

00377



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS**

**DIFERENCIACIÓN ECOLÓGICA ENTRE
LAS SABANAS Y LOS PASTIZALES ARTIFICIALES
EN LA REGIÓN DE NIZANDA (OAXACA), MÉXICO**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)
P R E S E N T A :
LILIANA ITZÉ LÓPEZ OLMEDO

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

MÉXICO, D.F.

Junio, 2005



m 345301



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Se autoriza a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Liliana Itzé López Olmedo
FECHA: 13 de junio de 2005
FIRMA: [Firma]

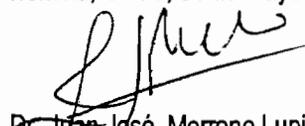
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de febrero del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) López Olmedo Liliana Itzé con número de cuenta 92294424 con la tesis titulada: "Diferenciación ecológica entre las sabanas y los pastizales artificiales en la región de Nizanda (Oaxaca, México)", bajo la dirección del(a) Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo.

Presidente:	Dr. Oswaldo Téllez Valdés
Vocal:	Dra. Alicia Enriqueta Brechú Franco
Secretario:	Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Suplente:	Dr. José Alejandro Zavala Hurtado
Suplente:	Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 31 de mayo del 2005


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, que es un oasis de vida y pensamiento. A la Facultad de Ciencias espacio de convergencia y divergencia. Al Laboratorio de Ecología, que proporcionó el espacio y los instrumentos para el trabajo de gabinete.

Al director de tesis y miembro del comité tutorial, el Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, quien confió en mí y en la tesis. A los dos miembros del comité tutorial Dr. José Alejandro Zavala Hurtado y Dra. Alicia Enriqueta Brechú Franco, quienes durante el seguimiento del proyecto de maestría dieron guía a la tesis.

A los miembros del jurado: Dr. Oswaldo Téllez Valdés, Dra. Alicia Enriqueta Brechú Franco, Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Dr. José Alejandro Zavala Hurtado y Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento, quienes en la revisión del manuscrito hicieron valiosas observaciones que llevaron a mejorar en gran medida el trabajo de tesis.

Al M. en Ecol. Bás. Eduardo Alberto Pérez García, quien asesoró el trabajo florístico, recolectó semillas que fueron utilizadas en el experimento, revisó el trabajo escrito y siempre se preocupó por que este trabajo culminara.

A la Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo recibido mediante la beca de estudiante (no. registro 169865), como parte del posgrado de excelencia, y la beca de tesis de maestría como parte del proyecto CONACYT-SEMARNAT-2002-C01-0267.

Al Laboratorio de Ambientes Controlados de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, en el que se llevaron a cabo los experimentos de germinