico de comunidades sucesionales evaluadas: CUL= Campo de Cultivo (□), CAB= Campo Abandonado (◻); PAS= Pastizal (◻); MAT= Matorral (▨); MRQ= Matorral Rozado (▨); BIN= Bosque Incipiente (▨); BMM= Bosque Medianamente Maduro (▨); BEM= Borde del Bosque Medianamente Maduro (▨).

A CHANAL



A CHANAL

--- SENDERO

== CAMINO DE TERRACERIA

— LINEA DE C.F.E.

0 30 60 90 120 150 m



ESCALA 1:30,000

Didymaea aff. microphylla, Paspalum isiliscanum, Vulpia bromoides, Trifolium amabile, Tagetes filifolia, Eragrostis sp., Axonopus affinis y Viola sp.

- d) Matorral, con pastoreo por ovinos y bovinos. Presenta un estrato de arbustos y herbáceas perennes y erguidas con Baccharis vaccinioides, Pteridium aquilinum, Rubus spp., Monnina xalapensis var. chiacensis, Stevia ovata, Stevia serrata y un estrato razante con dominancia de Paspalum minus, P. isiliscanum, Penicum sp., Aegopogon cenchroides, Vulpia bromoides, Didymaea aff. microphylla, Trifolium amabile y Alchemilla aphanoides.
- e) Matorral Bajo (menos de 2 m) abierto por raza, sin pastoreo. Presenta dominancia de herbáceas como Penicum sp., Aegopogon cenchroides, Trinichlos stipoides, Stachys sp., Graphelium sp., Galium uncinulatum y Coloquia broussonetii. Presenta un estrato arbustivo dominado por Rubus spp., Pteridium aquilinum, Solanum nigricans, Salvia karwinskii, Salvia cinnaebarina e individuos rebrotados de Quercus spp.
- f) Bosque Incipiente (8-10 m), con dosel cerrado, sin pastoreo. Dominancia en el estrato herbáceo de Zugites americana var. mexicana, Smilax xalapensis, Smilacina flexuosa, Adiantum sp. e Hydrocotyle umbellata. El estrato arbustivo (<3 m) está dominado por Rapanea iucosanseni, Viburnum aff. slatum, Prunus serotina ssp. capuli, Solanum nigricans, Litsea glaucescens, y un estrato arbóreo (>3 m) dominado por Quercus laurina, Q. rugosa, Q. crassifolia, Pinus occarpa, P.

paxacana, P. pseudostrobus, Rhamnus sp. y Myrica cerifera.

- g) Bosque Medianamente Maduro, sin pastoreo, con un dosel superior cerrado (más del 80%), con dominancia de árboles de 20-30 m de altura como Pinus paxacana, P. occarpa, P. pseudostrobus, Quercus laurina, Q. rugosa, Q. crassifolia, Symplocos limocillo, Alnus acuminata esp. arguta. El sotobosque incluye un estrato de árboles bajos (3-6 m) con dominancia de Rapanea iurgensenii, Oreopanax xalapensis, Myrica cerifera y Cleyera theaeoides. El sotobosque bajo (<3 m) incluye a Viburnum aff. elatum, Salvia karwinskii, Viburnum iucundum esp. iucundum, Senecio barba-johannis y Litsea glaucescens. El estrato herbáceo está dominado principalmente por Zaegites americana var. mexicana, Adiantum sp., Hydrocotyle umbellata.

## 2. Procedimientos

El trabajo de campo incluyó varias fases: (1) reconocimiento de la zona de estudio; (2) ubicación del sitio de estudio; (3) muestreo del banco de semillas en las diferentes condiciones sucesionales, su establecimiento en bancales de germinación y su posterior evaluación; (4) establecimiento de las trampas para lluvia de semillas durante la temporada de mayor abundancia de semillas (5) muestreo de la estructura de la vegetación. Finalmente, el trabajo de gabinete comprendió la sistematización y análisis de la información obtenida así como el acopio de información bibliográfica para su inclusión en el reporte final.

## 2.1. Muestreo del banco de semillas

La zona de estudio se visitó previamente para conocer sus características en cuanto a los tipos de vegetación, topografía, acceso y disponibilidad para trabajar en ella. Una vez que se reconoció la zona, se eligió el sitio con base en la ocurrencia de un mosaico sucesional propio que caracteriza el uso de la tierra en la región de Los Altos de Chiapas, así como por su accesibilidad y cercanía al CIES (González Espinosa 1988). Dentro del Área de estudio se delimitaron ocho comunidades sucesionalmente contrastantes obteniéndose muestras de suelo en cada una de las siguientes comunidades (Fig. 3):

- 1) Campo de cultivo de maíz (CUL). Toma de muestras a nivel superficial (0-10 cm de profundidad).
- 2) Parcela de cultivo con 3-4 años de abandono (CAB). Muestreo de suelo a nivel superficial (0-10 cm de profundidad).
- 3) Pastizal (PAS). Dos niveles de muestreo: nivel superficial (0-5 cm de profundidad) y fondo (5-10 cm).
- 4) Matorral (MAT). Dos niveles de muestreo: superficial (0-5cm) y fondo (5-10 cm de profundidad).
- 5) Matorral Rozado y sin pastoreo (MRO). Dos niveles de muestreo: nivel superficial (0-5 cm) y fondo (5-12 cm de profundidad).
- 6) Bosque Incipiente (BIN). Tres niveles de muestreo: nivel superficial (hojarasca, 2-3 cm), nivel intermedio (3-8 cm, capa de material orgánico en descomposición avanzada y

prácticamente compactada) y fondo (8-12 cm de profundidad).

- 7) Bosque Medianamente Maduro (BMM). Tres niveles de muestreo: hojarasca (2-3 cm), intermedio (3-9 cm) y fondo (9-13 cm).
- 8) Borda entre el Bosque Medianamente Maduro y el Matorral Rozado (BBM). Tres niveles de muestreo: superficial (0-3 cm), intermedio (3-8 cm) y fondo (8-12 cm).

El muestreo del banco de semillas se realizó aleatoriamente dentro de cada comunidad seleccionada por medio de pequeños pozos con dimensiones aproximadas de (17.5 x 17.5 x profundidad arriba señalada), obteniéndose un total de 30 muestras para cada condición. Una condición se definió como cada uno de los niveles de suelo muestreado correspondiente a las ocho comunidades. Esto es, 510 muestras distribuidas entre 17 condiciones (estratos) con 30 muestras para cada condición. El área total muestreada por condición fue de 0.91m<sup>2</sup>, que al sumarlos para las 8 condiciones dieron un total de 7.35 m<sup>2</sup>. La profundidad elegida en cada caso se aplicó por considerar que en ella había claras diferencias en cuanto a composición del material que la forma y principalmente por considerar que es la profundidad en estado natural donde las especies son potencialmente capaces de germinar exitosamente (Kellman 1974), aunque se reconoce que algunos trabajos de índole similar han encontrado bancos de semillas hasta los 20 cm de profundidad. El muestreo del banco de semillas se realizó durante febrero y marzo de 1988, por el equipo de trabajo del proyecto "Ecología de Bosques Templados". Las muestras se envasaron individualmente en bolsas de polietileno debidamente etiquetadas.

para su traslado al laboratorio del CIES, en donde se determinó el peso de cada muestra y se limpiaron de materiales grandes tales como piedras, hojas rames, raíces, etc. para después permanecer envasadas esperando el momento de distribuir las en los bancales de germinación.

## 2.2. Establecimiento de bancales de germinación y la evaluación de sus plántulas

Se construyeron 16 bancales de madera de (150 x 75 x 11 cm). Cada bancel fue dividido en 36 cuadros de (17 x 16 cm; Forcella 1984, señaló para un pastizal del sureste de Australia, que un área superficial de suelo de 200 cm<sup>2</sup> a una profundidad de 10 cm, era suficiente para obtener una muestra individual representativa del número de taxa en el banco de semillas). La subdivisión de cada cuadro se realizó por cuadrículado de los bancales, colocando clavos a lo largo y ancho de puntos medidos y unidos por medio de hilos de alambre tensado. Sobre el fondo de los bancales se esparció una capa uniforme de 10 cm de arena de río y sobre ésta se distribuyó cada una de las 30 muestras de cada condición y dentro de un bancel respectivo y asignado aleatoriamente. Se establecieron dos testigos permanentes sobre cajas de madera de (40 x 40 cm c/u), conteniendo suelo secado en un horno de convección (NAPCO Mod. 603) durante 48 horas a 100-150°C, para matar cualquier semilla presente en el suelo y poder observar si existía invasión por lluvia de semillas durante el tiempo de evaluación de los bancales.

Una vez que quedaron establecidos, se protegieron contra la depredación de aves por medio de una malla de alambre colocada



sobre ellos, y todos los bancales fueron ubicados en un jardín de observación en abril de 1988, donde se les proporcionaron condiciones naturales y favorables de luz, así como de un riego con regadera de jardinero (60 litros/semana/bancal) a fin de mantener condiciones deseables que estimularan la germinación de las semillas contenidas en las muestras. Desde el principio de la germinación de las primeras plántulas aparecieron algunos pocos insectos (orugas, áfidos, etc.) que dañaban a las mismas, por lo que se decidió controlarlos con aplicación ocasional de un insecticida comercial, aunque más frecuentemente el control se realizó por retiro manual de ellos.

La evaluación del contenido de plántulas presentes en los bancales se inició en la última semana de julio de 1988, cuando había un número suficientemente grande y con características morfológicas definidas de muchas plántulas susceptibles de ser reconocidas. La evaluación se llevó a cabo removiendo y contando las plántulas germinadas, método probado por muchos autores y adecuado para casos en donde se involucra una gran cantidad de muestras (Guevara y Gómez-Pompa 1972, 1976, Kellman 1974, Thompson y Grime 1979, Epp 1987). Para cada evaluación se obtuvo un inventario de las plántulas retiradas, asignándoseles un número progresivo conforme fueron apareciendo especies nuevas en el desarrollo de las evaluaciones. En una libreta de registro se anotó la fecha de evaluación, número de muestra, especies, individuos por especie para cada periodo de evaluación, así como las características fisionómicas más importantes y reconocibles en las plántulas, que ayudaron para su posterior determinación botánica. Simultáneamente se colectaron individuos por cada

especie registrada y se elaboró un catálogo de plántulas, al tiempo que algunos individuos se trasplantaron a vasos de plástico donde se observó su crecimiento hasta la madurez para la determinación botánica precisa en herbario.

Los periodos de muestreo quedaron comprendidos entre finales de julio de 1988 y finales de enero de 1989. Se decidió suspender las evaluaciones luego que no se observó germinación de nuevas plántulas después de haber evaluado y retirado las anteriores (finales de enero de 1989). A mediados de septiembre de 1988, cuando se inició la producción de semillas de muchas anuales en los alrededores del jardín de observación, se decidió controlar y evitar una lluvia de semillas hacia el interior de los bancales por medio de la colocación de una cubierta de plástico transparente, lo que además ayudó a controlar la pérdida de humedad por evaporación. Con la protección de la cubierta plástica se intentó también provocar el rompimiento de algunos mecanismos de latencia de las semillas enterradas como respuesta a los incrementos en la humedad y temperatura.

La determinación botánica de las plántulas se realizó conjuntamente con la determinación de los ejemplares de colecta de las especies registradas en los muestreos de la estructura de la vegetación del mismo sitio de estudio, dentro del grupo de trabajo con el que se participa. La mayor parte de las determinaciones las realizó el Sr. José D. García Pérez, del Herbario-Hortorio del Colegio de Postgraduados (CHAPA), Chapingo, México. Otra parte del material se determinó por cotejo con ejemplares de otros herbarios como el del CIES y el del Instituto

de Historia Natural, en Tuxtla Gutiérrez.

### 2.3. Evaluación de la lluvia de semillas

Para evaluar la lluvia de semillas en ambientes abiertos, tales como los de pastizales y matorrales, se han ideado trampas especiales y relativamente efectivas en la captura de semillas a base de materiales adhesivos (Werner 1975, Rabinowitz y Rapp 1980, Huenneke y Graham 1987, Peart 1989). Para nuestras evaluaciones se utilizaron dos tipos de trampas: el primero a base de trampas adhesivas, muy eficiente para capturar semillas pequeñas y/u ornamentadas (Huenneke y Graham 1987), que consistió de pequeños rectángulos de cartón grueso (20 x 10 cm) impermeabilizados con aceite de desecho automotriz y cubiertos con una capa uniforme de material adhesivo (grasa blanca para engranes). Se utilizaron un total de 20 trampas para las mismas comunidades sucesionales del muestreo del banco de semillas (MRD, BIN y BMM, ver apartado 2.1 de esta sección para el significado de las siglas), para cada periodo de muestreo. Dado que en las condiciones de PAS y MAT, el ganado y el pastores, provocaron una pérdida considerable de las trampas en la primera evaluación (agosto; cuando las trampas se colocaron durante 120 horas), se decidió colocarlas nuevamente pero por periodos de 24 horas durante dos días consecutivos. El periodo de permanencia de las trampas en las condiciones de MRD, BIN y BMM fue de 120 horas para cada periodo de evaluación. La distribución de las trampas en todas las comunidades se hizo en forma dirigida. Se trazaron dos líneas imaginarias sobre la parte más larga de la comunidad en cuestión (Fig. 3), excepto para el MRD, donde sólo se trazó

una línea, y las trampas fueron colocadas sobre ellas a distancias de 5m. Estas quedaron fijas al suelo por medio de grapas de alambre. Todas las trampas al momento de retirarse del campo se manejaron separadamente y se envasaron en bolsas de polietileno debidamente etiquetadas y trasladadas inmediatamente al laboratorio del CIES.

El otro tipo de trampa para semillas consistió de 30 platos de cartón de 20 cm de diámetro fijos al suelo con ayuda de grapas de alambre y cubiertos con una capa ligera de hojarasca previamente limpiada. Este tipo de trampas se colocaron en las condiciones de B1N y BMM (30 en cada comunidad), con lo que se pretendió evaluar la lluvia de semillas con tamaños relativamente grandes, incapaces de quedar retenidas en las trampas adhesivas. Se intentó mantener estas trampas permanentemente en el campo y sólo revisarlas para retirar y evaluar las semillas presentes, limpiarlas, o en su defecto, sustituirlas por unas nuevas si estaban muy deterioradas. Las intensas lluvias de agosto a noviembre hicieron prácticamente imposible el uso de este tipo de trampa, sufriendo una pudrición y daño por roedores, sin contar con el hurto de varias de ellas y la dificultad para reubicarlas por lo que se evitó el utilizarlas hasta febrero de 1989.

Simultáneamente con la colocación y retiro de las trampas se llevaron a cabo colectas de semillas y de algunos frutos de las especies presentes en cada comunidad con la finalidad de elaborar un catálogo de semillas, el cual se utilizó como guía para la determinación de las semillas presentes en las trampas.

Cada trampa se revisó con un microscópio estereoscópico, y con la ayuda de agujas de disección se retiraron y cuantificaron

las semillas adheridas. La determinación de las semillas se realizó por cotejo con el catálogo de semillas y ocasionalmente por pruebas de germinación. Cabe mencionar que se observaron problemas en la germinación de las semillas retiradas de las trampas, posiblemente en respuesta al daño provocado por el contacto con la grasa.

#### 2.4. Análisis de la información

La información obtenida en el campo y laboratorio se incorporó a un banco de datos con el programa 1-2-3 LOTUS en una microcomputadora IBM-PS/2 para posteriormente copiarlos en una hoja electrónica para el programa STATGRAFICS con el que se realizaron los análisis estadísticos respectivos. Se utilizó la prueba Ji-cuadrada de homogeneidad (Siegel 1956; pág. 175-179) para las comparaciones entre las formas de vida entre los estratos. Una prueba de máxima verosimilitud (Zar 1984; págs. 52-53) se utilizó para determinar la heterogeneidad entre las formas de crecimiento de las especies contenidas en el banco y en la estructura de la vegetación por comunidades en conjunto. Para evaluar la similitud florística entre las comunidades, se calcularon índices de similitud de Motyka et al. (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974; pág. 219). Se efectuaron análisis de varianza no paramétricos (prueba de Kruskal-Wallis; Steel y Torrie 1980; págs. 544-545) para las comparaciones de abundancia tanto en lluvia como en el banco de semillas, seguidos de pruebas de comparación múltiple de Dunn, para las cuales el valor de significación se redujo precautoriamente en función del número de tratamientos (Daniel 1978, pág. 211-214).

## RESULTADOS

### 1. BANCO DE SEMILLAS

#### 1.1. Composición florística

Se registraron 118 especies germinadas en las 510 muestras de suelo de las ocho condiciones sucesionales evaluadas (Cuadro 1), correspondientes a 33 familias botánicas (Cuadro 2). Las familias mayormente representadas en el banco de semillas fueron: COMPOSITAE (27.11%), GRAMINEAE (15.25%), LEGUMINOSAE (5.08%), Y RUBIACEAE (4.23%). Estas cuatro familias contribuyeron con más del 50% de la composición florística de las muestras de bancos de semillas de las comunidades en conjunto. Un total de 18 familias estuvieron representadas por sólo una especie (Cuadro 2). El Apéndice 1 muestra la lista por familias de todas las especies vegetales mencionadas en este trabajo, incluyendo aquellas encontradas en el banco y lluvia de semillas, así como aquellas registradas en la estructura de la vegetación.

El Matorral Rozado (MRO) presentó con sus estratos conjuntamente el número más alto con 74 especies germinadas (62.71%). En contraste, el Campo de Cultivo (CUL), con 40 especies registradas, significó el (33.89%) de la composición florística total (Fig. 4). Se observó un incremento en el número de especies en el banco conforme avanzó la edad de la vegetación a partir del CUL hasta el MRO donde se encontró el máximo de especies. En la condición sucesional siguiente (Bosque Incipiente, BIN) se presentó una disminución en el número de especies (53) con respecto a las del MRO (74), para luego observarse un ligero incremento en el Bosque Medianamente Maduro

**Cuadro 1.** Especies presentes en las ocho comunidades sucesionales evaluadas, según el orden de colecta en los bancos de germinación (CUL= Campo de Cultivo, CAB= Campo Abandonado, PAS= Pastizal, MAT=Materral, MRO=Materral Rozado, BIN= Bosque Incipiente, BMM= Bosque Medianamente Maduro, BBM= Borde del Bosque Medianamente Maduro. H=herbáceas; S=arboustos; A=Arboles; 1=anual; 2=perenne.

F. de No. VIDA	ESPECIE	CUL	CAB	PAS	MAT	MRO	BIN	BMM	BBM
1 H	1 CRUCIFERAE 1			1		1			
2 H	2 Cyperus sp. 1	1	1	1	1	1	1	1	1
3 H	1 Sonchus oleraceus	1	1	1	1	1	1	1	1
4 H	1 Bromus sp.	1	1	1	1	1		1	1
5 H	1 Poa annua	1	1	1	1	1	1	1	1
6 H	1 Galinsoga quadriradiata	1	1	1	1	1	1	1	
7 H	1 Cymbopogon commelinoides	1	1	1	1	1			
8 H	1 Tagetes filifolia	1	1	1	1	1			
9 H	1 Plantago austreitis ssp. hirtella	1		1	1	1			1
10 H	1 Solanum americanum						1	1	1
11 H	1 Sigesbeckia jorullensis					1		1	1
12 H	1 Chenopodium album					1			
13 H	2 Pennisetum clandestinum		1	1		1			
14 H	1 Oxalis corniculata	1	1	1	1	1	1	1	1
15 H	1 Panicum sp. 1	1	1	1	1	1	1	1	1
16 H	1 Galium uncinatum					1			
17 H	2 Cologania sp.					1			
18 H	2 Cologania broussonetii					1			
19 H	1 Digitalis ciliaris	1		1	1	1		1	1
20 H	1 Alchemilla spp. *	1	1	1	1	1	1	1	1
21 H	2 Desmodium sp.					1			
22 H	2 Stachys sp.			1	1	1	1	1	1
23 H	1 Gnaphalium sp. 1	1	1	1	1	1	1	1	1
24 H	1 Euphorbia sp.	1	1	1	1	1			
25 H	1 Especie 25			1	1	1	1		1
26 H	1 Setaria geniculata	1	1	1	1	1			
27 S	2 Rubus spp. **			1	1	1	1	1	1
28 H	1 COMPOSITAE 1	1	1	1	1	1	1	1	1
29 H	2 Cyperus sp. 2				1	1	1	1	1
30 H	1 Eragrostis sp.	1	1	1	1	1	1	1	1
34 H	2 Dichondra sericea	1	1	1	1	1	1	1	1
35 H	1 Bidens ostruthioides				1	1	1	1	1
36 H	1 Trisetum irezuense			1	1	1	1	1	1
37 H	1 Echeandia sp.	1		1	1	1	1	1	1
38 H	1 Phytolacca icosandra	1	1	1	1	1	1	1	1
39 S	2 Baccharis vaccinioides	1	1	1	1	1	1	1	1
40 H	1 Jaegeria hirta	1	1	1	1	1		1	1
41 H	1 Aegopogon cenchroides	1	1	1	1	1		1	1
42 H	1 Vulpia bromoides			1	1	1		1	1
43 H	1 Especie 43					1		1	1
44 H	1 Galium eschenbornii					1			

## Cusidro 1. (continuación)

F. de No. VIDA	ESPECIE	CUL	CAB	PAS	MAT	MRO	BIN	BMM	BBM
45 H	2 <i>Brachypodium mexicanum</i>					1		1	1
46 H	1 <i>Bidens triplinervia</i>		1	1	1	1			
47 H	1 <i>Tritolium amabile</i>			1	1	1			
48 H	1 COMPOSITAE 2	1	1	1	1	1	1	1	1
49 H	1 <i>Didymaea aff. microphylla</i>	1	1	1	1	1	1	1	1
50 H	1 <i>Sporobolus indicus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1
51 H	1 <i>Geranium vulcanicola</i>					1			
52 H	1 <i>Solanum</i> sp.					1			
53 H	1 <i>Amaranthus hybridus</i>				1	1		1	1
54 H	1 UMBELLIFERAE		1						1
55 H	1 <i>Crusea diversifolia</i>		1			1		1	1
56 H	1 <i>Oenothera pubescens</i>	1	1	1	1	1	1	1	1
57 H	1 <i>Gnaphalium</i> sp. 2	1	1	1	1	1	1	1	1
58 H	2 <i>Smilax jalapensis</i>						1	1	1
59 H	1 Especie 59	1		1	1	1	1	1	1
60 H	2 <i>Orthrosanthus exsertus</i>		1	1	1	1	1	1	1
61 H	1 <i>Dalea leporina</i>								1
63 H	1 <i>Lepidium</i> sp.	1	1	1	1	1	1	1	1
64 S	2 <i>Eupatorium</i> sp.				1		1	1	1
65 H	1 Especie 65					1		1	1
66 H	1 <i>Pharbitenium</i> sp.		1					1	1
67 H	1 CRUCIFERAE 2					1		1	1
68 H	1 Especie 68							1	1
69 H	2 <i>Muhlenbergia vaginata</i>		1		1	1	1	1	1
70 H	1 COMPOSITAE 3		1		1				
71 H	1 <i>Crotalaria quercetorum</i>			1				1	1
72 H	1 <i>Ternstroem officinale</i>			1					
73 H	1 <i>Satureja</i> sp.			1	1	1			1
74 S	2 <i>Paspalum jaliscanum</i>	1		1	1				
75 H	1 <i>Salvia</i> sp.						1		
76 H	1 <i>Zexmenis guatemalensis</i>		1	1			1	1	
77 H	1 COMPOSITAE 4			1					
78 S	2 <i>Solanum ocraceo-ferrugineum</i>			1	1			1	1
79 H	1 COMPOSITAE 5			1					
81 H	1 Especie 81				1	1		1	
82 H	1 GRAMINEAE 1				1		1		
83 H	2 <i>Echeandia macrocarpa</i>					1			
84 H	2 <i>Stachys coccinea</i>					1			
85 S	2 <i>Eupatorium ligustrinum</i>					1	1	1	1
86 H	1 <i>Stevia serrata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1
87 H	1 <i>Stevia ovata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1
88 S	2 <i>Monnina xalapensis</i> var. <i>chispensis</i>						1	1	1
89 H	1 <i>Agrostis</i> aff. <i>hiemalis</i>					1			
90 H	1 <i>Spilanthes oppositifolia</i>	1	1	1	1				
91 H	1 <i>Hidrocotyle umbellata</i>					1	1	1	
92 S	2 <i>Eupatorium mairetianum</i>					1	1	1	1
93 H	1 Especie 93					1	1	1	1
94 H	1 <i>Micropleura ranifolia</i>			1	1	1			



Cuadro 1. (continuacion)

F. de No. VIDA	ESPECIE	CUL	CAB	PAS	MAT	MRO	BIN	BMM	BBM
95 H	1 <i>Commelina erecta</i> var. <i>angustifolia</i>								1
96 H	1 <i>Piqueria</i> sp.	1		1	1		1	1	1
97 H	1 COMPOSITAE 6							1	1
98 A	2 <i>Buddleia cordata</i>						1	1	1
99 S	2 <i>Senecio barbe-johannis</i>								1
100 H	1 <i>Physalis philadelphica</i>					1			
101 H	2 <i>Cyperus</i> sp. 3	1			1			1	1
102 A	2 <i>Rapanea juergensenii</i>							1	1
103 H	1 <i>Lantana</i> sp.		1					1	
104 H	1 Especie 104	1			1	1	1	1	
105 H	2 <i>Triumfetta columneris</i>				1		1	1	
106 H	1 COMPOSITAE 7	1	1				1	1	1
107 H	2 <i>Ipomoea</i> sp.						1		
109 H	1 <i>Paspalum</i> sp.	1		1	1				
110 S	2 <i>Fuchsia</i> sp.						1	1	1
111 H	1 Especie 111						1		
112 H	1 <i>Borreria laevis</i>								1
113 S	2 <i>Rubus sordidus</i>								1
114 H	1 <i>Piqueria pilosa</i>	1							
115 H	1 Especie 115								1
120 H	1 <i>Triniochloa olipoides</i>		1						
126 H	2 <i>Adiantum</i> sp.					1			
132 H	1 Especie 132				1	1			
133 H	1 COMPOSITAE 8								1
134 A	2 <i>Crataegus pubescens</i>					1	1		
135 H	2 <i>Echeveria</i> sp.								1
136 H	2 <i>Peperomia galioides</i>								1
137 H	1 COMPOSITAE 9							1	
138 H	1 <i>Cirsium</i> sp.					1			

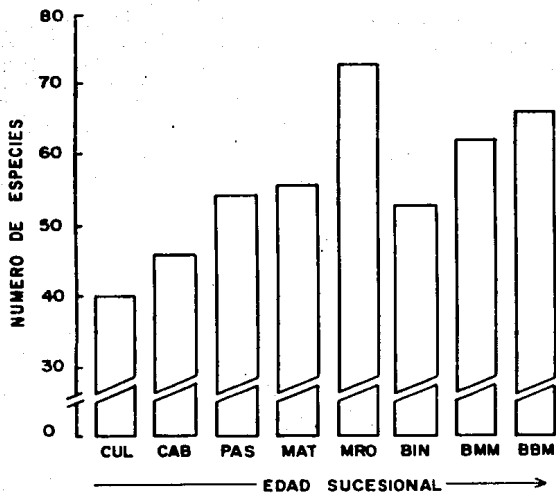
\* Incluye *Alchemilla sphaenoides* y *A. pectinata*

\*\* Incluye *Rubus adenotrichus*, *R. coriifolius* y *R. pringlei*

Cuadro 2. Relación de Familias, Número de especies y su contribución en porcentaje al total de especies registradas en el banco de semillas de las ocho comunidades sucesionales evaluadas asociadas a bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas.

FAMILIA	No. DE ESPECIES	PORCENTAJE	PORCENTAJE ACUMULATIVO
COMPOSITAE	32	27.11	27.11
GRAMINEAE	18	15.25	42.37
LEGUMINOSAE	6	5.08	47.45
RUBIACEAE	5	4.23	51.69
LABIATAE	4	3.38	55.08
ROSACEAE	4	3.88	55.47
SOLANACEAE	4	3.88	61.86
CRUCIFERAE	3	2.54	64.40
CYPERACEAE	3	2.54	66.94
EUPHORBIACEAE	3	2.54	69.49
UMBELLIFERAE	3	2.54	72.03
COMMELINACEAE	2	1.69	73.72
CONVOLVULACEAE	2	1.69	75.42
LILIACEAE	2	1.69	77.11
ONAGRACEAE	2	1.69	78.81
AMARANTHACEAE	1	0.84	79.66
AMARILLYDACEAE	1	0.84	80.50
CHENOPODIACEAE	1	0.84	81.35
CRASSULACEAE	1	0.84	82.20
GERANIACEAE	1	0.84	83.05
IRIDACEAE	1	0.84	83.89
LOGANIACEAE	1	0.84	84.74
MALVACEAE	1	0.84	85.59
MYRSINACEAE	1	0.84	86.44
OXALIDACEAE	1	0.84	87.28
PHYTOLACCACEAE	1	0.84	88.13
PLANTAGINACEAE	1	0.84	88.98
POLYGALACEAE	1	0.84	89.83
POLYPODIACEAE	1	0.84	90.67
PIPERACEAE	1	0.84	91.52
SMYLACEAE	1	0.84	92.37
TILIACEAE	1	0.84	93.22
VERBENACEAE	1	0.84	94.06
Indeterminadas	7	5.93	99.99
TOTAL	118	100.00	100.00

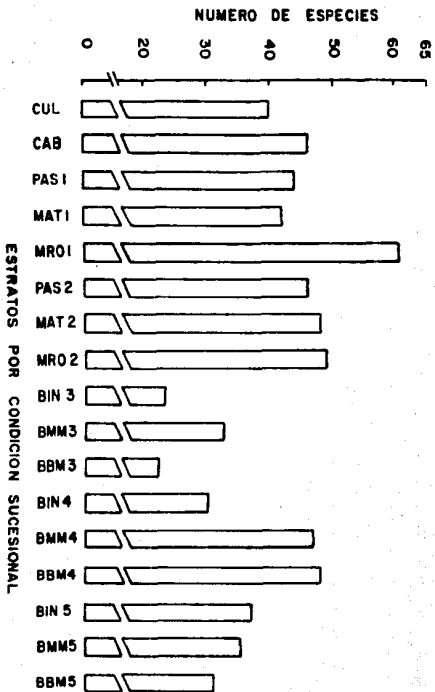
Figura 4. Número de especies registradas en el banco de semillas en las comunidades sucesionales evaluadas: CUL=Campo de Cultivo; CAB= Campo Abandonado; PAS= Pastizal; MAT= Matorral; MRO= Matorral Rozado; BIN= Bosque Incipiente; BMM= Bosque Medianamente Maduro; BBM= Borde del Bosque Medianamente Maduro



(BMM). Estas diferencias en el número total de especies por condición fueron significativas (Ji-cuadrada para homogeneidad = 14.74, 7 g.l.,  $P=0.049$ ; Siegel 1956).

En relación con el número de especies presentes en el banco de cada uno de los diferentes estratos de cada condición sucesional, la mayor riqueza de especies germinadas ocurrió en la capa superficial del MRO, donde aparecieron 61 de las 74 especies registradas para toda la condición, mientras que la menor cantidad de especies (21) se detectó en el estrato superficial del Borde del Bosque Medianamente Maduro (BBM, Fig. 5). Los estratos superficiales o de hojarasca de las comunidades arboladas (BIN, BMM, BBM) fueron consistentes en presentar un número pequeño y menor de especies en cada condición respectiva. En cambio, los estratos intermedios fueron los que acumularon un mayor número de especies, superando al de los estratos más inferiores. La excepción fue para el BIN en donde se registraron más especies en el estrato inferior (Fig. 5). En las comunidades abiertas sucesionalmente intermedias, tales como el PAS, MAT y MRO no se presentaron diferencias notables en el número de especies entre las dos capas (superficial y de fondo) que se pudieron obtener en estas comunidades (Fig. 5). El número de especies no fue heterogéneo entre condiciones para las comunidades con dos (Ji-cuadrada para homogeneidad = 1.7, 2 g.l.,  $P>0.05$ ) o tres estratos (Ji-cuadrada = 5.64, 4 g.l.,  $P>0.05$ ). Asimismo, las condiciones sucesionalmente tempranas (CUL y CAB), con 40 y 44 especies, respectivamente, fueron homogéneas entre sí (Ji-cuadrada = 0.41, 1 g.l.,  $P>0.05$ ).

Figura 5. Especies registradas en el banco de semillas en los diferentes estratos de las ocho comunidades sucesionales evaluadas. 1= estrato superficial; 2= estrato de fondo; 3= capa de hojarasca; 4= estrato intermedio; 5= estrato inferior.






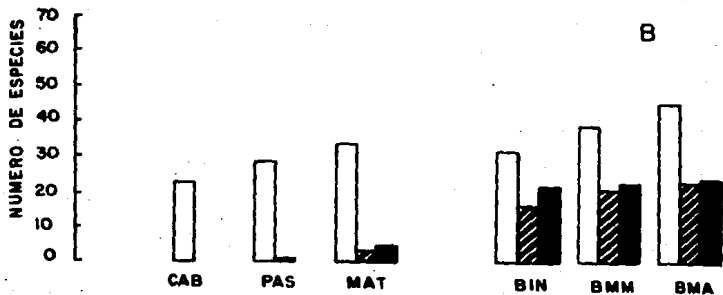
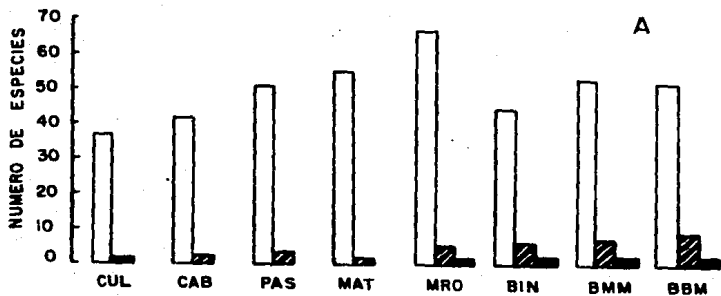
## 1.2. Forma de vida de las especies germinadas

Para las comunidades en conjunto la mayor proporción de las semillas germinadas fue de especies herbáceas (88.9%), seguida por la de arbustos (8.4%) y finalmente la de árboles (2.5%). La distribución de las semillas en el banco de acuerdo a sus hábitos de crecimiento, fue homogéneo entre condiciones sucesionales (prueba de máxima verosimilitud, donde  $G = 19.21$ , 14 g.l.,  $P < 0.05$ ; Zar 1984, Pág. 52-53). Para cada una de las condiciones sucesionales, la contribución de los arbustos o árboles fue igualmente escasa o nula en comparación con la proporción elevada de las semillas de especies herbáceas (Fig. 6a).

La Fig. 6b muestra las formas de crecimiento herbáceo, arbustivo y arbóreo de las especies registradas en la evaluación de la vegetación en las comunidades de CAB, PAS, MAT, BIN, BMM y BMA (BMA es Bosque Maduro, comunidad no incluida en el muestreo del banco de semillas). A diferencia de lo observado en el banco, la contribución de los arbustos y árboles se incrementó con el desarrollo de la vegetación, siendo significativamente diferente entre las comunidades sucesionales ( $G = 72.42$ , 10 g.l.,  $P < 0.001$ ). Al mismo tiempo, se observó un incremento en el número de especies conforme avanzó la edad sucesional. En el Campo de Abandono (CAB) se registraron 23 especies (todas ellas herbáceas), mientras que la más rica en especies fue el BMA con 91 especies (44 herbáceas, 23 arbustos y 24 árboles). El estrato arbustivo se hace evidente desde la comunidad de PAS donde aparecen individuos jóvenes de Baccharis vaccinioides. El estrato de árboles inicia su establecimiento desde el MAT donde aparecen individuos juveniles de especies como Quercus laurina, Q. rugosa,



Figura 6. Forma de vida de las especies, herbáceas , arbustos , y arboles , encontradas en A: banco de semillas (CUL, CAB, PAS, MAT, MRO, BIN, BMM, BBM) Y B: las evaluadas en la estructura de la vegetación (CAB, PAS, MAT, BIN, BMM, BMA)



Q. griseifolia, Pinus spp. (Apéndice 2).

La composición de especies en el banco de semillas se clasificó también de acuerdo a si eran anuales o perennes (Cuadro 1). Al respecto, cuando se comparó el contenido de las especies entre condiciones por separado, se encontró que el CUL fue homogéneo con las condiciones de CAB, PAS, MAT y MRO (todas las Ji-cuadrada con 1 g.l. y  $P > 0.05$ ). En cambio, en esta misma comunidad (CUL) la proporción de especies anuales fue mayor que la de las especies perennes al compararse con las comunidades arboladas de BIN (Ji-cuadrada = 6.77, 1 g.l.,  $P < 0.01$ ), BMM (Ji-cuadrada = 4.08, 1 g.l.,  $P < 0.05$ ) y BBM (Ji-cuadrada = 4.84, 1 g.l.,  $P < 0.05$ ). El CAB sólo presentó diferencias significativas con el BIN (Ji-cuadrada = 4.14, 1 g.l.,  $P < 0.05$ ). El PAS fue heterogéneo en la presencia de especies anuales y perennes en el banco de semillas con respecto a BIN y BMM (Ji-cuadrada = 5.07, 1 g.l.,  $P < 0.05$  y Ji-cuadrada = 4.68, 1 g.l.,  $P < 0.05$ , respectivamente). El MAT fue también diferente con el BIN (Ji-cuadrada = 3.90, 1 g.l.,  $P < 0.05$ ). Las condiciones arboladas BIN, BMM y BBM fueron homogéneas entre sí ( $P > 0.05$ ) para la proporción entre estas formas de vida. Estas tres condiciones presentaron más especies perennes que anuales, con respecto a las comunidades sucesionalmente tempranas, en donde se observó lo inverso.

1.3. Distribución de las especies germinadas entre las condiciones sucesionales.

De acuerdo con el registro de especies en todas las comunidades se pudieron distinguir a 20 especies que estuvieron presentes en las ocho comunidades evaluadas (Cuadro 3). La mayor

proporción de ellas fue de especies herbáceas anuales (85%). De éste conjunto, cuatro germinaron exitosamente en todos los 17 estratos: Sonchus oleraceus, COMPOSITAE 1, Phytolacca icosaandra y el arbusto Baccharis vaccinioides.

Aproximadamente el 79% (94 especies) germinaron en menos del 10% de las 510 muestras evaluadas para el total de comunidades. En cambio, poco menos del 21% de las especies estuvieron presentes en más de 51 muestras (10%). Las especies que se presentaron con mayor frecuencia al sumarse sobre todas las comunidades fueron (Cuadro 3): COMPOSITAE 1, presente en 418 muestras (81.96%); Cyperus sp. 1, germinada en 236 muestras (46.27%); Stachys sp., 227 muestras (44.50%); Didymaea aff. microphylla, 192 muestras (37.64%) y Oxalis corniculata, 160 muestras (31.37%).

Das condiciones sucesionales merecen distinguirse por su contribución a la riqueza de especies de entre todas las comunidades consideradas en su conjunto. Por un lado, el MRD aportó individuos germinados de 12 especies únicamente en esta condición (Cuadro 4). Por el otro, el BBM contribuyó con otras nueve especies almacenadas y viables en el suelo de esta condición (Cuadro 5).

Las comunidades arboladas, sucesionalmente más avanzadas, mostraron también algunas características particulares en cuanto a la germinación de algunas especies. Aunque muy escasa, se observó germinación de las tres únicas especies arbóreas encontradas en el banco de semillas, como Rapanea juergensenii, Crataegus pubescens y Buddleia cordata, y algunas otras especies

Cuadro 3. Frecuencia de las 20 especies más comunes al banco de semillas de las ocho comunidades sucesionales

CUL=Campo de Cultivo; CAB=Campo Abandonado; PAS=Pestizal; MAT=Materral; MRQ=Materral Rozado; BIN= Bosque Incipiente; BMM= Bosque Medianamente Maduro y BEM= Borde del Bosque Medianamente Maduro.

ESPECIE	CUL	CAB	PAS	MAT	MRQ	BIN	BMM	BEM
P <i>Cyperus</i> sp. 1	10	16.67	25	41.67	91.67	46.07	56.67	45.56
A <i>Sonchus oleraceus</i>	6.67	23.33	10	8.33	18.33	11.24	6.67	11.11
A <i>Poa annua</i>	3.33	13.33	15	6.67	36.67	10.11	10	16.67
A <i>Oxalis corniculata</i>	70	73.33	88.33	55	38.33	2.25	4.44	2.22
A <i>Panicum</i> sp.	28	3.33	11.67	51.67	71.67	8.99	2.22	21.11
A <i>Alchemilla sphenocida</i>	16.67	10	18.33	13.33	33.33	4.49	7.78	1.11
A <i>Gnaphalium</i> sp.	3.33	10	10	1.67	36.67	23.5	37.78	20
A COMPOSITAE 1	96.67	73.33	76.67	71.67	78.33	92.13	87.78	76.67
A <i>Eragrostis</i> sp.	46.67	6.67	21.67	8.33	5	1.12	3.33	8.89
P <i>Dichondra sericea</i>	43.33	13.33	38.33	20	8.33	1.12	1.11	1.11
A <i>Phytolacca icogandra</i>	33.33	16.67	30	33.33	41.67	30.34	26.67	31.11
P <i>Baccharis vaccinioides</i>	3.33	3.33	3.33	13.33	33.33	10.1	60	21.11
P COMPOSITAE 2	13.33	10	10	6.67	18.33	16.85	15.96	10
A <i>Didymaea</i> aff. <i>microphylla</i>	86.67	30	88.33	95	45	6.74	8.89	6.67
A <i>Sporobolus indicus</i>	30	6.67	10	21.67	21.67	6.74	11.11	6.67
A <i>Oenothera pubescens</i>	6.67	16.67	1.67	1.67	5.57	3.37	5.56	3.33
A <i>Gnaphalium americanum</i>	13.33	13.33	18.33	48.33	45	25.84	43.33	17.78
A <i>Lepidium</i> sp.	15.67	3.33	20	6.67	6.67	16.85	17.78	6.67
A <i>Stevia serrata</i>	16.67	3.33	3.33	8.33	3.33	3.37	10	5.56
A <i>Stevia ovata</i>	10	3.33	3.33	10	1.67	2.25	2.22	6.67

A=anual; P=perenne

CUADRO 4. Especies encontradas solamente en las muestras del  
Matorral Rozado (MRO). A= Anual; P= Perenne

- A. Chenopodium album L.
- A. Galium uncinulatum DC.
- P. Cologetia sp.
- P. Cologetia broussonetii (Balb.) DC.
- P. Desmodium sp.
- A. Galium sachsenbornii Schauer
- A. Geranium vulcanicicola Small.
- A. Echeandia macrocarpa Greenm.
- P. Stachys coccinea Jacq.
- A. Agrostis aff. hiemalis (Walt.) B.Sp.
- A. Physalis philadelphica Lamp.
- P. Adiantum sp.

CUADRO 5. Especies encontradas solamente en las muestras del  
Borde de Bosque Medianamnete Maduro (BBM)

- A. Delea leporina (Ait.) Bullock
- A. Commelina erecta var. angustifolia (Michx.)
- P. Senecio barba-johannis DC.
- P. Borreria laevis (Lam.) Griseb.
- P. Rubus adenotrichus Schlecht.
- A. Euphorbia sp. 3
- A. COMPOSITAE 9
- P. Echeveria sp.
- P. Peperomia gellicoides H.B.K.

arborescentes como Fuchsia sp., Eupatorium mairerianum, E. ligustrinum y Miconia xalapensis var. chiapensis (Cuadro 6).

#### 1.4. Abundancia de semillas

Los valores de abundancia se calcularon con un factor de estandarización para las 510 muestras que consideró el peso de cada una y la profundidad a la que fue colectada. Los resultados se expresan como el número de semillas contenidas en una lámina de 1 cm de profundidad y 1 m<sup>2</sup> de área (véase Young et al. 1987).

La comunidad que presentó mayor número promedio ( $\pm$  un error estándar) de individuos fue la del BMM (698  $\pm$  76 ind/m<sup>2</sup>, Fig. 7). Las menores densidades de semillas almacenadas en el suelo ocurrieron en las condiciones sucesionalmente tempranas de CUL (111.6  $\pm$  6.5 ind/m<sup>2</sup>) y CAB (91  $\pm$  9.9 ind/m<sup>2</sup>), siendo ambas significativamente diferentes (P < 0.001) con las demás condiciones, en las cuales las densidades de semillas fueron relativamente altas y homogéneas entre sí (Fig. 7; Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis y prueba de comparación múltiple de Dunn: H=134.85, N=240, P<0.001, Steel y Torrie 1980, Daniel 1978).

Con relación a la densidad de individuos por condición evaluada y por especie germinada la Fig. 8 (a-h) muestra las curvas de rango y abundancia (Whittaker 1965) de cada una de las ocho comunidades sucesionales estudiadas. En todos los casos el patrón corresponde al de la distribución log-normal de Preston (1946, en Whittaker 1965), en la que unas pocas especies son muy abundantes o muy escasas, y la mayoría presentan abundancia intermedia. Los bancos de semilla de todas las condiciones mostraron

CUADRO 6. Especies solamente presentes en muestras de las comunidades arboladas (Bosque Incipiente, Mosque Medianamente Maduro, Borde de Bosque Medianamente Maduro y/o Matorral Rozado \*).

- P. Smilax jalapensis
- P. Buddleia cordata H.B.K.
- P. Fuchsia sp.
- P. Solanum americanum\* Miller
- P. Eupatorium ligustrinum\* DC.
- P. Monnina jalapensis H.B.K. var. chiapensis\* Wendt ined.
- P. Eupatorium meiretianum\* DC.
- P.? Especie 93\*

A= Anual; P= Perenne



Figura 7. Número de individuos/m<sup>2</sup> (media  $\pm$  un error estándar) en el banco de semillas de las ocho condiciones sucesionales evaluadas (CUL, CAB, PAS, MAT, MRD, BIN, BMM y BBM). Se presentan las diferencias entre las condiciones con base en la prueba de Dunn (Daniel 1978) posterior al análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Steel y Torrie 1980). Las condiciones con la misma letra al pie de las barras no difieren significativamente al 0.001.

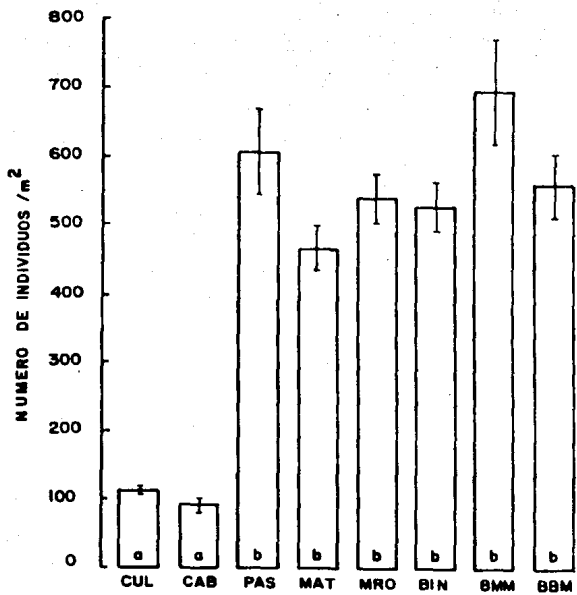
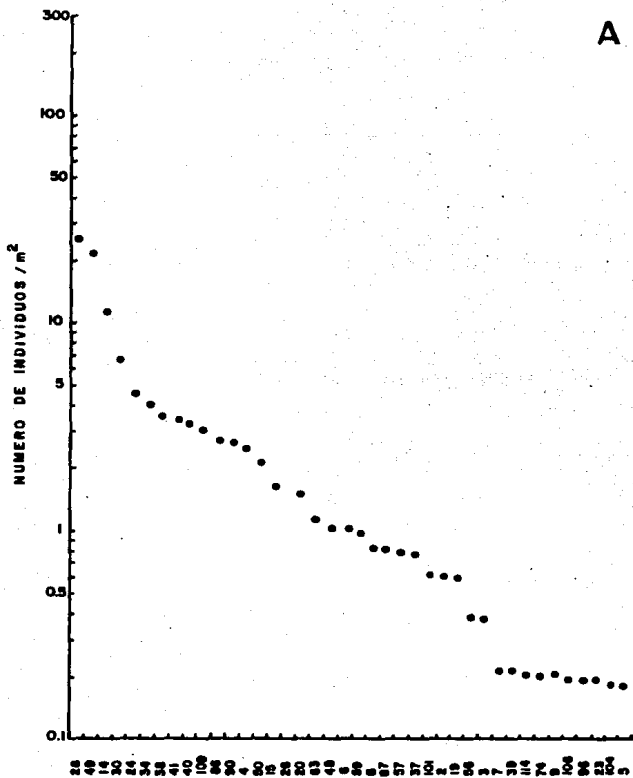
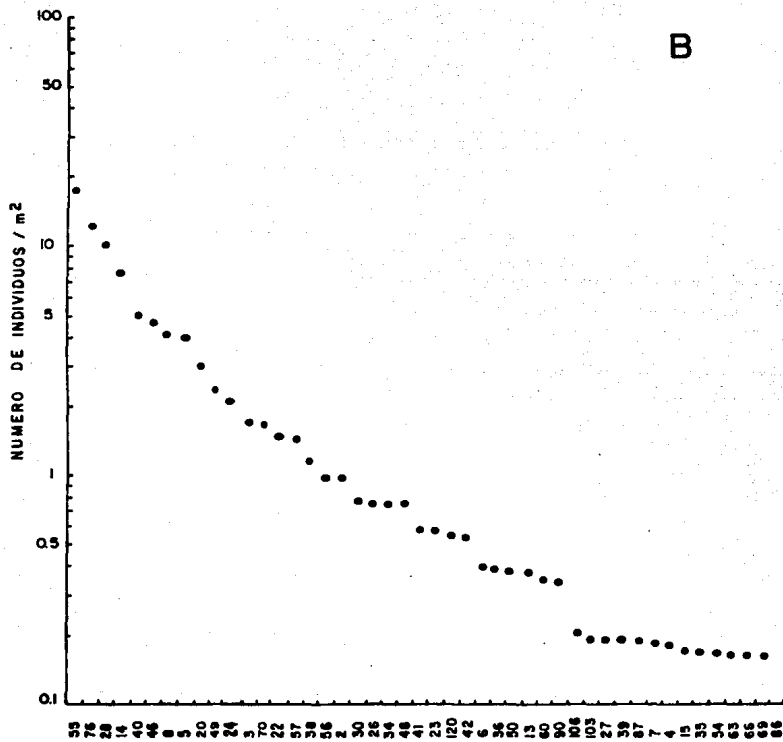
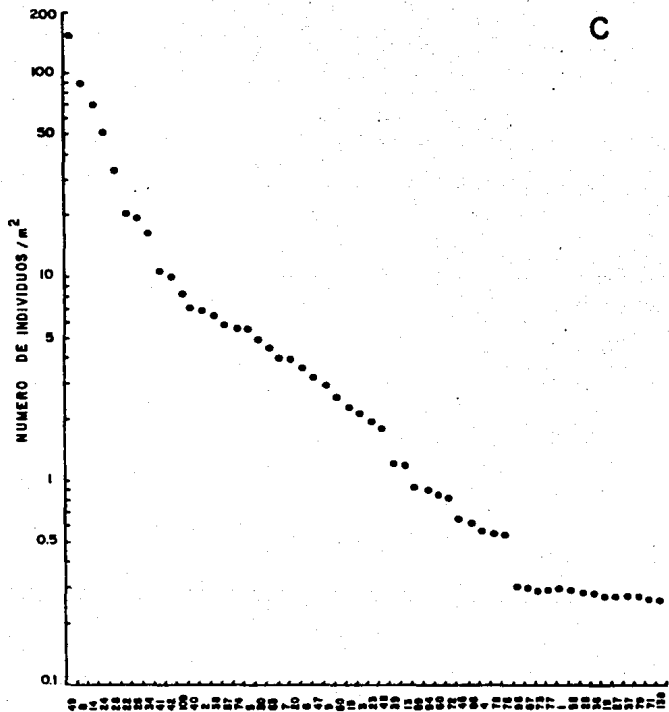
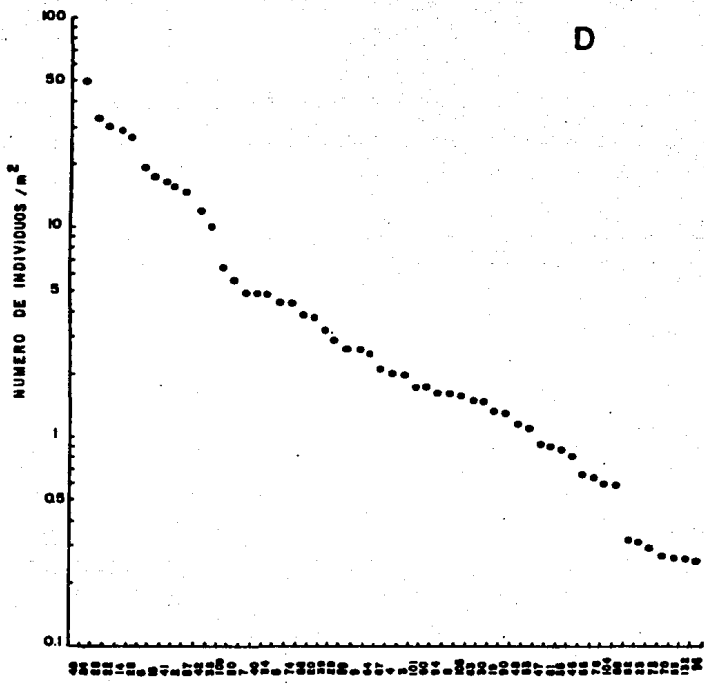


Figura 8. Curvas de rango y abundancia (Whittaker 1965) para las especies presentes en cada condición sucesional evaluada: A= CUL; B= CAB; C= PAS; D= MAT; E= MRO; F= BIN; G=BMM; H= BBM. El nombre de las especies correspondiente al número al pie de las figuras puede obtenerse del Cuadro 1.

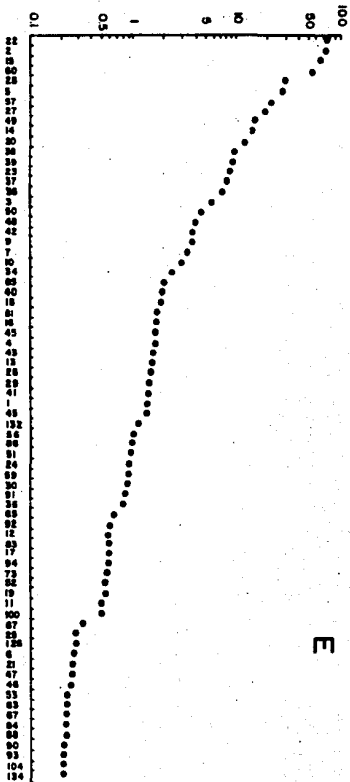






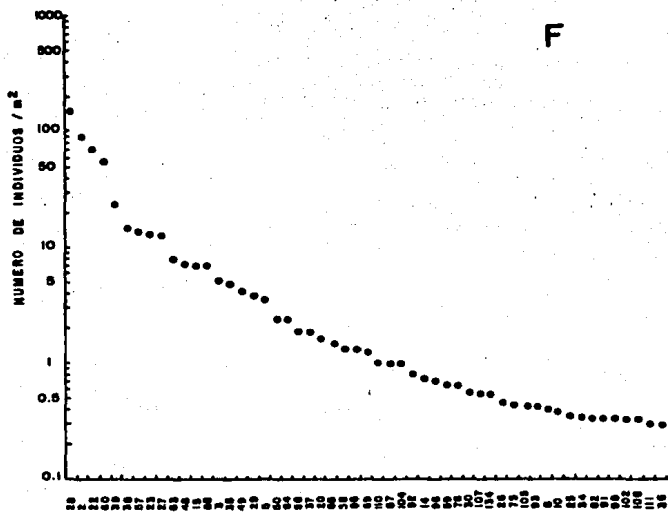


NUMERO DE INDIVIDUOS / m<sup>2</sup>

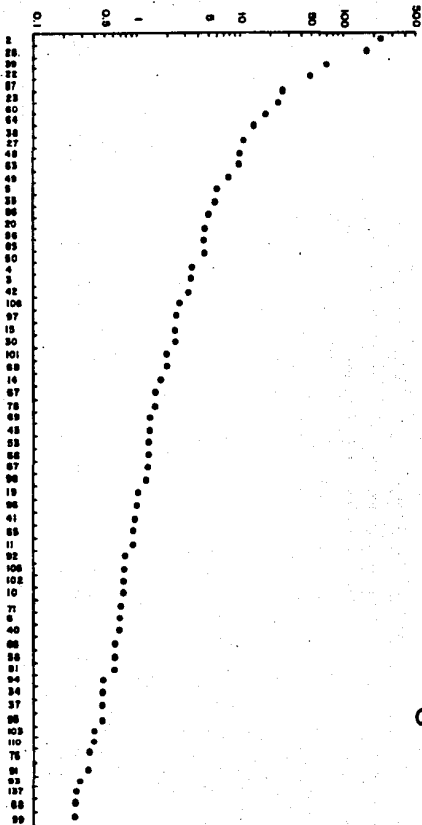


E

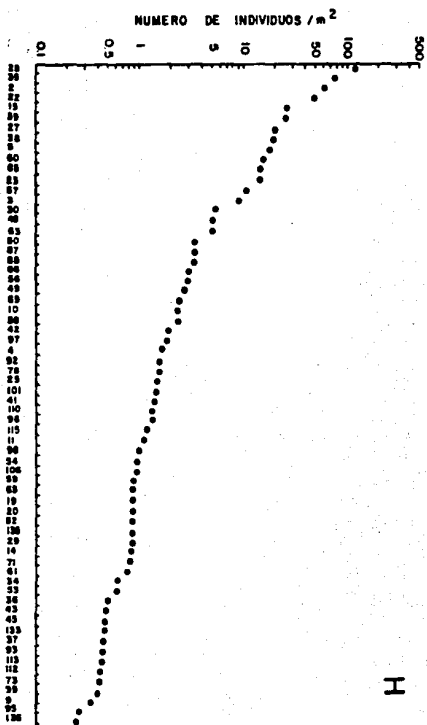




NUMERO DE INDIVIDUOS /m<sup>2</sup>



6



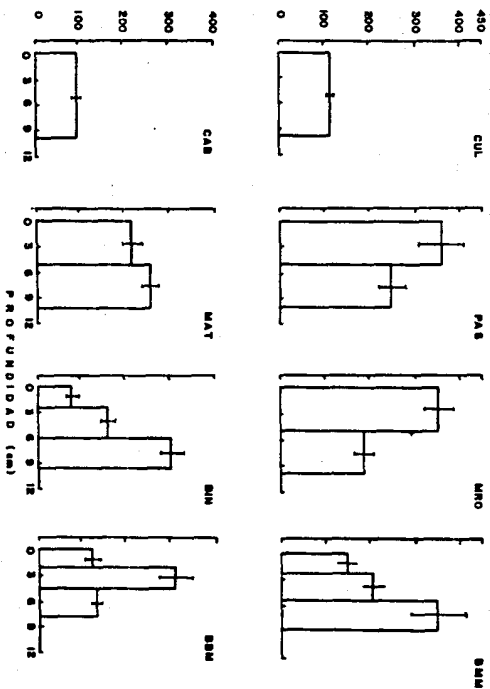
H

que unas pocas especies (3-4) presentaron valores muy altos de densidad. El CUL incluyó principalmente a las herbáceas anuales COMPOSITAE 1, Didymaea aff. microphylla, Oxalis corniculata y Eragrostis sp. (éstas especies comprendieron no menos del 57% del total de individuos en esta condición sucesional; Fig 8a). El CAB estuvo dominado por algunas otras herbáceas como Crusea diversifolia, Zexmenia guatemalensis, COMPOSITAE 1 y Oxalis corniculata (52%; Fig 8b); Didymaea aff. microphylla, Tagetes filifolia, Oxalis corniculata y Euphorbia sp. 1 fueron las que dominaron la población de semillas viables en el PAS (60%; Fig. 8c). Para el MAT las que más germinaron fueron las semillas de Didymaea aff. microphylla, Euphorbia sp. 1, COMPOSITAE 1 y Stachys sp. (48%; Fig. 8d). En el MRD además de Stachys sp. y Cyperus sp. 1, las otras dos especies más abundantes fueron Panicum sp. y Orthrosanthus exsertus (51%; Fig. 8e). El BIN fue el sitio donde aparecieron altas densidades de semillas de una especie arbustiva característica de las áreas abiertas: Baccharis vaccinioides, compartiendo las mayores abundancias con otras cuatro herbáceas (75%; Fig. 8f). El BMM tuvo también altas densidades de semillas de Baccharis vaccinioides junto con Cyperus sp. 1, COMPOSITAE 1 y Stachys sp. (71%; Fig. 8g). Finalmente, el BBM fue dominado por COMPOSITAE 1, Bidens ostruthioides, Cyperus sp. 1 y Stachys sp. (55%; Fig. 8h).

Cuando se comparó la abundancia por estratos entre las comunidades (Fig. 9) se hallaron diferencias significativas entre muchos de ellos (Cuadro 7). Al comparar las comunidades con dos estratos se encontró en la capa superficial del PAS y MRD el mayor número de individuos germinados, siendo iguales entre sí y

Figura 9. Número de individuos germinados (media  $\pm$  un error estándar) en los estratos de las comunidades sucesionales CUL, CAB, PAS, MAT, MRO, BIN, BMM y BBM.

NUMERO DE INDIVIDUOS / m<sup>2</sup>



Cuadro 7. Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Steel y Torrie 1980) para la abundancia de semillas/m<sup>2</sup> en los estratos de las condiciones sucesionales evaluadas. Se presenta también la comparación entre ellos con base en la prueba de Dunn (Daniel 1978). Los sitios con la misma letra sobre el renglón no difieren significativamente al 0.037.

ESTRATOS	CUL	CAB	PAS	MAT	MRO	BIN	BPI	BBH
Unico N=60 H=5.73 NS	111.60 (6.48) a	91.01 (9.87) a						
Superficial N=90 H=9.50 **			358.3 (51.49) a	215.3 (27.71) b	353.8 (32.00) a			
Fondo N=90 H=11.80 **			249.8 (30.05) a	257.7 (19.10) a	186.5 (20.15) b			
Superficial N=90 H=9.05 *						75.61 (14.02) b	146.82 (21.04) a	123.57 (17.85) a
Intermedio N=89 H=13.14 *						156.23 (15.92) b	203.2 (23.28) b	307.87 (37.02) a
Fondo N=90 H=27.24 ***						298.10 (26.20) a	347.1 (62.92) a	130.00 (12.04) b

H= Estadístico de la prueba

N= Tamaño de muestra

NS= P>0.05; \*P<0.05; \*\*P<0.01; \*\*\*P<0.001

diferentes del MAT ( $P < 0.037$ ) en donde se registró el menor número de ellos. Para el estrato de fondo, el MRD presentó un número menor de individuos y difirió de los del PAS y MAT ( $P < 0.037$ ) que fueron iguales entre sí. Para las comunidades restantes con tres estratos, el BIN tuvo significativamente ( $P < 0.037$ ) menor número de individuos en el estrato superficial y difirió del mismo en las otras dos condiciones. Para los estratos intermedios y de fondo, el BIN y BMM fueron iguales entre sí y difirieron del BBM ( $P < 0.037$ ). Más individuos germinaron en el estrato intermedio del BBM y un menor número de ellos se concentró en el estrato más inferior (Fig. 9, Cuadro 7).

#### 1.5. Similitud de abundancia de especies entre comunidades

Los valores de densidad se agruparon por comunidad sucesional y se analizó la similitud entre ellas con base en el Índice de Similitud de Motyka *et al.* (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). En general, se encontró baja similitud (<40%) en la composición y abundancia de especies de las comunidades sucesionales tempranas como CUL y CAB con respecto a las demás (Cuadro 8). En contraste, se obtuvieron índices de similitud intermedios (60-68%) de las comunidades de PAS y MAT al compararse cada una con las comunidades arboladas de BIN, BMM y BBM. Los mayores valores del índice (>80%) se presentaron para las comunidades sucesionalmente más avanzadas (Cuadro 8).

#### 1.6 Patrones de abundancia de las especies más comunes.

La mayoría de las especies estuvieron poco representadas. Por tal motivo se agruparon a las 20 especies más frecuentes (Cuadro 3), más otras tres especies con valores altos de



Cuadro 8. Indices de similitud de Motyka et al. (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974) para la composición y abundancia en el banco de semillas de las condiciones sucesionales evaluadas (CUL, CAB, PAS, MAT, MRO, BIN, BMM y BBM).



densidad: Stachys sp., Orthosanthus exsertus y Tegetes filifolia. Estas 23 especies contribuyeron con el 78% del total de individuos germinados de las ocho comunidades evaluadas en conjunto. Los valores se sometieron a un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Steel y Torrie 1980). Cuatro especies comunes a todas las comunidades sucesionales (Sonchus oleraceus, Oenothera pubescens, Stevia ovata y S. serrata) contribuyeron con pocas semillas al banco y sus densidades fueron homogéneas para todas las condiciones (Cuadro 9). Nueve especies tuvieron su mayor densidad en el banco de la comunidad sucesional considerada como más avanzada (BMM), aunque son típicas de comunidades pioneras: Cyperus sp. 1, Gnaphalium americanum, Gnaphalium sp., COMPOSITAE 1, COMPOSITAE 3, Oenothera pubescens, Lepidium sp., Stevia serrata y el arbusto Baccharis vaccinioides. Las demás condiciones arboladas (como el BIN y el BBM) tuvieron los sucesivos valores más altos de estas mismas especies (Cuadro 9). El BBM fue también el sitio de máxima acumulación de semillas para Sonchus oleraceus, Eragrostis sp., Phytolacca incarnandra y Stevia ovata, mientras que el BIN lo fue para Orthosanthus exsertus. Estas tres comunidades no fueron diferentes entre sí en cuanto a la densidad de las 23 especies en el banco de semillas (Cuadro 9).

Algunas otras especies como Poa annua, Panicum sp., Alchemilla spp. y Stachys sp. tuvieron su mayor densidad en el MRD, aunque ésta no difirió significativamente de la de comunidades arboladas. En el MAT sólo Sporobolus indicus germinó en mayor número que en las demás condiciones, y en marcado contraste con la poca germinación observada en el CAB. Algunas

Cuadro 9. Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Steel y Torrie 1980) para la densidad de individuos/m<sup>2</sup> (media  $\pm$  un error estándar) de las 23 especies más abundantes en el banco de semillas. Se presenta también las comparaciones múltiples con base en la prueba de Dunn (Daniel 1978). Los sitios con la misma letra sobre el renglón no difieren significativamente al 0.037.

ESPECIE	CUL	CAB	PAS	MAT	MRO	BIN	BMM	BBM
Cyperus sp. 1 H= 146.01, *** N= 240	9.62 (0.34) e	9.96 (0.40) e	6.76 (1.72) d,e	15.93 (4.16) c,d,e	72.20 (7.01) a,b	89.80 (17.20) a,b,d	223.00 (59.08) a	60.54 (14.06) b,c
Sonchus oleraceus H= 13.31, NS N=240	0.37 (0.26) a	1.72 (0.63) a	2.12 (0.84) a	1.96 (0.90) a	5.53 (2.80) a	4.88 (1.75) a	2.56 (1.40) a	9.26 (3.02) a
Poa annua H= 43.70, *** N= 240	0.18 (0.18) d	4.13 (2.61) d	5.55 (3.13) c,d	4.25 (3.37) d	29.48 (8.60) a	3.64 (1.08) b,d	5.91 (2.41) a,b,c	18.82 (5.41) d,e
Oxalis corniculata H= 130.04, *** N= 240	11.21 (1.98) c	7.65 (1.20) c,d	98.60 (29.06) a	29.42 (5.63) a,b,c	13.09 (2.33) b,c	0.73 (0.50) d,e	1.48 (0.71) d,e	0.85 (0.59) d,e
Panicum sp. H= 105.29, *** N= 240	1.62 (0.64) d	0.17 (0.17) d	2.28 (1.08) d	17.81 (3.32) a,c	67.55 (13.96) a	6.97 (4.33) b	1.87 (1.87) b	25.25 (10.04) b,c
Alchemilla spp. <sup>1</sup> H= 26.75, *** N= 240	1.50 (0.67) a,b	3.00 (1.87) a,b	3.91 (1.19) a,b	3.70 (1.53) a	12.47 (3.79) a,b	1.67 (0.84) a,b	4.65 (2.16) a,b	0.87 (0.87) b
Stachys sp. H= 61.56, *** N= 210		1.48 (0.79) b	20.78 (5.09) a,b	30.22 (4.25) a	77.65 (12.77) a	69.95 (12.26) a	48.90 (11.35) a	48.42 (11.62) a
Gnaphalium sp. H= 95.08, *** N= 240	0.19 (0.19) d	0.58 (0.32) c,d	1.90 (0.71) b,c,d	0.31 (0.31) d	9.02 (1.82) a,c	12.91 (2.68) a,b	23.57 (4.27) a	14.53 (3.46) a

ESTA TESIS NO DEBE  
 SALIR DE LA BIBLIOTECA

ESPECIE	CUL	CAB	PAS	MAT	MRO	BIN	BMM	BBM
COMPOSITAE 1 H= 158.65, *** N= 240	24.80 (2.65) e	10.14 (1.75) d,e	33.08 (3.08) c,e	45.87 (6.73) b,c	30.30 (3.68) b,c,d	154.50 (10.71) a	159.30 (12.04) a	124.01 (14.81) a
Eragrostis sp. H= 36.27, *** N= 240	6.51 (1.76) a	0.79 (0.63) a,b	4.79 (1.38) a,b	1.47 (0.61) a,b	0.83 (0.46) a,b	0.53 (0.53) b	0.87 (0.61) a,b	6.48 (2.07) a,b
Dichondra sericea H= 55.62, *** N= 240	3.91 (0.91) a,b	0.76 (0.36) c	16.00 (3.70) a	4.81 (1.26) a,b,c	2.31 (1.06) a,b,c	0.39 (0.39) b,c	0.33 (0.33) b,c	0.62 (0.62) b,c
Phytolacca icosandra H= 45.66, ***	3.58 (1.12) a,b	1.17 (0.52) b	6.50 (1.20) a,b	9.88 (2.17) a,b	9.94 (1.53) a	14.00 (3.24) a	11.00 (1.55) a	19.08 (4.00) a
Baccharis vaccinioides H= 102.99, *** N= 240	0.21 (0.21) c	0.19 (0.19) c	1.27 (1.00) c	3.28 (1.62) b,c	10.00 (2.44) b,c	26.65 (10.55) b,c	61.00 (9.37) a	25.11 (6.74) a,b
COMPOSITAE 3 H= 18.21, * N= 240	1.05 (0.53) a,b	0.73 (0.43) b	1.76 (0.65) a,b	1.15 (0.54) a,b	3.91 (1.57) a,b	6.44 (1.91) a	9.77 (3.55) a	5.25 (1.80) a,b
Didymaea aff. H= 158.68, *** N= 240	21.05 (2.63) b,c	2.38 (0.84) d	154.50 (32.02) a	84.52 (6.96) a,b	14.86 (3.09) c,d	4.17 (2.06) d	6.08 (3.27) d	2.19 (1.12) d
Sporobolus indicus H= 14.54, * N= 240	2.14 (0.66) a,b	0.39 (0.27) b	2.58 (1.09) a,b	5.47 (1.41) a	4.37 (1.12) a,b	2.37 (0.88) a,b	3.37 (0.90) a,b	3.54 (1.40) a,b

ESPECIE	CUL	CAB	PAS	MAT	MRO	BIN	BMM	BBM
<i>Oenothera pubescens</i> H= 5.40, NS N= 240	0.38 (0.27) a	0.97 (0.40) a	0.29 (0.29) a	0.67 (0.67) a	1.09 (0.51) a	1.88 (1.04) a	4.58 (2.54) a	3.00 (2.03) a
<i>Gnaphalium americanum</i> H= 75.85, *** N= 240	0.77 (0.36) c	1.46 (0.81) c	5.82 (2.00) b,c	14.42 (2.41) a,b	21.33 (7.27) a,b	14.92 (3.61) a,b	26.73 (3.84) a	11.00 (2.58) a,b
<i>Lepidium sp.</i> H= 38.77, *** N= 240	1.19 (0.52) a,b	0.18 (0.18) b	4.50 (1.31) a	1.48 (0.74) a,b	0.25 (0.25) a,b	7.80 (2.13) a	8.11 (2.10) a	4.50 (1.93) a,b
<i>Stevia serrata</i> H= 11.67, NS N= 240	2.79 (1.38) a	0.005 (0.005) a	0.62 (0.43) a	3.82 (2.30) a	0.94 (0.68) a	1.30 (0.76) a	4.80 (1.70) a	3.10 (1.38) a
<i>Stevia ovata</i> H= 12.86, NS N= 240	0.80 (0.46) a	0.19 (0.19) a	0.30 (0.30) a	2.16 (0.87) a	0.32 (0.32) a	1.01 (0.72) a	1.08 (0.75) a	3.43 (1.40) a
<i>Orthrosanthus exsetus</i> H= 73.74, *** N= 210		0.35 (0.35) c	0.85 (0.47) c	1.70 (0.63) c	21.33 (7.22) a,b	56.89 (11.67) a	17.70 (6.84) b,c	15.13 (4.81) b,c
<i>Tagetes filifolia</i> H= 41.13, *** N= 120	0.83 (0.39) b	4.14 (3.08) b	54.98 (26.08) a	35.40 (12.17) a				

1 Incluye *Alchemilla aphanoides* y *A. pectinata*

H= Estadístico de la prueba

N= Tamaño de muestra

P= Significación muestral (NS=p>0.05; \*a p<0.05; \*\*\*= p<0.001).

especies no mostraron sobrevivencia larga de sus semillas en el banco. Tal fue el caso de Oxalis corniculata, Didymaea aff. microphylla y Tagetes filifolia que fueron abundantes en el banco de PAS y MAT, pero aparecieron en número significativamente menor en las comunidades arboladas (Cuadro 9).

No se observó la germinación de las especies arbustivas y/o arbóreas típicas de las condiciones sucesionalmente maduras con dosel cerrado. Algunas especies dominantes en los estratos arbóreo y arbustivo (Apéndice 2) de éstas comunidades, tales como Quercus spp., Pinus spp., Oreopanax xalapensis, Rhamnus sp., Symplocos limoncillo, Prunus serotina ssp. capuli, Ternstroemia gringlei, Cleyera theaeoides, Viburnum iucundum ssp. iucundum, Litsea glaucescens, Myrica cerifera, Solanum nigricans, Gaultheria chiapensis, Salvia karwinskii, y otras, no mostraron tener alguna semilla viable o no latente en las muestras de suelo (al menos bajo las condiciones de germinación proporcionadas dentro de los bancales). Las únicas especies arbóreas que germinaron en los bancales (escasamente) fueron Rapanea iucundanaeii, Crataegus pubescens y Buddleia cordata (Fig. 8e-h, Cuadro 1).

Muchas otras especies tuvieron una contribución intermedia al banco de semillas y no mostraron algún patrón específico entre las comunidades sucesionales. Gramíneas como Vulpia bromoides, Aegopogon panchroides, Setaria geniculata, Digitaria sp. y Tripsitum irazuense fueron abundantes en algunas condiciones y totalmente ausentes en otras (Cuadro 1).



## 2. LLUVIA DE SEMILLAS

### 2.1. Composición florística

Se capturaron semillas de 56 especies al completarse los cinco periodos de evaluación (Cuadro 10). Las comunidades que presentaron mayor riqueza de especies a lo largo de las evaluaciones fueron las condiciones abiertas, sucesionalmente intermedias de PAS, MAT y MRD (Fig. 10). En agosto el MRD fue la condición que aportó mayor número de especies a la captura de semillas (11 especies), mientras que en el mismo mes en el BMM no se colectó ninguna semilla. En octubre y diciembre el MAT y PAS, respectivamente, fueron las condiciones más diversificadas con 18 especies capturadas en cada una. El BIN y BMM fueron similares en cuanto al bajo número de especies capturadas. La amplitud de ocurrencia de las especies en estas comunidades arboladas osciló de cero en agosto en el BMM hasta seis especies durante los meses de octubre y febrero en el BIN y BMM, respectivamente (Fig. 10). En las comunidades abiertas la mayor proporción de las semillas capturadas correspondió a especies herbáceas anuales y en una menor proporción la de especies perennes (p. ej. los arbustos Saccharis vaccinioides, Rubus spp. y Monnina xalapensis var. chiapensis). Lo opuesto se observó en las condiciones arboladas, donde la presencia de semillas de especies anuales disminuyó considerablemente y en su lugar fueron colectadas semillas de especies perennes (Fig. 10).

Al finalizar los cinco periodos de muestreo, el MAT resultó ser la comunidad con una mayor riqueza de especies, registrándose a 33 de las 56 colectadas en total, mientras que en el BMM,

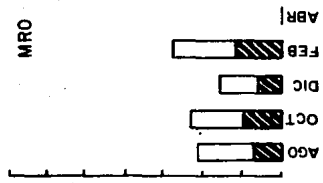


Cuadro 10. (continuación)

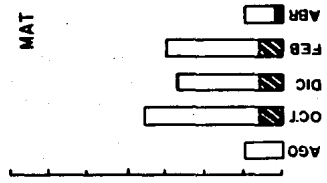
ESPECIE	CONDICION SUCESIONAL																									
	PAS				NAT				MRO				BIN				BIM									
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4						
<i>Viola</i> sp.	1		1	1																						
<i>Viburnum</i> aff. <i>elatum</i>															1											
<i>Zooglytes americana</i> var. <i>mexicana</i>									1	1																
<i>Rhamnus</i> sp.													1	1	1		1	1	1							
<i>Quercus laurina</i>													1	1												
<i>Litsea glaucescens</i>																	1	1								
<i>Alnus acuminata</i> ssp. <i>arguta</i>									1				1	1												
<i>Cirsium</i> sp.											1															
Especie 139				1				1																		
Especie 140											1									1						
<i>Salvia Karwinskii</i>																										
<i>Tagetes filifolia</i>			1	1	1	1	1																			
<i>Saeremia latipetala</i>																										
TOTAL	56	9	12	18	9	10	5	18	14	15	5	11	12	8	14	-	2	6	6	3	5	9	5	2	5	3

\* Incluye *Rubus coriifolius*, *R. sapidus*, *R. adenotrichus* y *R. pringlei*

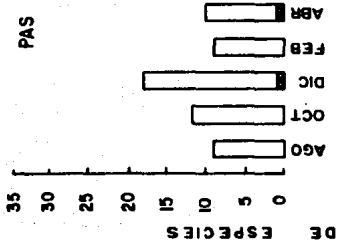
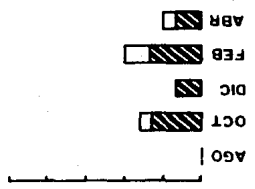
Figura 10. Número de especies anuales (□) y perennes (▨) por mes y condición sucesional en la lluvia de semillas durante cinco periodos de muestreo (agosto-abril) en las comunidades PAS= Pastizal, MAT= Matorral, MRO= Matorral Rozado, BIN= Bosque Incipiente BMM= Bosque Medianamente Maduro



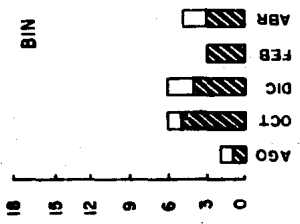
□ ANUALES  
 ▨ PERENNES



**BMM**

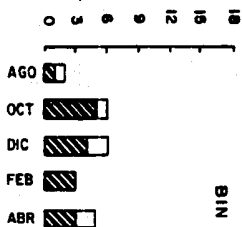


**BIN**

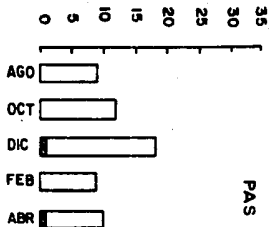


NUMERO DE ESPECIES

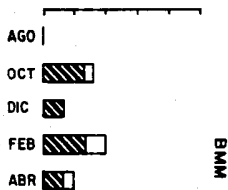
NUMERO DE ESPECIES



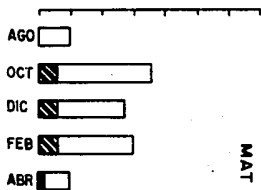
BIN





PAS

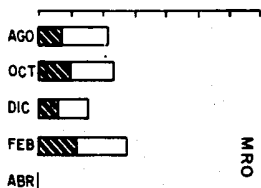


BMM



MAT

 ANUALES  
 PERENNES



MRO

sólomente aparecieron 12 especies, de agosto a abril del siguiente año.

La composición florística de las comunidades sucesionales estudiadas a partir de la dinámica de producción y dispersión de las semillas fue siempre muy cambiante. Las cinco comunidades mostraron un incremento en el número de especies en cada periodo de evaluación (Fig. 10). Algunas especies fueron detectadas durante un breve lapso de evaluación (por ej., las especies perennes como Viburnum aff. slatum, Alnus acuminata ssp. arguta, Quercus laurina, Litsea glaucescens, Baccharis vaccinioides y Saurauia latipetala) sólo se capturaron durante uno o dos meses consecutivos. Especies como Paspalum sp. Vulpia bromoides, Tagetes filifolia y Aegopogon canchroides se colectaron en la mayoría de las evaluaciones (Cuadro 10).

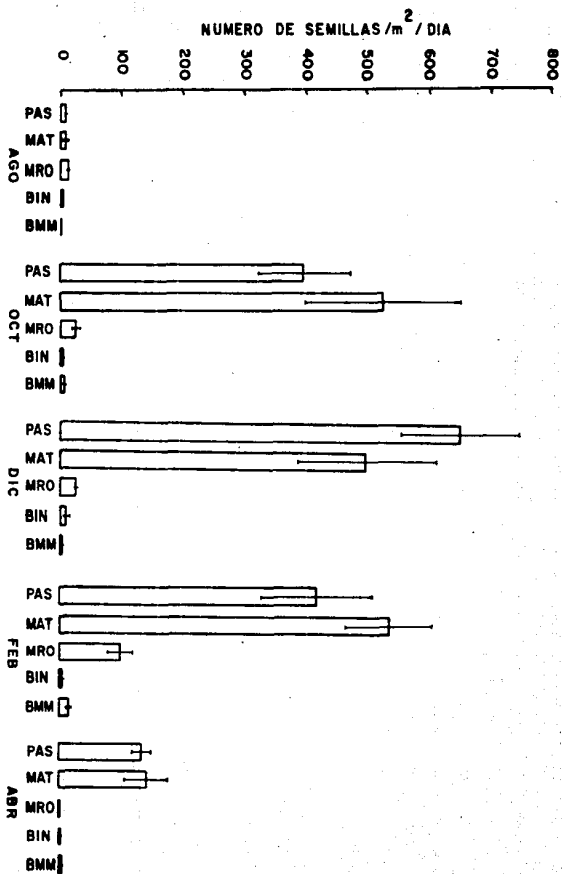
## 2.2. Abundancia de semillas

Se observó en todas las comunidades un mismo patrón estacional de producción y dispersión de semillas (Fig. 11). Los valores más bajos de abundancia se registraron en agosto ( $38.6 \pm 13$  semillas/m<sup>2</sup>/24 horas de exposición de las trampas), con incremento marcado en octubre ( $961.3 \pm 219.3$  semillas/m<sup>2</sup>/24 horas), máximo en diciembre y febrero ( $1191.2 \pm 221$  semillas/m<sup>2</sup>/24 horas;  $1024.8 \pm 191$  semillas/m<sup>2</sup>/24 horas, respectivamente) y disminución en abril ( $289.4 \pm 58.7$  semillas/m<sup>2</sup>/24 horas de exposición). Los valores promedio de captura de semillas se limitan a los obtenidos con las trampas adhesivas ya que los platos de cartón (ver métodos) produjeron resultados inconsistentes.

En agosto el MRD fue la comunidad donde se capturaron mayor

Figura 11. Número de semillas (media  $\pm$  un error estándar) evaluadas en la lluvia de semillas en las comunidades PAS= Pastizal, MAT= Matorral, MRD= Matorral Rozado, BIN= Bosque Incipiente, BMM= Bosque Medianamente Maduro durante cinco periodos de evaluación: AGO= agosto, OCT= octubre, DIC= diciembre, FEB= febrero, ABR= abril.





cantidad de semillas, y fue significativamente diferente ( $P < 0.03$ ) a las capturas en MAT, BIN y BMM (Fig. 11, Cuadro 11). En octubre se pudieron definir dos grupos de abundancia; el primero con los valores de abundancia elevados en las comunidades abiertas (PAS, MAT, MRD) y el segundo con una baja producción y dispersión en las comunidades arboladas (BIN y BMM) con las que fueron estadísticamente diferentes, a excepción del MRD que fue similar con todas ellas (Fig. 11, Cuadro 11). En diciembre y abril en el PAS y el MAT se capturó un número de semillas significativamente mayor ( $P < 0.001$ ) al de las comunidades restantes con baja producción y captura (excepto que el MRD no se incluyó en abril por perturbación ajena al estudio). En febrero, cuando la lluvia de semillas disminuyó con respecto a la evaluada en noviembre, el MAT tuvo significativamente mayor captura de semillas que en cualquier otra condición, excepto con el PAS con el cual no hubo diferencias (Cuadro 11).

La comparación de las densidades de semillas capturadas para cada condición a lo largo de los meses de evaluación pueden verse en el cuadro 12. Un análisis apareado considerando tanto los meses como las condiciones no fue posible realizarlo por las diferencias en los tamaños de las muestras. Todos los sitios fueron heterogéneos ( $P < 0.001$ ) para cada mes de captura de semillas, a excepción del BIN en donde la colecta de semillas durante los cinco meses de evaluación no difirieron significativamente ( $P > 0.05$ ; Cuadro 12).

De las 56 especies registradas en la lluvia de semillas diez no aparecieron registradas en el banco: Viburnum aff. elatum, Zaegites americana var. mexicana, Rhamnus sp., Quercus laurina,

Cuadro 11. Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Steel y Torrie 1980) para la comparación de abundancia en la lluvia de semillas entre condiciones y por mes de evaluación. Se presentan también las comparaciones entre condiciones con base en la prueba de Dunn (Daniel 1978). Los sitios con el asterisco sobre la misma columna no difieren al 0.037.

	AGO	OCT	DIC	FEB	ABR
H	23.26	56.04	102.61	70.33	38.47
N	100	95	140	116	108
P	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
	MRO *	MAT *	PAS *	MAT *	PAS *
	PAS **	PAS *	MAT *	PAS **	MAT *
	MAT **	MRO **	MRO *	MRO **	BMM *
	BIN *	BIN *	BIN *	BMM *	BIN *
	BMM *	BMM *	BMM *	BIN *	

Cuadro 12. Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Steel y Torrie 1980) para la abundancia en la lluvia de semillas por mes de evaluación de cada condición sucesional evaluada. Se presenta además las comparaciones entre los meses con base en la prueba de Dunn (Daniel 1978). Los sitios con la misma letra no difieren significativamente al 0.037.

CONDICION	H	N	P	AGOSTO	OCTUBRE	DICIEMBRE	FEBRERO	ABRIL
PAS	63.38	120	***	10.71 c (2.61)	397.50 a (79.01)	651.25 a (96.96)	402.50 a (90.47)	136.25 b (18.16)
MAT	59.32	141	***	10.71 c (5.94)	526.66 a (128.44)	500.00 a (114.04)	498.07 a (71.06)	145.00 b (37.37)
MRO	18.18	80	***	15.00 b (2.92)	26.06 b (7.29)	26.77 b (4.00)	99.60 a (22.42)	-
BIN	3.91	99	NS	2.14 a (1.47)	4.64 a (1.81)	10.71 a (4.67)	6.06 a (2.15)	3.15 a (1.33)
BMT	13.88	63	***	0	6.42 b	2.49 b	18.56 a	5.00 b

H = Estadístico de la prueba

N = Tamaño de muestra

P = Significación muestral (NS= P>0.05; \*\*\*=P<0.001)

Litsea glaucescens, Alnus acuminata esp. arguta, Salvia karwinskii, Saurauia latipetala, y las especies 139 y 140.

Las semillas de únicemete una especie (Paspalum jaliscanum) fueron capturadas durante los cinco periodos de evaluación en el MAT. Esta misma especie junto co Digitaria sp., típicas de áreas abiertas, también fueron capturadas durante cuatro evaluaciones consecutivas en el PAS. Otras gramíneas como Agropogon cenchroides, Uulpia bromoides, Paspalum sp., y la compuesta Tagetes filifolia, no se capturaron durante agosto en el PAS y MAT. En el MRO, Micropleura renifolia fue una de las especies que se capturaron en mayor frecuencia, faltando sólomente en agosto. Las especies más abundantes en la lluvia de semillas se encontraron en correspondencia con la estructura de la vegetación dentro de las mismas comunidades. Se detectaron muy pocas semillas de origen alóctono en el interior de las comunidades, y la mayoría de las semillas capturadas tuvieron origen autóctono.

## DISCUSION

### 1. Algunas consideraciones metodológicas sobre los bancales de germinación

El establecimiento de los bancales de germinación en la cercanía de los sitios de procedencia de las muestras (CIES) pudo modificar las condiciones naturales para la expresión de su potencial florístico al facilitar o reducir su germinación mediante: (1) condiciones climáticas ligeramente diferentes entre ambos sitios, (2) modificación de la estructura del suelo, (3) daño mecánico a las semillas y (4) contaminación con propágulos de áreas circundantes. La manipulación que se hizo de las muestras inevitablemente alteró las condiciones naturales del suelo colectado. Al trasladar, secar y tamizar las muestras, éstas estuvieron expuestas a condiciones que normalmente no se encuentran en estado natural. El traslado y almacenamiento temporal de las muestras de suelo puede provocar que algunas semillas adquieran latencia (Silvertown 1982, Baskin y Baskin 1985). La desintegración de la estructura del suelo durante el tamizado de las muestras pudo también destruir algunas de las semillas con teste blanda. La contaminación de los bancales con propágulos de las áreas circundantes al jardín de observación pudo también presentarse en este trabajo, ya que durante el tiempo en que permanecieron descubiertos (marzo-agosto) algunas anuales de vida breve maduraron sus semillas y potencialmente pudieron invadir los bancales. Sin embargo, este efecto se considera muy leve en este estudio, ya que en los dos bancales establecidos como testigos permanentes con suelo estéril para detectar la contaminación de semillas ajenas a las muestras, sólo

podieron detectarse tres individuos a lo largo de las evaluaciones. Dos de estas plántulas fueron de Sonchus oleraceus y una de Poa annua. Durante la mayor parte de la producción de semillas, los bancales (salvo los testigos) estuvieron protegidos con una cubierta plástica que evitó la entrada de semillas ajenas a las muestras originales.

## 2. Estructura del banco de semillas

Las densidades de semillas registradas en este trabajo son comparables sólo con algunas reportadas en la literatura. En las zonas templadas se han observado densidades muy elevadas en campos abiertos y sometidos a uso continuo o de rotación de cultivos (Roberts y Neilson 1982, Froud-Williams *et al.* 1983, Howe y Chancellor 1983, véase Iverson y Wali 1982 que revisan otros trabajos afines). Por otro lado, en bosques de coníferas (con 50-175 años de desarrollo) se han reportado densidades de semillas muy variables (Kellman 1970, Johnson 1975, Strickler y Edgerton 1976, Freedman *et al.* 1982, Pratt *et al.* 1984, Kramer y Johnson 1987; Cuadro 13). En la mayoría de los casos se registran semillas principalmente herbáceas anuales y la ausencia de germinación de las de coníferas. En general, los autores comparten la opinión de que los índices de germinación observados, inferiores a los esperados, probablemente se deben a que las condiciones proporcionadas no son siempre las más apropiadas para la germinación de sus muestras de suelo.

La tasa de arrivo de semillas al suelo depende de las capacidades de dispersión y del número de individuos de las especies presentes en un sitio o en áreas circundantes (Epp

Cuadro 13. Densidades de semillas enterradas en ambientes templados. Los valores de densidad son obtenidos por conteo directo de las semillas. Los que aparecen entre paréntesis son el resultado de pruebas de germinación.

SITIO DE ESTUDIO	VEGETACION	EDAD (años)	DENSIDAD (No./m <sup>2</sup> )	PROFUNDIDAD (cm)	REFERENCIA
Orono, Maine, USA	Pino blanco	70-80	320-1000 (173)		Dimsted y Curtis (1947)*
	<u>Picea-Abeto</u>	30	2850 (49)		
	Pino-rojo	24	532 (5)		
	Haye, Abedul, Arce	50-110	218-1000 (91)	hojerasca	
	Arce	150	122 (11)		
Petersham, Massachusetts, USA	comunidades sucesionales	1-60	1250-5000		Livingston y Alessio (1968)*
Praderas de Las Grandes Planicies, USA.	Pradera nativa		380-800		Lippert y Hopkins (1950)*
	Pradera perturbada ( <u>Sporobolus</u> )		2000		
Dakota del Norte, USA	Praderas pastoreadas		(7758)	0-15	Iverson y Wali (1982)
	Praderas no pastoreadas		(3985)	0-15	
Pastizal en la URSS	<u>Bromus inermis</u>		280-2450		Ravotnov (1946)*
	<u>Geranium pratense</u>		14980		
Tierras arables, Reino Unido	Trigo continuo		34180		Branchley y Werrington (1933)*
	Cereales		56500		
	Legumbres		16000-86000		
	Rotacion de cultivos		(4128)	0-15	
Honey, Columbia Britanica, Canadá	Bosque de Coníferas	100	(845) (171)	0-10 10-20	Kallman (1970)
	Abeto Douglas- <u>Tsuga</u>	100	(286)	0-10	
Territorios del Noroeste, Canada	<u>Picea-Pinus</u>		5.7 (b)	0-10	Johnson (1975)
	<u>Picea-Pinus</u>		(550-100)	0-10	Moore y Wein (1977)



Cuadro 13. (continuación)

SITIO DE ESTUDIO	VEGETACION	EDAD	DENSIDAD	PROFUNDIDAD	REFERENCIA
Territorios del norte de Canadá	<u>Betula-Populus</u>		(1050±1000)	0-10	
	Bosque de Coníferas luego de quema		(426±152)	0-10	Archibold (1979)
La Grande, Oregon, USA	<u>Abies-Pinus</u>	130	(145±109) (126±65) (83±6)	hojarasca 0-2 2-4	Strickler y Edgerton (1976)
	<u>Abies-Picea-Larix</u>	150	(720±348) (453±339) (298±33)	hojarasca 0-2 0-4	
	<u>Abies-Larix-Pseudotsuga</u>	175	(1433±871) (845±500) (289±164)	hojarasca 0-2 0-4	
Washington, USA	Pino ponderosa	90	primav. (13852±1481) otoño 14463±1356	0-10 0-10	Pratt <i>et al.</i> (1984)
Saskatchewan, Canadá	Campo de cultivo con pastizal adjunto		(3535±375)	0-7	Hume y Archibold (1986)
Comunidades sucesionales asociadas a las de pino-encino en Chilil, Chiapas, México	Campo de milpa		(1128±65)	0-10	Este trabajo
	Campo abandonado 3-4		(921±99)	0-10	
	Pastizal		(5783±632)	0-10	
	Matorral	5-6	(4731±335)	0-10	
	Matorral Rozado		(5311±358)	0-10	
	Bosque Incipiente	15-20	(5266±370)	0-10	
	Bosque Medianamente Maduro	25-30	(6977±759)	0-10	
	Borde del Bosque Medianamente Maduro	25-30	(5621±461)	0-10	

\* datos obtenidos de Harper (1977)

1987). Una vez sobre el suelo las semillas pueden: (1) formar por enterramiento un banco permanente de semillas viables, (2) germinar sin haberse enterrado, y (3) morir por depredación, patógenos, pudrición o estrés ambiental. En el primer caso, participan el tiempo de acumulación de las semillas en el suelo y la posibilidad de que éstas permanezcan viables. Las condiciones que favorezcan el enterramiento de las semillas pueden ser: un tamaño pequeño de ellas, permeabilidad favorable del sustrato, y la actividad de microorganismos, lombrices, artrópodos, mamíferos cavadores, etc. Un aporte abundante y constante de hojarasca puede contribuir a enterrar las semillas y a mantener condiciones de permeabilidad que favorezcan su penetración hacia las capas inferiores del suelo. Las semillas que pueden encontrar impedimentos para su acumulación en un banco son aquellas que poseen tamaños grandes o las que germinan poco después de su arribo (Fenner 1985, 1987b). Muchas semillas pueden también encontrar impedimentos para el enterramiento por impermeabilidad del sustrato provocado en parte por factores como el pisoteo continuo y la ausencia de aporte de hojarasca. Las semillas que permanecen en la capa superficial del suelo, o aquellas que germinan rápidamente, pueden padecer efectos de mortalidad por depredación, patógenos, pudrición o competencia (Harper 1977, Fenner 1985).

Las 128 especies registradas en este estudio, incluyendo las del banco y lluvia de semillas, representaron probablemente una combinación de su producción, dispersión y longevidad. En este trabajo se encontraron especies con características muy variadas: desde las que germinaron en grandes cantidades y con larga vida

(Cyperus sp. 1) y ampliamente dispersadas (Baccharis verrucinoides), hasta las que produjeron pocas semillas, pobremente dispersadas (más del 80% de las especies) y que posiblemente germinan o mueren poco tiempo después de su dispersión. Esta mayoría de especies que produjeron cantidades menores de semillas, con viabilidad limitada y/o con pobres facultades para la dispersión, parecen no estar adaptadas para el enterramiento de sus semillas (Young et al. 1987). La mayoría de las especies registradas en este estudio aparecieron con muy poca frecuencia en las muestras del banco de semillas o en las trampas adhesivas. Pudieron notarse también algunas otras especies que produjeron cantidades considerables de plántulas germinadas en alguna condición en particular, lo que sugiere que su dispersión y sobrevivencia son relativamente limitadas.

Los estratos superficiales de las comunidades arboladas fueron consistentes entre sí al presentar una menor composición de especies, reflejándose en una disminución del número de individuos, lo cual contrasta con lo que algunos autores han señalado (p. ej. Strickler y Edgerton 1976, Pratt et al. 1984). Algunos argumentos para explicar la baja densidad de individuos en el nivel más superficial son: (1) por efecto de gravedad y baja compactación de la hojarasca, las semillas tienden a percolarse hacia las capas inferiores del suelo, y (2) por la acumulación de hojarasca las semillas pueden quedar cada vez más enterradas. Los mayores números de semillas en la capa superficial se registraron únicamente en el PAS y MRD. En el PAS se produce un aporte variable pero continuo de semillas durante

la mayor parte del año a partir de los individuos ya establecidos o recientemente reclutados. En esta condición no ocurre la acumulación de una capa de hojarasca, y se forma solamente una delgada capa de mantillo, sobre un suelo compactado por el pisoteo que puede impedir que las semillas se depositen en los estratos inferiores. En el MRO, el cual está sometido periódicamente a perturbación por roza sin modificación de la estructura del suelo, y donde los niveles de aporte de hojarasca aún no parecen ser elevados, no se ha favorecido la penetración de muchas semillas hacia las capas inferiores. El MAT tuvo mayor densidad de individuos en la capa inferior considerada en el muestreo, este sitio presenta un mayor tiempo sin pisoteo que el PAS, habiéndose podido enterrar las semillas conforme el suelo recuperó permeabilidad. La actividad de la fauna edáfica (escarabajos, lombrices, mamíferos cavadores, etc.) pueden contribuir al enterramiento mediante la remoción del suelo, provocando movimientos revolventes que mezclan las capas superiores con las inferiores (Livingston y Allesio 1968, Tilman 1983, Thompson 1987, Peart 1989b). El BIN y BMM registraron la máxima acumulación de semillas en el estrato más inferior, lo que corresponde con la mayoría de trabajos previos, en los que el número de semillas enterradas en el suelo se incrementa al aumentar el tiempo de acumulación (Harper 1977, Grime 1982, Silvertown 1982, Fenner 1985).

### 3. Relación entre banco de semillas y la estructura de la vegetación

Los resultados de presencia ausencia de especies mostraron

poca relación entre la composición del banco de semillas (estadísticamente iguales entre sí) y la estructura de la vegetación (heterogéneas entre sí). A partir de las etapas sucesionales relativamente pioneras, no se observó un incremento significativo en el número de especies del banco de semillas conforme avanzó la edad sucesional, a diferencia de lo que usualmente se ha señalado para el desarrollo de numerosas comunidades serales (Bazzaz 1968, Horn 1974, Odum 1969). Mellinger y McNaughton (1975) observaron en un área del centro de Nueva York un incremento en la riqueza de especies a lo largo de un gradiente de comunidades sucesionales de entre 4 a 36 años de edad. Asimismo, González-Espinosa et al. (en preparación) han encontrado para el mismo sitio de muestreo de los bancos de semillas de este estudio, resultados consistentes con esta tendencia en el incremento de especies conforme avanza la sucesión (CAB, 23 especies; PAS, 29; MAT, 42; BIN, 70; BMM, 83; BMA, 91).

Los bancos de semillas de PAS y MAT fueron los que mostraron una mayor relación de la composición y abundancia de las especies germinadas con las de su correspondiente estructura de la vegetación. Es posible explicar estos resultados por el hecho de que en las comunidades sucesionalmente pioneras e intermedias, sometidas a perturbaciones continuas (sensu Noble y Slatyer 1980), permanentemente se está dando la regeneración in situ con relativamente menor contribución de especies propias de comunidades sucesionalmente más avanzadas (Grime 1982, Uhl et al. 1988b). Por ejemplo, Henderson et al. (1988) señalaron que en una comunidad de pastizal frecuentemente perturbada (por fuego y

pastoreo) la composición del banco de semillas y la de la vegetación eran muy similares (88.9% de concordancia). Ellos argumentan que la regeneración de estas comunidades se da a partir de las semillas que son recientemente producidas en el sitio, con posibles adaptaciones contra los elevados índices de depredación de las semillas. Las semillas producidas y dispersadas dentro del sitio no pueden mantenerse por mucho tiempo sobre el suelo sin que sean encontradas y consumidas por los roedores.

De las 183 especies registradas en la estructura de la vegetación de las comunidades CAB, PAS, MAT, BIN y BMM (Apéndice 1) únicamente 54 (41.2%) estuvieron presentes en sus bancos de semillas. Por el contrario, 77 especies (58.77%) registradas en éstos no se encontraron durante la evaluación de la estructura, aún cuando ésta fue relativamente intensa (véanse detalles sobre el muestreo en Quintana Ascencio 1989). Esta falta notable de concordancia puede deberse cuando menos a los siguientes puntos, que pueden actuar por separado o en conjunto.

1. Las especies presentes en la vegetación pueden o no poseer atributos que favorezcan el enterramiento de sus semillas (p. ej. semillas muy grandes pueden encontrar dificultad mecánica para enterrarse y/o sobrevivir a pudrición, patógenos o depredadores; Thompson 1987, Bigwood e Inouye 1988, Coffin y Lauenroth 1989).
2. El banco puede contener semillas de diferentes estadios sucesionales (Brown y Uenale 1986), incluyendo especies que pueden haber desaparecido del ambiente local.

3. Las semillas presentes en el banco pueden o no germinar como resultado de su viabilidad y mecanismos de latencia innatos o inducidos (Baskin y Baskin 1985, Checke *et al.* 1979).

#### 4. Banco de semillas y regeneración de la vegetación

La expresión del potencial florístico del banco de semillas que implica la exposición de éstas a factores que desencadenan su germinación, durante el proceso de regeneración, depende de la intensidad de la perturbación sobre la vegetación (Swaine y Hall 1983, Epp 1987). Cuando una comunidad forestal es perturbada a tal grado que se destruye la estructura vegetal que la caracterizaba, el banco de semillas puede permitir la rápida recolonización con las especies pioneras almacenadas. En cambio, si una perturbación actúa sobre una comunidad de modo que no provoca una afectación severa de la cubierta vegetal, el banco de semillas podría no quedar expuesto a condiciones favorables para la germinación, y sufrir efectos de mortalidad y reducirse la tasa de entrada de propágulos. Las especies pioneras son capaces de producir grandes cantidades de semillas que pueden permanecer viables en el suelo durante mucho tiempo (Livingston y Allesio 1968, Iversen y Wali 1982, Thompson y Grime 1979), y germinar abundantemente una vez que sobreviene una perturbación que altera el hábitat que las mantenía suprimidas. Si estas especies logran asegurar una buena producción de semillas que se almacenen en el suelo, tendrán la facultad de colonizar y establecerse en nuevos ambientes donde los niveles de recursos son inicialmente elevados (Thompson *et al.* 1977). El comportamiento de estas especies

oportunistas parece responder a los cambios ambientales asociados con los incrementos de recursos disponibles como luz y temperature (Thompson et al. 1977, Augspurger 1984, Sork 1987, Goldberg y Gross 1988, Murray 1988). Por el contrario, para muchos árboles y arbustos, y en general para las especies sucesionalmente tardías, la forma más efectiva de regeneración parece depender más de la formación de un banco permanente de plántulas (Grime 1982, Cavers 1983, Fenner 1987a, b). En este caso las especies están adaptadas a condiciones en que las oportunidades para el desarrollo de sus poblaciones son poco frecuentes y poco específicas (p. ej. tolerancia a la sombra Augspurger 1983, 1984, Foster 1986, Augspurger y Franson 1988) y dependen del envejecimiento y muerte ocasional de las plantas adultas (Piper 1986, Goldberg 1987, Goldberg y Gross 1988).

En Los Altos de Chiapas las áreas forestales (bosques de encino, pino-encino y bosques de neblina) están siendo eliminadas en un proceso continuo que resulta en comunidades sucesionales pioneras, intermedias y ocasionalmente, medianamente maduras, en respuesta a las exigencias cada vez mayores del uso de la tierra. Una vez que las comunidades forestales son destruidas, permanece una composición florística potencial contenida en la reserva de semillas enterradas en el suelo (siempre y cuando la deforestación no sea acompañada por la degradación del suelo Whitmore 1982). Bajo las condiciones de uso actual de la tierra en la región, que se caracteriza por un mosaico de condiciones sucesionales que abarca desde los campos de milpa hasta los bosques medianamente maduros, se favorece a muchas especies sucesionalmente pioneras que tienen semillas con



adaptaciones para la dispersión amplia y/o de larga vida. La degradación de los bosques en la región trae consigo, así, la regeneración de especies pioneras o sucesionalmente intermedias.

##### 5. Abundancia de semillas en el banco y edad de la comunidad

Los valores de abundancia promedio y de los respectivos índices de similitud, permiten sugerir, al menos parcialmente para el sitio de estudio, que hay un flujo de entrada de semillas a las comunidades desde las etapas iniciales de desarrollo de la vegetación (como en el CUL y CAB) y que parte de este flujo de semillas tiende a acumularse en el suelo constituyendo bancos "transitorios" o "permanentes" (sensu Thompson y Grime 1979) conforme avanza el desarrollo de la vegetación. Sin embargo, no puede hablarse de una relación directa entre el aporte de semillas y la edad de la vegetación, ya que parece ser que se alcanza un límite de abundancia de semillas incorporadas en el banco desde que se establece un pastizal-matorral donde los niveles de perturbación son más o menos moderados y frecuentes (pastoreo por ovinos y bovinos, principalmente). La abundancia de semillas en el banco a partir del PAS y hasta la condición sucesionalmente más avanzada (BMM) no fue significativamente diferente. Young et al. (1987) mencionan que el aporte de semillas en una selva de Costa Rica tiende a estabilizarse en etapas iniciales de la sucesión (5-7 años), manteniéndose relativamente constante en las fases siguientes.

##### 6. Efecto de los bordes entre comunidades

El banco de semillas del borde entre el MRD y BBM incluyeron

algunas especies que solamente ahí germinaron. Esto sugiere que en dicho sitio se pueden acumular semillas de ciertas especies particulares que potencialmente pueden contribuir a elevar la riqueza de especies de las comunidades circundantes (Silvertown 1982, Wilcove *et al.* 1986). Este efecto del borde entre comunidades relativamente maduras y sucesionalmente intermedias permite resaltar la importancia que puede tener la heterogeneidad del mosaico de comunidades serales, para la regeneración de la vegetación forestal en regiones de uso intensivo del suelo, como Los Altos de Chiepas.

#### 7. Comportamiento de algunas especies individuales

Especies como Sporobolus indicus, Tegetes filifolia y Euphorbia sp. 1 fueron más abundantes en las condiciones sucesionalmente tempranas (CUL y CAB), y tampoco parecen presentar bancos permanentes de semillas. Su presencia en los bancos de semilla de otras comunidades sucesionalmente más avanzadas pudo no deberse enteramente a que estuvieran enterradas en el suelo durante mucho tiempo, sino a que durante el muestreo se pudieron probablemente recoger semillas recién dispersadas. Especies como Eragrostis sp., Dichondra sericea y principalmente Didymaea aff. microphylla y Oxalis corniculata, especies de hábitos rasantes, mostraron un patrón de máxima acumulación de semillas en PAS y MAT, donde también tuvieron su mayor representación en la estructura de la vegetación. Aparentemente estas especies no se entierran, y los individuos establecidos muestran ventajas en la invasión de nuevos sitios desprovistos de vegetación debido a su hábito prostrado y posibilidad de

propagación vegetativa (obs. pers.). Estas especies presentan tallos estoloníferos o rizomas que les permiten extenderse rápidamente, lo cual sugiere que su regeneración depende más de la propagación vegetativa que de la formación de bancos permanentes de semillas..

El MRO fue la comunidad con máxima acumulación de semillas de cuatro especies; Poa annua, Panicum sp., Stachys sp. y Lepidium sp. especies que acumularon sus semillas a partir del CUL, y alcanzan un pico de máxima densidad en las etapas intermedias de sucesión (MRO), después de lo cual nuevamente su densidad se ve disminuida. Este descenso en la población de semillas viables almacenadas en el suelo puede ser causado por la pérdida de la viabilidad y muerte (Marks y Mohler 1985, Gardwood 1983, Keeley 1987) y/o depredación. A esto pueden contribuir las condiciones de sombreado en las comunidades arboladas (p.ej. BIN, BMM, BBM), que incluyen condiciones microclimáticas específicas tales como la intensidad de luz que penetra a través del dosel, las temperaturas bajas e incremento de la humedad del suelo, y condiciones bióticas como la intensidad de depredación de las semillas (Foster y Janson 1985, Foster 1986, Klinkhamer 1988, Quintana-Ascencio 1989).

La germinación de especies características de las condiciones sucesionalmente maduras tales como Quercus spp., Pinus spp., Oreopanax xalapensis, Cleyera theaeoides, Ternstroemia pringlei y Symplocos limoncillo fue nula a excepción de Rapanea juergensenii, lo cual se puede atribuir a las características morfológicas de sus semillas. Estas son de tamaño

mediano en comparación con las de especies pioneras que ocupan ambientes abiertos, y parecen presentar una viabilidad muy baja (menos de un año) contada a partir de su maduración en los progenitores (Fenner 1985, Thompson 1987). Una vez que alcanzan el suelo del bosque son capaces de germinar inmediatamente estableciéndose como plántulas, dependiendo de la fenología y estacionalidad del período lluvioso (Augsburger y Franson 1988, Murray 1988, Schupp 1988). La poca germinación de estas especies en los bancales podría explicarse a partir de que su floración ocurre aproximadamente de octubre a enero, por lo que la fructificación, y dispersión sobre el suelo sucede a mediados de la primavera (abril-mayo), antes de las primeras lluvias de la temporada con las que pudieran germinar. El muestreo del banco de semillas se realizó durante enero y febrero, tiempo en el cual no había aún amplia producción y dispersión de frutos y semillas de estas especies. Por otro lado, las semillas producidas durante la primavera inmediata anterior (1987) pudieron no ser ya viables al no presentar latencia, ser depredadas o haber germinado copiosamente durante la temporada de lluvias del verano de 1987. Este último punto puede apoyarse por la observación en el campo de un gran número de plántulas de Rhamnus sp., Oreopanax xalapensis y Rapanea juergensenii, entre otras, durante la época de lluvias (julio-noviembre de 1988).

#### 8. Adaptaciones ecológicas para la regeneración de especies

El banco de semillas siempre estuvo dominado por unas pocas especies sucesionalmente tempranas. Generalmente las semillas que permanecen enterradas en el suelo son pequeñas y compactas,

mientras que las de especies que no forman bancos de semillas son de mayor tamaño (Thompson 1987). Peart (1979, 1981) ha señalado que las semillas pequeñas sin ornamentaciones (vilano, pelos o alas) que forman bancos permanentes necesitan del enterramiento para un buen establecimiento de sus plántulas. Si quedan a nivel superficial es poco probable que sus plántulas puedan anclarse al suelo. Las diferencias morfológicas de las semillas entre algunas gramíneas pueden reducir la competencia por micrositios entre las especies (Peart 1981). Por otro lado, se ha encontrado que en ambientes húmedos y con dosel cerrado (p. ej. bosques templados y tropicales) es posible el establecimiento de especies con semillas grandes (Howe y Smallwood 1982, Augspurger 1984, 1986, Foster 1986, Howe 1986, Piper 1986).

El tamaño de la semilla puede variar fenotípicamente dentro de las poblaciones de especies silvestres y responder a diferencias en la temperatura durante su germinación en ambientes contrastantes (Thompson et al. 1977). Las especies propias de ambientes abiertos requieren de condiciones de luz directas; si se han almacenado viables en la sombra de doseles cerrados, pueden germinar únicamente en los claros del bosque o bien hasta que alguna perturbación más severa elimine la vegetación completamente. Silvertown (1989) menciona que la correlación entre el tamaño de la semilla y el tipo de hábitat se ha utilizado con frecuencia en la literatura y que sólo actualmente es que comienza a darse una nueva perspectiva en la interpretación del fenómeno. Se dice ahora que el tamaño de la semilla puede ser altamente variable por la plasticidad genética que presentan las especies (p. ej. Primack 1987); y por las

restricciones ambientales a las que las especies puedan estar sometidas (falta de luz, escasez o exceso de humedad, porosidad de la testa, ventaja para que las semillas sean dispersadas, etc.). Prunella vulgaris es una especie que en estado natural presenta una alta heterogeneidad en el tamaño de sus semillas, incluso dentro de la misma planta (Silvertown 1982). Estas variaciones pueden deberse a las características morfológicas y fisiológicas de la especie (p. ej. el número de semillas por fruto, número de estos por planta, número de ramas, número de flores y frutos por rama, número de flores polinizadas por planta, número de semillas por carpelo, susceptibilidad a los parásitos o depredadores, etc.; Thompson et al. 1977, Primack 1987).

Las semillas pequeñas pueden haberse adaptado, al menos parcialmente, como defensa contra los depredadores (Thompson 1987, Klinkhamer et al. 1988). Las semillas con < 3 mg son prácticamente inmunes a la depredación por vertebrados, pero pueden ser consumidas por invertebrados (Thompson 1987). En los bancos de las comunidades arboladas de BIN, BMM y BBM, caracterizadas por un dosel cerrado (80% aproximadamente) y con condiciones de alta humedad, no se encontraron semillas grandes, y las pocas detectadas en la lluvia (Quercus laurina, Rhemnus sp., Litsea glaucescens y Viburnum aff. glatum) parecerían estar mejor adaptadas para su dispersión por animales (Howe y Smallwood 1982, Howe et al. 1985, Howe 1986). Las plantas que aseguran la dispersión de sus semillas por frugívoros incluyen más de una adaptación en la estructura del fruto (Howe 1986). La

presentación, contenido nutricional, tamaño y cantidad de semillas por fruto, toxinas y características de la testa, pueden influir para que los animales visiten una planta y permanezcan alrededor de ella (Howe 1986). Algunos de los frutos que se detectaron en las trampas, y otros muchos observados en campo, son bayas o drupas con pulpa que podría ser aprovechada por algunas aves y mamíferos pequeños que pueden estar actuando como depredadores-dispersores (Quintana Ascencio 1989, en preparación).

Otra implicación ecológica del tamaño de las semillas se ve reflejada en la capacidad de dispersión. Entre las semillas con formas y estructuras de dispersión similares, pero que difieren en tamaño, las más pequeñas pueden viajar mayores distancias que las grandes (Augsburger 1986, Burrows 1986, Matlack 1987). La abundancia de semillas de especies pioneras que se observó en el banco de las comunidades sucesionalmente maduras fue probablemente el resultado de las altas tasas de inmigración (vía lluvia de semillas).

## CONCLUSIONES

1. Las comunidades sucesionales estudiadas comparten un banco de semillas de especies sucesionalmente tempranas.
2. La composición del banco de semillas no guarda relación aparente con la estructura de la vegetación.
3. La regeneración a partir del banco de semillas favorece en particular sólomente a unas pocas especies sucesionalmente pioneras.
4. Las especies sucesionalmente maduras no dependen para su regeneración de la incorporación de sus semillas en el suelo.
5. Los bordes entre comunidades del mosaico sucesional existente pueden incluir especies exclusivas, y por tanto contribuir al mantenimiento de una alta diversidad de especies a nivel local.
6. La lluvia de semillas en las comunidades abiertas constó principalmente de semillas dispersadas por el viento y el agua. Las comunidades arboladas presentaron un menor flujo de semillas, aparentemente adaptadas a la dispersión por mamíferos y aves.



#### LITERATURA CITADA

- Nota: Las referencias se han preparado con base en el formato seguido en numeros recientes de la revista Ecology, publicación oficial de la Ecological Society of America.
- Archibold, O.W. 1979. Buried viable propagules as a factor in post fire regeneration in northern Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 57:54-58.
- Armesto, J.J. y S.T.A. Pickett. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology* 66:230-240.
- Arriaga, L. 1988. Gap dynamics of a tropical cloud forest in Northeastern México. *Biotropica* 20:178-184.
- Augsburger, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree Platygodium elegans, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71:759-711.
- . 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-795.
- . 1986. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *American Journal of Botany* 73:353-363.
- Augsburger, C.K. y S.E. Franson. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 4:239-252.
- Austin, M.P. 1977. Use for ordination and other multivariate descriptive methods to study succession. *Vegetatio* 35:165-175.
- Baskin, J.M. y C.C. Baskin. 1985. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum. *Bioscience* 35:492-498.
- Bazzaz, F.A. 1968. Succession of abandoned field in the swansee hills southern Illinois. *Ecology* 49:924-936.
- . 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371.
- Bazzaz, F.A. y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:287-310.
- Bigwood, D.W. y D.W. Inouye. 1988. Spatial patterns analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology* 69:497-507.

- Bock, J.E. y C.E. Bock. 1984. Effects on fires on woody vegetation in the pine-grassland ecotone of the southern Black Hills. *American Midland Naturalist* 112:35-42.
- Bratton, S.P. y K. Davison. 1987. Disturbance and succession in Buxton woods, Cape Hatteras, North Carolina. *Castanea* 52:166-179.
- Breedlove, D.E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). Páginas 149-165 in A. Graham, editor. *Vegetation and Vegetational history of northern Latin America*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.
- \_\_\_\_\_. 1981. Flora of Chiapas. Part 1: Introduction to the flora of Chiapas. The California Academy of Science. San Francisco, California, USA.
- Brokaw, N.U.L. 1985a. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- \_\_\_\_\_. 1985b. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. Páginas 56-69 in S.T.A. Pickett y P.S. White, editores. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, New York, USA.
- \_\_\_\_\_. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Ecology* 75:9-19.
- Brown, J.S. y D.L. Uenale 1986. Evolutionary ecology of seed-bank annuals in temporally varying environments. *American Naturalist* 127:31-47.
- Burrows, F.M. 1986. The aerial motion of seeds, fruits, spores and pollen. Páginas 1-47 in D.R. Murray, editor. *Seed dispersal*. Academic Press. North Ryde, New South Wales, Australia.
- Casal, M., M. Basanta y F. García-Novo. 1986. Sucesión secundaria de la vegetación herbácea tras el incendio del matorral, bajo repoblación forestal de *Pinus*. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biología)* 82:25-34.
- Cavers, P.B. 1983. Seed demography. *Canadian Journal of Botany* 61:3578-3590.
- Cheke, A.S., W. Nanakorn y C. Yankoses. 1979. Dormancy and dispersal of seed of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in Northern Thailand. *Biotropica* 11:88-95.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington. Publication No. 242. Washington, District of Columbia, USA.

- Coffin, D.P. y W.K. Lauenroth. 1988. The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. *Ecology* 69:1609-1617.
- \_\_\_\_\_. 1989. Spatial and temporal variation in the seed banks of a semiarid grassland. *American Journal of Botany* 76:53-58.
- Collins, S.L. 1987. Interactions of disturbances in tallgrass prairie: a field experiments. *Ecology* 68:1243-1250.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Connell, J.H. y R.D. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Culver, D.C., y A.J. Beattie. 1978. Mirmecochory in Viola: Dinamica of seed-ants interactions in some west Virginia species. *Journal of Ecology* 66:53-72.
- \_\_\_\_\_. 1980. The fate of Viola seed dispersed by ants. *American Journal of Botany* 67:710-714.
- Daniel, W.W. 1978. Applied nonparametric statistics. Houghton Mifflin. Boston, Massachusetts, USA.
- Dayton, P.K. 1975. Competition and community organization: The provision and subsequent utilization and the space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41:351-389.
- Delcourt, H.R. 1987. The impact of prehistoric agriculture and land occupation on natural vegetation. *Trends in Ecology and Evolution* 2:39-44.
- Denslow, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. Páginas 307-323 in S.T.A. Pickett y P.S. White, editores. The ecology and natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. New York, New York, USA.
- \_\_\_\_\_. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- Densmore, R. y J. Zasada. 1983. Seed dispersal and dormancy patterns in northern willows: ecological and evolutionary significance. *Canadian Journal of Botany* 61:3207-3216.
- Drury, W.H. y I.C.T. Nisbet. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54:331-368.
- Eden, M.J. 1987. Traditional shifting cultivation and the tropical forest system. *Trends in Ecology and Evolution* 2:340-343.

- Epp, G.A. 1987. The seed bank of *Eupatorium odoratum* along a successional gradient in a tropical rain forest in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* 3:139-149.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman & Hall, London, England.
- . 1987a. Seedlings. *New Phytologist* 106(supplement):35-47.
- . 1987b. Seed characteristics in relation to succession. Páginas 103-114 in A.G. Gray, M.J. Crawley y P.J. Edwards, editores. *Colonization, succession and stability*. Blackwell, Oxford, England.
- Forcella, F. 1984. A species-area curve for buried viable seeds. *Australian Journal of Agricultural Research* 35:645-652.
- Foster, D.R. 1988. Species and stand response to catastrophic wind in central New England, USA. *Journal of Ecology* 76:135-151.
- Foster, S.A. 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52:260-299.
- Foster, S.A. y C.H. Jenson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773-780.
- Fowler, N. 1986. Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *American Midland Naturalist* 115:131-145.
- Freedman, B., N. Hill, J. Svoboda y G. Henry. 1982. Seed banks and seedling occurrence in a high arctic oasis at Alexandra Fjord, Ellesmere Island, Canada. *Canadian Journal of Botany* 60:2112-2118.
- Froud-Williams, R.J., R.J. Chancellor y D.S.H. Dennen. 1983. Influence of cultivation regime upon buried weed seeds in arable cropping systems. *Journal of Applied Ecology* 20:199-208.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de KBeppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal, México.
- Garwood, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panamá: a community study. *Ecological Monographs* 53:159-181.
- Gibson, D.J. 1988. The relationship of sheep grazing and soil heterogeneity to plant spatial patterns in dune grassland. *Journal of Ecology* 76:233-252.

- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:7-26.
- \_\_\_\_\_. 1927. Further views on the succession-concept. *Ecology* 8: 299-326.
- Goldberg, D.E. 1987. Seedling colonization of experimental gaps in two oldfield communities. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114:139-148.
- Goldberg, D.E. y K.L. Gross. 1988. Disturbance regimes of midsuccessional old fields. *Ecology* 69:1677-1688.
- Gomez-Sal, A., J.M. De Miguel, M.A. Casado y F.D. Pineda. 1986. Successional changes in the morphology and ecological responses of a grazed pasture ecosystem in Central Spain. *Vegetatio* 67:33-44.
- González Espinosa, M. 1988. Ecología de los Bosques de Clima Templado-Frío de Los Altos de Chiapas. Páginas 113-120 in *Informe Académico 1983-1988. Síntesis de proyectos de investigación*. Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- González Espinosa, M. y P.F. Quintana Ascencio. 1986. Seed predation and dispersal in a dominant desert plant: *Opuntia*, ants, birds, and mammals. Páginas 273-284 in A. Estrada y T.H. Fleming, editores. *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht, The Netherlands.
- Granström, A. 1987. Seed viability of fourteen species during five years of storage in a forest soil. *Journal of Ecology* 75:321-331.
- Grigg, D.B. 1974. *The agricultural systems of the world: an evolutionary approach*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Grime, J.P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Limusa. México, Distrito Federal, México
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- Guevara, S. S. y A. Gómez-Pompa. 1972. Seed from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. *Journal of the Arnold Arboretum* 53:312-329
- \_\_\_\_\_. 1976. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Veracruz, México. Páginas 203-232 in A. Gómez-Pompa, S. del Amo,

- C. Vázquez Yanes y C.A. Butanda, editores. Regeneración de selvas. Compañía Editorial Continental. México, Distrito Federal, México.
- Hall, J.B. y M.D. Swaine. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* 12:256-263.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. New York, New York, USA.
- Harper, J.L., J.T. Williams y G.R. Sagar. 1965. The behavior of seed in soil. *Journal of Ecology* 53:273-286.
- Harper, J.L., P.H. Lovell y K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:327-356.
- Hassan, M.A. y N.E. West. 1986. Dynamics of soil seed pools in burned and unburned sagebrush semi-deserts. *Ecology* 67:269-272.
- Hayashi, I. y M. Numata. 1971. Viable buried-seed population in the *Miscanthus* and *Zoysia* type grasslands in Japan - Ecological studies on the buried-seed population in the soil related to plant succession Ul-. *Japanese Journal of Ecology* 20:243-252.
- Henderson, C.B., K.E. Petersen y R.A. Redak. 1988. Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology* 76:717-728.
- Henderson, N.R. y J.N. Long. 1984. A comparison of stand structure and fire history in two black oak woodlands in northwestern Indiana. *Botanical Gazette* 145:222-228.
- Hill, M.D. y D.A. Stevens. 1981. The density of viable seed in soils of forest plantations in Upland Britain. *Journal of Ecology* 69:693-709.
- Hill, R.S. y J. Read. 1984. Post-fire regeneration of rain forest and mixed forest in western Tasmania. *Australian Journal of Botany* 32:481-493.
- Hobbs, R.J. y H.A. Mooney. 1986. Community changes following shrub invasion of grassland. *Oecologia* (Berlin) 70:508-513.
- Hopkins, M. S. y A. W. Graham. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rain forest in north Queensland, Australia. *Biotropica* 15:90-99.
- Horn, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:25-37.

- \_\_\_\_\_. 1975. Markovian properties of forest succession. Páginas 196-211 in Cody M.L. y J.M. Diamond, editores. Ecology and evolution of communities. Belknap Press of Harvard University, Massachusetts, USA.
- Howe, C.D. y R.J. Chancellor. 1983. Factors affecting the viable seed content of soils beneath lowland pastures. Journal of Applied Ecology 20:915-922.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Páginas 123-189 in D.R. Murray, editor. Seed dispersal. Academic Press. North Ryde, New South Wales, Australia.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics 13:201-228.
- Howe, H.F., E. W. Schupp y L.C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis). Ecology 66:781-791.
- Huenneke, L. F. y C. Graham 1987. A new sticky trap for monitoring seed rain in grasslands. Journal of Range Management 40:370-372.
- Hume, L. y D.W. Archibald. 1986. The influence of a weedy habitat on the seed bank of an adjacent cultivated field. Canadian Journal of Botany 64:1879-1883.
- Huston, M. y T. Smith. 1987. Plant succession: life history and competition. American Naturalist 130:168-198.
- Illisley Granich, C. 1984. Vegetación y producción de la milpa bajo roza-tumba-quema en el ejido de Yaxcabá, Yuc., México (con énfasis en la vegetación arvense). Tesis de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Iverson, L.R. y M.K. Wali. 1982. Buried, viable seeds and their relation to revegetation after surface mining. Journal of Range Management 35:648-652.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist 104:501-529.
- \_\_\_\_\_. 1971. Seed predation by animals. Annual Review of Ecology and Systematics 2:465-492.
- Johnson, A.E. 1975. Buried seed populations in the subarctic forest east of Great Slave Lake, North-West Territories. Canadian Journal of Botany 48:2933-2941.
- Keeley, J.E. 1987. Ten years of change in seed banks of the chaparral shrubs, Arctostaphylos glauca y A. glandulosa. American Midland Naturalist 117:446-448.

- Keever, C. 1950. Causes of succession on old field of the Piedmont, North Carolina. *Ecological Monographs* 20:229-250.
- Kellman, M.C. 1970. The viable seed content of some forest soils in coastal British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 48:2933-2941.
- . 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. *Journal of Applied Ecology* 11:669-677.
- Klinkhamer, P.G.L., T.J. De Jong y E. van der Meijden. 1988. Production, dispersal and predation of seeds in the biennial Cirsium vulgare. *Journal of Ecology* 76:403-414.
- Kramer, N.B. y F.D. Johnson. 1987. Mature forest seed banks of three habitat types in central Idaho. *Canadian Journal of Botany* 65:1961-1966.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. 2ª edición. Harla. México, Distrito Federal, México.
- Lawton, R.D. y F.E. Putz. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69:764-777.
- Levins, R. y R. Lewontin. 1980. Dialectics and reductionism in Ecology. *Synthese* 43:47-78.
- Liew, T.C. 1973. Occurrence of seeds in virgin forest top soil with particular reference to secondary species in Sabah. *Malaysian Forester* 36:185-193.
- Lovejoy, T.E., R.O. Bierregaard, Jr., A.B. Reylands, J.R. Malcolm, C.E. Quintela, L.H. Harper, K.S. Brown, Jr., A.H. Powell, G.U.N. Powell, H.O.R. Schubart y M.B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Páginas 257-289 in M.E. Soulé, editor. *Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist* 112:23-39.
- Livingston, R.B. y M.L. Alessio. 1968. Buried viable seed in successional field and forest stands. Harvard forest, Massachusetts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 95:58-69.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist* 97:357-374.



- \_\_\_\_\_. 1968. Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press. Chicago, Illinois, USA.
- Marks, P.L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pennsylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecological Monographs* 44:73-88.
- Marks, P.L. y C.L. Mohler. 1985. Succession after elimination of buried seeds from a recently plowed field. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 112:376-382.
- Marlette, G.M. y J.E. Anderson. 1986. Seed banks and propagule dispersal increased-wheatgrass stands. *Journal of Applied Ecology* 23:161-175.
- Matlack, G.R. 1987. Diaspore size, shape, and fall behavior in wind-dispersed plant species. *American Journal of Botany* 74:1150-1160.
- McClanahan, T.R. 1986. Seed dispersal from vegetation islands. *Ecological Modelling* 32:301-309.
- McGraw, J.B. 1987. Seed-bank properties of an Appalachian sphagnum bog and a model of the depth distribution of viable seeds. *Canadian Journal of Botany* 65:2028-2035.
- McIntosh, R.P. 1981. Succession in ecological theory. Páginas 10-23 in D.C. West, H.H. Shugart y D.B. Botkin, editores. *Forest successional concepts and application*. Springer-Verlag. New York, New York, USA.
- \_\_\_\_\_. 1987. Pluralism in Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:321-341.
- Mera Ovando, L.M. 1984. Regionalización de la subregión San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Tesis de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal, México.
- Mellinger, M.U. y S.J. McNaughton. 1975. Structure and function of successional vascular plant communities in central New York. *Ecological Monographs* 45:162-182.
- Milchunas, D.G., D.E. Sala y W.K. Lauenroth. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132:87-106.
- Miller, T.E. y P.A. Werner. 1987. Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community. *Ecology* 68:1201-1210.
- Miranda, F. 1957. La vegetación de Chiapas 1. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28:29-179.
- Moore, J.M., y R.W. Wein. 1977. Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. Canadian Journal of Botany 55:2408-2412.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons. New York, New York, USA.
- Müllerried, F.K.G. 1957. Geología de Chiapas. Gobierno Constitucional del Estado. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Murray, K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. Ecological Monographs 58:271-298.
- Myster, R.W. y S.T.A. Pickett. 1988. Individualistic patterns of annuals and biennials in early successional oldfields. Vegetatio 78:53-60.
- Noble, I.R. y R.O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. Vegetatio 43:5-21.
- \_\_\_\_\_. 1981. Concepts and models of succession in vascular plant communities subject to recurrent fire. Páginas 311-335 in A.M. Gill, R.H. Groves y I.R. Noble, editores. Fire and the Australian Biota. Australian Academy of Sciences. Canberra, Australia.
- Numata, M., I. Hayashi, T. Komura y K. Oki. 1964. Ecological studies on the buried seed population in the soil as related to plant succession I. Japanese Journal of Ecology 14:207-215.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164:262-270.
- Olsson, E.G. 1987. Effects of dispersal mechanisms on the initial patterns of old-field succession. Acta Oecologica/Oecologia Generalis 8:379-390.
- Parra Uázquez, M.R. 1987. La producción silvoagropecuaria de Los Altos de Chiapas (un diagnóstico regional multidisciplinario). Seminario de prácticas tradicionales y manejo integrado de recursos. Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. Manuscrito.
- Parra Uázquez, M.R., Zizumbo U.D., L. García Barrios, M.L. García Aguilar, J. Nahed Toral, L. Pool Novelo, L. Soto Pinto y A. López Meza. 1987. Desarrollo de la producción silvoagropecuaria de Los Altos de Chiapas. Protocolo de

- investigación 1988-1990. Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. Manuscrito.
- Peart, M.H. 1979. Experiments on the biological significance of the morphology of seed-dispersal units in grasses. *Journal of Ecology* 67:843-863.
- \_\_\_\_\_. 1981. Further experiments on the biological significance of the morphology of seed-dispersal units in grasses. *Journal of Ecology* 69:425-436.
- \_\_\_\_\_. 1989a. Species interactions in a successional grassland I. Seed rain and seedling recruitment. *Journal of Ecology* 77:236-251.
- \_\_\_\_\_. 1989b. Species interactions in a successional grassland III. Effects of canopy gaps, gopher mounds and grazing on colonization. *Journal of Ecology* 77:267-289.
- Peet, R.K. y N.L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43:131-140.
- Pickett, S.T.A. y P.S. White, editores. 1985. Patch dynamics: a synthesis. Páginas 371-384 in *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins y J.J. Armesto. 1987a. Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53:335-371.
- \_\_\_\_\_. 1987b. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69:109-114.
- Piper, J.K. 1986. Germination and growth of bird-dispersed plants: effects of seed size and light on seedling vigor and biomass allocation. *American Journal of Botany* 73:959-965.
- Pratt, D.W., R.A. Black y B.A. Zamora. 1984. Buried viable seed in a ponderosa pine community. *Canadian Journal of Botany* 62:44-52.
- Primeack, R.B. 1987. Relationship among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:409-430.
- Quintana Ascencio, P.F. 1985. Dispersión de las semillas de nopal (*Opuntia* spp.) por animales silvestres y domésticos en "El Gran Tunel", San Luis Potosí. Tesis de Biólogo. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal, México.
- \_\_\_\_\_. 1989. La condición sucesional de dos encinos dominantes (*Quercus laurina* Humb. & Bonpl. y *Q. crispipilis* Trel.)

de Los Altos de Chiapas. Tesis de M. en C. Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.

- Rabinowitz, D. y J. K. Rapp 1980. Seed rain in a North american tall grass prairie. *Journal of Applied Ecology* 17:793-802.
- Rivas Menzano. I.U. 1988. Cambios en el vecindario de *Bouteloua gracilis* por la exclusión del pastoreo en "El Gran Tunal" San Luis potosí. Tesis de M. en C. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
- Roberts, H.A. 1986. Seed persistence in soil and seasonal convergence in plant species from different habitats. *Journal of Applied Ecology* 23:639-656.
- Roberts, H.A. y J. Neilson. 1982. Seed banks of soils under vegetable cropping in England. *Weed Research* 22:13-16.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbances regimes in temperate forests. Páginas 17-33 in S.T.A. Pickett y P.S. White, editores. *The Ecology of Natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Ruthenberg, H. 1980. *Farming systems in the tropics*. 3th edition. Clarendon Press. London, England.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, Distrito Federal, México.
- Salonen, U. 1987. Relationship between the seed rain and the establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. *Holarctic Ecology* 10:171-174.
- Sánchez Velázquez, L.R. 1986. Estudio de la sucesión forestal en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, después de un incendio forestal superficial. *Biotica* 11:219-232.
- Serukhán, J. 1964. Estudio sucesional de un área talada en Tuxtepec, Oax. Págs. 1-63. En: *Publicación especial No.3. Comisión de Estudios sobre la Ecología de Dioscoreas*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Secretaría de Agricultura y Ganadería. México, Distrito Federal, México.
- Schupp, E.W. 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia (Berlin)* 76:525-530.
- Shneider, R.L. y R.R. Sharitz. 1986. Seed bank dynamics in a southeastern riverine swamp. *American Journal of Botany* 73:1022-1030.
- Siegel, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill. New York, New York, USA.

- Silvertown, J. W. 1982. Introduction to plant population ecology. Longman, London, England.
- \_\_\_\_\_. 1989. The paradox of seed size and adaptation. *Trends in Ecology and Evolution* 4:24-26.
- Simberloff, D. 1980. A succession of paradigms in ecology: essentialism and probabilism. *Synthese* 43:3-39.
- Smith, L.M. y J.A. Kadlec. 1983. Seed banks and their role during drawdown of a north american marsh. *Journal of Applied Ecology* 20:673-684.
- \_\_\_\_\_. 1985. The effects of disturbance on marsh seed banks. *Canadian Journal of Botany* 63:2133-2137.
- Sorensen, A.E. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:443-463.
- Sork, U.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68:1341-1350.
- Souse, W.P. 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: The nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60:1225-1239.
- \_\_\_\_\_. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- \_\_\_\_\_. 1985. Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores. Páginas 101-124 in S.T.A. Pickett y P.S. White, editores. *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Steel, R.G.D. y J.H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Strickler, G.S. y P.J. Edgerton. 1976. Emergent seedlings from coniferous litter and soil in eastern Oregon. *Ecology* 57:801-807.
- Swaine, M.D. y J.B. Hall. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology* 71:601-627.
- Tilman, D. 1983. Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient. *Oecologia* (Berlin) 60:285-292.
- Thompson, K. 1987. Seed and seed banks. *New Phytologist* 106 (supplement), 23-34.
- Thompson, K. y J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67:893-921.

- Thompson, K. y D. Rabinowitz. 1989. Do big plants have big seeds?. *American Naturalist* 133:722-728.
- Thompson, K., J.P. Grime y G. Mason. 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature* 267:147-149.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash and burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:171-179.
- Uhl, C., K. Clark, H. Clark y P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the Upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69:631-649.
- Uhl, C., H. Clark, K. Clark y P. Maquirino. 1982. Successional patterns associated with slash and burn agriculture in the Upper Rio Negro of the Amazon Basin. *Biotropica* 14:249-254.
- Uhl, C. K. Clark, N. Dezzer y P. Maquirino. 1988a. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69:751-763.
- Uhl, C., R. Buschbacher y E.A.S. Serrão. 1988b. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76:663-681.
- Usher, M.B. 1981. Modelling ecological succession with particular reference to Markovian models. *Vegetatio* 46:11-18.
- \_\_\_\_\_. 1987. Modelling successional processes in ecosystems. Páginas 31-55 in Gray, A.J., M.J. Crawley y P.J. Edwards. *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- van del Valk, A.G., y J.T.A. Verhoeven. 1988. Potential role of seed banks and understory species in restoring quaking fens from floating forests. *Vegetatio* 76:3-13.
- Veblen, T.T., F.M. Schlegel y B.R. Escobar. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forest in the Valdivian Andes, Chile. *Journal of Ecology* 68:1-31.
- Veblen, T.T. y D.C. Lorenz. 1986. Anthropogenic disturbance and recovery patterns in montane forest, Colorado Front Range. *Physical Geography* 7:1-24.
- Ulahos, S. y D.T. Bell. 1986. Soil seed-bank components of the northern jarrah forest of western Australia. *Australian Journal of Ecology* 11:171-179.
- Wagner, P.L. 1962. Natural and artificial zonation in a vegetation cover: Chiapas, México. *The Geographical Review* 52:253-274.

- Watt, A.S. 1940. Contribution to the ecology of bracken fern (Pteridium aquilinum). *New Phytologist* 39:401-422.
- . 1947. Contributions to the ecology of bracken fern (Pteridium aquilinum IV. The structure of the community. *New Phytologist* 46:97-121.
- Werner, P.A. 1975. A seed trap for determining patterns of seed deposition in terrestrial plants. *Canadian Journal of Botany* 53:810-813.
- Whipple, S.A. 1978. The relationship of buried germinating seeds to vegetation in an old-growth Colorado subalpine forest. *Canadian Journal of Botany* 56:1505-1509.
- Whitmore, T.C. 1982. On pattern and process in forests. Páginas 45-59 in E.I. Newman, editor. *The plant community as a working mechanism*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147:250-259.
- Wikander, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotropica* 16:276-283.
- Wilcove, D.S., C.H. McLellan y A.P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. Páginas 237-256 in M. Soulé, editor. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Wood, D.M. y R. del Moral. 1987. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on mount St. Helens. *Ecology* 68:780-790.
- Young, K.R., J.J. Ewel y B.J. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* 71:157-173.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*, second edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.

Apendice 1. Listado de especies vegetales registradas en el banco (B.S), lluvia de semillas (L.S.) o la estructura de la vegetación (E.U.) en las comunidades sucesionales estudiadas. Los ejemplares de respaldo están depositados en los siguientes herbários: Herbario-Hortorio del Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México (CHAPA), del Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste (San Cristóbal de Las Casas), Instituto de Historia Natural (Tuxtla Gutiérrez) y del Instituto de Ciencias y Artes de Chiapas (Tuxtla Gutiérrez).

FAMILIA	Especie	B.S.	L.S.	E.U.
ACTINIDACEAE	<u>Saurauia latipetala</u> Hemsl.		x	x
	<u>Saurauia oreophilla</u> Hemsl.			x
AMARANTHACEAE	<u>Amaranthus hybridus</u> L.	x		
AMARYLLIDACEAE	<u>Bomarea hirtella</u> (H.B.K.) Herb.			x
ARALIACEAE	<u>Oreopanax xalapensis</u> (H.B.K.) Decne & Planch.			x
BETULACEAE	<u>Alnus acuminata</u> ssp. <u>arguta</u> (Schlecht.) Furlow		x	x
BEGONIACEAE	<u>Begonia</u> sp.			x
CAPRIFOLIACEAE	<u>Viburnum</u> aff. <u>glatum</u> Benth.		x	x
	<u>Viburnum jucundum</u> Morton ssp. <u>jucundum</u>			x
CELASTRACEAE	<u>Celastrus</u> sp.			x
CHENOPODIACEAE	<u>Chenopodium album</u> L.	x		
CLETHRACEAE	<u>Clethra</u> sp.			x
COMMELINACEAE	<u>Commelina erecta</u> var. <u>angustifolia</u> (Michx.) Fern.	x	x	x
	<u>Cymbopatha commelinoides</u> (Roem. & Schult.) Pichonx		x	x
COMPOSITAE	<u>Adenocaulon lyratum</u> Blake			x
	<u>Baccharis vaccinioides</u> H.B.K.	x	x	x
	<u>Bidens ostruthioides</u> (DC.) Sch. Bip.	x		
	<u>Bidens triplinervia</u> H.B.K.	x		
	<u>Cirsium</u> sp. 1	x	x	x
	<u>Cirsium</u> sp. 2			x
	<u>Eupatorium ligustrinum</u> DC.	x	x	x
	<u>Eupatorium mairetianum</u> DC.	x	x	x
	<u>Eupatorium</u> sp.	x		x
	<u>Galinsoga quadriradiata</u> Ruiz & Pavón			x
	<u>Gnaphalium</u> sp.	x		



Apéndice 1. (continuación)

FAMILIA	Especie	B.S.	L.S.	E.U.
	<u>Gnaphalium americanum</u> Miller	x		x
	<u>Jaegeria hirta</u> (Leg.) Less.	x		x
	<u>Parthenium</u> sp.	x		
	<u>Piqueria</u> sp.	x		
	<u>Piqueria pilosa</u> H.B.K.	x		x
	<u>Senecio</u> sp.	x		
	<u>Senecio barba-johannis</u> DC.	x		x
	<u>Sigesbeckia iorullensis</u> H.B.K.	x		x
	<u>Sonchus oleraceus</u> L.	x		
	<u>Spilanthes oppositifolia</u> (Lam.) D'Arcy	x		x
	<u>Stevia ovata</u> Willd.	x	x	x
	<u>Stevia serrata</u> Cav.	x	x	x
	<u>Tagetes filifolia</u> Leg.	x	x	x
	<u>Dissodia paposa</u>			x
	<u>Taraxacum officinale</u> L.	x		x
	<u>Zexmenia guatemalensis</u> Donn-Sm.	x		x
	COMPOSITAE 1	x		x
	COMPOSITAE 2	x		
	COMPOSITAE 3	x	x	
	COMPOSITAE 4	x	x	
	COMPOSITAE 5	x		
	COMPOSITAE 6	x		x
	COMPOSITAE 7	x	x	
	COMPOSITAE 8	x		x
	COMPOSITAE 9	x		
	CONVOLVULACEAE			
	<u>Dichondra sericea</u> Sw.	x		x
	<u>Ipomea</u> sp.	x		
	CORNACEAE			
	<u>Cornus disciflora</u> DC.			x
	CORNACEAE 1			x
	CRASSULACEAE			
	<u>Echeveria</u> sp.	x		
	CRUCIFERAE			
	<u>Lepidium</u> sp.	x		
	CRUCIFERAE 1	x		
	CRUCIFERAE 2	x		
	CUCURBITACEAE			
	<u>Cyclanthera pedata</u> (L.) Schrad.			x
	CYATHEACEAE			
	<u>Lomelosia quadripinnata</u> (Gmel.) C. Chr.			x
	CYPERACEAE			
	<u>Uncinia hamata</u> (Sw.) Urban			x
	<u>Cyperus</u> sp. 1	x		
	<u>Cyperus</u> sp. 2	x		
	<u>Cyperus</u> sp. 3	x		
	ERICACEAE			
	<u>Arbutus xalapensis</u> H.B.K.			x
	<u>Gaultheria chiapensis</u> Comp.			x
	EUPHORBIACEAE			

Apéndice 1. (continuación)

<u>Euphorbia</u> sp. 1	x		x
<u>Euphorbia</u> sp. 2	x		x
<u>Euphorbia</u> sp. 3	x		x
FAGACEAE			
<u>Quercus</u> <u>crassifolia</u> Humb. & Bonpl.			x
<u>Quercus</u> <u>crispipilis</u> Trel.			x
<u>Quercus</u> <u>laurina</u> Humb. & Bonpl.		x	x
<u>Quercus</u> <u>rugosa</u> Née			x
FLACOURTIACEAE			
<u>Xylocopa</u> <u>chiapensis</u> Lundell			x
GARRYACEAE			
<u>Garrya</u> <u>laurifolia</u> Hartw.			x
GERANIACEAE			
<u>Geranium</u> <u>vulcanicola</u> Smell.	x		
GRAMINEAE			
<u>Agropogon</u> <u>canchroides</u> Humb. & Bonpl. ex Willd.	x	x	x
<u>Agrostis</u> aff. <u>hiemalis</u> (Walt.) B. Sp.	x		
<u>Aristida</u> sp.			x
<u>Axonopus</u> <u>affinis</u> Chase		x	x
<u>Brechypodium</u> <u>mexicanum</u> (Roem. & Schult.) Link	x		x
<u>Bromus</u> sp.	x		
<u>Digitaria</u> <u>ciliaris</u> (Retz.) Koel.	x	x	
<u>Eragrostis</u> sp.	x	x	x
<u>Muhlenbergia</u> <u>vaginata</u> Swallen	x		
<u>Panicum</u> <u>lexiflorum</u> Lam.			x
<u>Panicum</u> sp.	x	x	x
<u>Paspalum</u> <u>iglicanum</u> Chase	x	x	x
<u>Paspalum</u> <u>minus</u> Fourn.			x
<u>Paspalum</u> sp. 1	x	x	x
<u>Paspalum</u> sp. 2			x
<u>Pennisetum</u> <u>clandestinum</u> Mochat. ex Chiov.	x		x
<u>Poa</u> <u>annua</u> L.	x	x	x
<u>Setaria</u> <u>geniculata</u> (Lam.) Beauv.	x		x
<u>Sporobolus</u> <u>indicus</u> (L.) R. Br.	x	x	x
<u>Trinichloa</u> <u>stipoides</u> (H.B.K.) Hitchc.	x	x	x
<u>Trisetum</u> <u>irazuense</u> (Kuntze) Hitchc.	x	x	
<u>Vulpia</u> <u>bromoides</u> (L.) S.F. Gray		x	x
<u>Zizites</u> <u>americana</u> Willd. var. <u>mexicana</u> (Kunth) McVaugh	x		x
GRAMINEAE 1			x
GRAMINEAE 2			x
GRAMINEAE 3			x
GRAMINEAE 4			x
GRAMINEAE 5			x
GRAMINEAE 6			x
GRAMINEAE 7			x
GRAMINEAE 8			x
GRAMINEAE 9			x
GRAMINEAE 10			x
GRAMINEAE 11			x
IRIDACEAE			
<u>Orthrosanthus</u> <u>exsertus</u> (R. Foster) Ravenna	x		x
LABIATAE			
<u>Salvia</u> sp. 1	x		

Apéndice 1. (continuación)

<u>Salvia</u> sp. 2	x		
<u>Salvia karwinskii</u> Benth.		x	x
<u>Satureia</u> sp.	x		
<u>Stachys</u> sp.	x	x	x
<u>Stachys coccinea</u>	x		
LABIATAE 1			x
LABIATAE 2			x
LAURACEAE			
<u>Litsea glaucescens</u> H.B.K.		x	x
<u>Nectandra</u> sp.			x
<u>Persea</u> sp.			x
LEGUMINOSAE			
<u>Acacia angustissima</u> (Mill.) Kuntze			x
<u>Cologeton</u> sp.	x	x	x
<u>Crotalaria guercatorum</u> Brandegee	x		
<u>Dalea leporina</u> (Ait.) Bullock	x		
<u>Desmodium</u> sp.	x	x	x
<u>Cologeton brewssonetii</u> (Balb.) DC.	x	x	x
<u>Trifolium amabile</u> H.B.K.	x	x	x
LILIACEAE			
<u>Echeandia</u> sp.	x		
<u>Echeandia macrocarpa</u> Greenm.	x		
LILIACEAE 1			x
LOGANIACEAE			
<u>Buddleia cordata</u> H.B.K.	x		x
LYCOPODIACEAE			
<u>Lycopodium complanatum</u> L.			x
LYTHRACEAE			
<u>Cuphea equisetata</u> Cav.	x		x
MAGNOLIACEAE			
<u>Magnolia</u> sp.			x
MALVACEAE			
MALVACEAE 1	x		
MELASTOMATAEAE			
<u>Miconia</u> aff. <u>hemerostigma</u> Naud.			x
MYRICACEAE			
<u>Myrica cerifera</u> L.			x
MYRSINACEAE			
<u>Parathesis leptota</u> Lundell			x
<u>Rapanea iugosensis</u> Mez	x		x
ONAGRACEAE			
<u>Fuchsia aneliandra</u> Steud.	?		x
<u>Fuchsia microphylla</u> H.B.K.	?		x
<u>Fuchsia paniculata</u> Lindl.			x
<u>Fuchsia splendens</u> Zucc.			x
<u>Fuchsia thymifolia</u> H.B.K.	?		x
<u>Oenothera pubescens</u> Willd. ex Spreng.	x		
OPHIODIACEAE			
<u>Betrorchium</u> sp.			x
ORCHIDACEAE			
<u>Govenia</u> sp.			x
<u>Habenaria</u> sp.			x
ORCHIDACEAE 1			x

Apéndice 1. (continuación)

ORCHIDACEAE 2				x
OXALIDACEAE				
<u>Oxalis corniculata</u> L.	x	x		x
PASSIFLORACEAE				
<u>Passiflora</u> sp.				x
PHYTOLACCACEAE				
<u>Phytolacca icosaandra</u> L.	x			x
PINACEAE				
<u>Pinus oocarpa</u> Schiede				x
<u>Pinus pseudostrabus</u> Schlecht				x
<u>Pinus ayacahuite</u> Ehrenb.				x
<u>Pinus montezumae</u> Lamb.				x
<u>Pinus oaxacana</u> Mirov				x
PIPERACEAE				
<u>Piperomia galioides</u> H.B.K.	x			x
<u>Piperomia quadrifolia</u> (L.) H.B.K. s.l.				x
PLANTAGINACEAE				
<u>Plantago australis</u> Lam. ssp. <u>hirtella</u> (H.B.K.) Rahn	x	x		x
POLYGALACEAE				
<u>Monnina xalapensis</u> H.B.K.	x	x		x
POLYPODIACEAE				
<u>Adiantum</u> sp.	x			x
<u>Asplenium serrae</u> Langsd. & Fisch.				x
<u>Asplenium</u> sp.				x
<u>Elephoglossum</u> sp.				x
<u>Lomariopsis recurvata</u> Fee				x
<u>Polypodium angustifolium</u> Sw.				x
<u>Polypodium</u> sp. 1				x
<u>Polypodium</u> sp. 2				x
<u>Polypodium</u> sp. 3				x
<u>Pteridium aquilinum</u> (L.) Kuhn.		x		x
<u>Thelypteris</u> sp. 1				x
<u>Thelypteris</u> sp. 2				x
<u>Woodwardia spinulosa</u> Mart. & Gal.				x
PYROLACEAE				
<u>Chimaphila maculata</u> (L.) Pursh.				x
<u>Chimaphila umbellata</u> (L.) Barton				x
RHAMNACEAE				
<u>Rhamnus</u> sp. 1		x		x
<u>Rhamnus mcvaughii</u> L.A. & M.C. Johnston				x
ROSACEAE				
<u>Agrimonia macrocarpa</u> (Focke) Rydb.				x
<u>Alchemilla sphaeroides</u> L.f.	x			x
<u>Alchemilla pectinata</u> H.B.K.	x			x
<u>Crataegus pubescens</u> (H.B.K.) Steud.	x			x
<u>Holodiscus argenteus</u> (L.f.) Maxim.				x
<u>Prunus serotina</u> Ehrh. ssp. <u>capuli</u> (Cav.) McVaugh				x
<u>Rubus adenotrichus</u> Schlecht.	x	x		x
<u>Rubus coriifolius</u> Liebm.	x	x		x
<u>Rubus pringlei</u> Rydb.	x	x		x
<u>Rubus sapidus</u> Schlecht.	x	x		x
ROSACEAE 1				x
RUBIACEAE				

Apéndice 1. (continuación)

<u>Borreria laevis</u> (Lam.) Griseb.	x		
<u>Crucosa diversifolia</u> (H.B.K.) Anderson	x		
<u>Didymaea</u> aff. <u>microphylla</u> L. O. Williams	x		x
<u>Galium aschenbornii</u> Scheuer	x	x	x
<u>Galium uncinatum</u> DC.	x		x
<u>Martera granadensis</u> (Mutis ex L.f.) Druce			x
<u>Psychotria</u> aff. <u>minorum</u> Standl. & Steyerf.			x
RUTACEAE			
<u>Zanthoxylum foliolosum</u> Donn.-Sm.			x
SOLANACEAE			
<u>Cestrum anagyris</u> Dunal			x
<u>Lycianthes purpusii</u> (Brandeg.) Bitter			x
<u>Lycianthes</u> sp.			x
<u>Physalis philadelphica</u> Lam.	x		
<u>Solanum</u> sp.	x		
<u>Solanum americanum</u> Miller	x		
<u>Solanum nigricans</u> Mart. & Gal.			x
<u>Solanum ochraceo-ferrugineum</u> (Dunal) Fernald	x		
SMILACACEAE			
<u>Smilax flexuosa</u> Bertol.			x
<u>Smilax</u> sp.			x
<u>Smilax talapensis</u> Schlecht.	x	x	x
SMILACACEAE 1			
SYMPLOCACEAE			
<u>Symplocos limoncillo</u> Humb. & Bonpl.			x
THEACEAE			
<u>Cloarea theaeoides</u> (Sw.) Choisy			x
<u>Ternstroemia pringlei</u> (Rose) Standl.			x
TILIACEAE			
<u>Triumfetta columnaris</u> Hochr.	x		
UMBELLIFERAE			
<u>Hydrocotyle umbellata</u> L.	x	x	x
<u>Microraleuca renifolia</u> Leg.	x	x	x
<u>Sanicula liberta</u> Cham. & Schlecht.			x
UMBELLIFERAE 1			
VERBENACEAE			
<u>Verbesina</u> sp.			x
VIOLACEAE			
<u>Hybanthus</u> sp.			x
<u>Viola</u> sp.	x	x	x
WINTERACEAE			
<u>Drimys granadensis</u> var. <u>mexicana</u> (DC.) A. C. Smith			x
ESPECIES NO DETERMINADAS			
Especie 24			x
Especie 25	x	x	
Especie 29			x
Especie 37			x
Especie 42			x
Especie 59	x		
Especie 63			x
Especie 65	x		
Especie 81	x		
Especie 90			x

Apéndice 1. (continuación)

Especie 93	x		
Especie 96			x
Especie 103			x
Especie 104	x	x	
Especie 105			x
Especie 111			x
Especie 117	x		x
Especie 118		x	
Especie 120		x	
Especie 132	x		x
Especie 139		x	
Especie 140		x	
Especie 146			x
Especie 160			x
Especie 164			x
Especie 171			x
Especie 172			x
Especie 179			x
Especie 184			x
Especie 188			x
Especie 189			x
Helecho 1			x

Apendice 2. Contribución de las especies vegetales a la estructura de la vegetación en las comunidades sucesionales: CAB=Campo Abandonado; PAS=Pastizal; MAT=Materral; BIN=Bosque Incipiente; BPM=Bosque Medianamente Maduro; BMA=Bosque Maduro. Se presentan los valores de importancia relativos en cada una de las comunidades (1-1%; 2-1-5%; 3-5-10%; 4-10-25%; 5-25%).

ESPECIES	CAB	PAS	MAT	BIN	BPM	BMA
<b>ARBOLES DEL DOSEL SUPERIOR (Más de 25 m)</b>						
<i>Pinus ayacahuite</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Pinus oocarpa</i>	-	-	1	3	4	2
<i>Pinus pseudostrobus</i>	-	-	1	3	4	5
<i>Pinus oaxacana</i>	-	-	1	3	4	5
<i>Quercus crassifolia</i>	-	-	1	3	3	5
<i>Quercus crispifolia</i>	-	-	-	1	1	-
<i>Quercus laevis</i>	-	-	1	4	5	5
<i>Quercus rugosa</i>	-	-	1	3	3	2
<b>ARBOLES BAJOS (menos de 25 m)</b>						
<i>Alnus acuminata</i> ssp. <i>arguta</i>	-	-	-	2	2	2
<i>Arbutus xalapensis</i>	-	-	-	1	1	-
<i>Buddleia cordata</i>	-	-	-	1	1	1
<i>Clethra</i> sp.	-	-	-	1	1	1
<i>Cleome theophrasti</i>	-	-	1	2	2	4
<i>Cornus discolora</i>	-	-	-	1	1	1
<i>Crotalaria pubescens</i>	-	-	-	1	1	-
<i>Dryas grandensis</i> var. <i>mexicana</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Garrya laurifolia</i>	-	-	-	1	1	1
<i>Magnolia</i> sp.	-	-	-	-	-	2
<i>Myrica caribaea</i>	-	-	-	3	3	-
<i>Oreocneme xalapensis</i>	-	-	-	2	4	4
<i>Parathesis lasiocarpa</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Parsonia</i> sp.	-	-	-	1	1	2
<i>Prunus serotina</i> ssp. <i>capuli</i>	-	-	-	3	1	2
<i>Psychotria aff. sinerum</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Rapanea iucundensis</i>	-	-	-	4	4	5
<i>Rhamnus</i> sp.	-	-	-	3	2	3
<i>Saurauia latipetala</i>	-	-	-	1	2	1
<i>Saurauia gracilis</i>	-	-	-	1	1	1
<i>Somolocna limocilla</i>	-	-	-	2	3	3
<i>Ternstroemia grisea</i>	-	-	-	1	1	4
<i>Viburnum lucundum</i> ssp. <i>lucundum</i>	-	-	-	2	1	3
Especie 117	-	-	-	-	-	1
Especie 119	-	-	-	-	-	-
<b>ARBUSTOS</b>						
<i>Acacia angustissima</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Azaleum serratum</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Baccharis vaccinioides</i>	-	1	5	-	-	-
<i>Begonia</i> sp.	-	-	-	-	-	1
COMPOSITAE 1	-	-	-	2	2	1

COMPOSITAE 2	-	-	-	2	-	-
CORNACEAE 1	-	-	-	1	1	-
<i>Cestrum anagyris</i>	-	-	-	1	2	2
<i>Eupatorium ligustrinum</i>	-	-	-	1	2	1
<i>Eupatorium wairarapianum</i>	-	-	-	2	2	1
<i>Eupatorium</i> sp.	-	-	-	-	1	-
<i>Fuchsia splendens</i>	-	-	-	1	1	2
<i>Fuchsia macrophylla</i>	-	-	-	1	2	2
<i>Fuchsia paniculata</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Fuchsia splendens</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Fuchsia thwaitesii</i>	-	-	-	1	2	2
<i>Gaultheria chiapensis</i>	-	-	-	1	1	-
<i>Melodiacus argenteus</i>	-	-	-	-	-	1
LABIATAE 1	-	-	-	-	1	-
<i>Litsea glaucescens</i>	-	-	-	3	3	1
<i>Lomariopsis recurvata</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Lophosoria quadrifida</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Lycianthes</i> sp.	-	-	-	-	-	1
<i>Lycimitha purouarii</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Niconia</i> aff. <i>haemastigma</i>	-	-	-	-	-	2
<i>Pennisia chilapensis</i> var. <i>chiapensis</i>	-	-	3	1	1	1
<i>Neclandra</i> sp.	-	-	-	-	-	1
POLYPODIACEAE 1	-	-	-	-	-	1
<i>Pleridium aquilinum</i>	-	-	5	2	2	1
ROSACEAE 1	-	-	-	-	-	1
<i>Rhamnus myrsinifolia</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Rubus adenotrichus</i>	-	-	3	2	2	2
<i>Rubus coriifolius</i>	-	-	3	2	2	2
<i>Rubus pringlii</i>	-	-	3	2	2	2
<i>Rubus amplicus</i>	-	-	3	2	1	2
<i>Salvia kerwinii</i>	-	-	-	2	3	1
<i>Samolus barba-johannis</i>	-	-	-	2	2	1
<i>Solanum nigricans</i>	-	-	-	3	2	2
<i>Thalassia</i> sp. 1	-	-	-	-	-	2
<i>Thalassia</i> sp. 2	-	-	-	-	-	2
<i>Verbascum</i> sp.	-	-	-	-	-	2
<i>Viburnum</i> aff. <i>elatum</i>	-	-	-	3	2	2
<i>Woodwardia spinulosa</i>	-	-	-	-	2	2
<i>Xylocarpus chiapensis</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Zanthoxylum foliolosum</i>	-	-	-	1	2	1
Especie 90	-	-	-	-	1	-
Especie 96	-	-	-	-	1	1
Especie 103	-	-	-	-	1	1
Especie 111	-	-	-	-	-	2
Especie 120	-	-	-	-	-	1
Especie 160	-	-	-	-	-	1

#### HERBACEAS

<i>Adnoscaphon liratum</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Alantium</i> sp.	-	-	-	4	3	1
<i>Asplenium canchroides</i>	3	2	3	-	-	-
<i>Asplenium macracanthum</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Alchemilla subanaoides</i>	2	1	1	-	-	-



<i>Aristida</i> sp.	-	1	-	-	-	-
<i>Asplenium</i> sp.	-	-	-	-	-	1
<i>Asplenium affinis</i>	-	1	-	-	-	-
<i>Bomarea hirtella</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Bathrichium</i> sp.	-	-	-	1	1	-
<i>Brachyopodium mexicanum</i>	-	-	-	1	1	-
COMPOSITAE 1	-	1	1	2	2	-
COMPOSITAE 2	-	1	-	1	2	2
COMPOSITAE 6	-	-	1	-	-	-
COMPOSITAE 7	2	-	-	-	-	-
COMPOSITAE 8	1	-	-	-	-	-
<i>Chimaphila scutellata</i>	-	-	-	-	1	-
<i>Chimaphila umbellata</i>	-	-	-	1	1	-
<i>Cirsium</i> sp. 1	-	-	1	-	1	-
<i>Cirsium</i> sp. 2	-	-	1	-	-	-
<i>Commelina erecta</i> var. <i>angustifolia</i>	-	-	-	2	2	-
<i>Cuphea acuminata</i>	2	-	-	-	-	-
<i>Cymbopetalum commelinoides</i>	-	-	-	2	2	2
<i>Cyperus</i> sp.	-	1	1	-	-	2
<i>Dichondra sericea</i>	2	2	1	1	1	-
<i>Didymum aff. microphylla</i>	3	4	4	-	-	-
<i>Diostroma cymosa</i>	4	-	-	-	-	-
<i>Elaeagnus</i> sp.	-	-	-	-	-	1
<i>Eragrostis</i> sp.	3	2	2	-	-	-
<i>Euphorbia</i> sp.	-	-	1	-	-	-
GRAMINEAE 1	-	1	-	1	-	-
GRAMINEAE 2	-	-	-	-	-	1
GRAMINEAE 3	-	-	1	-	-	-
GRAMINEAE 4	2	-	-	-	-	-
GRAMINEAE 5	1	-	-	-	-	-
GRAMINEAE 6	1	-	-	-	-	-
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	-	1	1	-	-	-
<i>Galium sachsenbarnii</i>	-	-	-	1	1	-
<i>Gracilium americanum</i>	-	2	2	-	-	-
<i>Eucymia</i> sp.	-	-	-	1	-	1
<i>Habenaria</i> sp.	-	-	-	-	1	-
<i>Habenaria</i> sp.	-	-	-	1	1	1
<i>Hydrocotyle umbellata</i>	-	-	-	1	3	2
<i>Jaegeria hirta</i>	1	-	1	-	-	-
LABIATAE 1	-	-	-	-	-	-
LABIATAE 2	-	-	-	-	1	1
LILIACEAE 1	-	-	1	1	-	-
<i>Lycopodium complanatum</i>	-	-	-	1	2	-
<i>Miconia laevis</i>	-	-	1	2	1	1
<i>Muhlenbergia vaginalis</i>	-	1	-	-	-	-
<i>Mertensia grandiflora</i>	-	-	-	2	1	2
ORCHIDACEAE 1	-	-	-	-	1	1
ORCHIDACEAE 2	-	-	-	-	-	1
<i>Occhioanthus asperulus</i>	-	-	1	-	1	-
<i>Orelia corniculata</i>	-	1	1	-	1	-
POLYPODIACEAE 1	-	-	-	-	-	1
POLYPODIACEAE 2	-	-	-	-	-	1
<i>Panicum laxiflorum</i>	-	-	-	-	1	-
<i>Panicum</i> sp.	-	2	3	-	-	-
<i>Paepalium italicum</i>	1	4	3	-	-	-

<i>Paspalum sinus</i>	2	2	4	-	-	-
<i>Paspalum</i> sp. 1	-	1	1	-	-	-
<i>Pennisetum clandestinum</i>	1	2	-	-	-	-
<i>Panicum galioides</i>	-	-	-	-	-	2
<i>Panicum quadrifolium</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Piquetia pilosa</i>	-	-	1	-	-	-
<i>Plantago australis</i> ssp. <i>hictella</i>	1	1	1	-	-	-
<i>Poa annua</i>	1	2	-	-	-	-
<i>Polypodium angustifolium</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Polypodium</i> sp. 1	-	-	-	2	1	4
<i>Polypodium</i> sp. 2	-	-	-	-	-	1
<i>Polypodium</i> sp. 3	-	-	-	-	-	2
<i>Sanicula liberta</i>	-	-	-	-	-	2
<i>Scleria paniculata</i>	4	2	2	-	-	-
<i>Sigesbeckia torulensis</i>	-	-	-	1	-	1
<i>Smilacina flexuosa</i>	-	-	-	3	2	2
<i>Smilacina oppositifolia</i>	-	1	1	-	-	-
<i>Sporobolus indicus</i>	1	4	2	-	-	-
<i>Stachys</i> sp.	-	1	1	1	-	-
<i>Stevia ovata</i>	-	-	5	-	-	-
<i>Stevia serrata</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Taraxacum filifolia</i>	-	2	1	-	-	-
<i>Taraxacum officinale</i>	-	1	-	-	-	-
<i>Trifolium ambly</i>	4	2	4	-	-	-
<i>Trinipichloa stipoides</i>	-	-	1	1	-	-
<i>Urcinia ornata</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Viola</i> sp.	1	2	3	-	-	-
<i>Xulma bromoides</i>	1	3	2	-	-	-
<i>Zoysia americana</i> var. <i>mexicana</i>	-	-	1	4	4	3
Especie 24	-	-	-	-	1	-
Especie 29	-	-	-	1	1	-
Especie 37	-	-	-	-	1	-
Especie 42	-	-	-	-	1	-
Especie 63	-	-	-	-	1	-
Especie 105	-	-	-	-	-	-
Especie 146	-	-	-	1	-	-
Especie 171	-	-	-	-	-	1
Especie 172	-	-	-	-	-	1
Especie 179	-	-	-	-	-	1
Especie 184	-	-	1	-	-	-

#### BEJUCOS Y LIANAS

<i>Calanthe</i> sp.	-	-	-	-	-	2
<i>Caloglossa broussonetii</i>	-	-	-	2	1	-
<i>Caloglossa</i> sp.	-	-	-	1	-	-
<i>Cyclanthera pedata</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Dioscoreum</i> sp.	-	-	-	1	-	-
<i>Panicum</i> sp.	-	-	-	-	-	1
SMILACACEAE 1	-	-	-	1	2	2
<i>Smilax</i> sp.	-	-	-	2	2	2
<i>Smilax lasiocarpa</i>	-	-	-	3	2	2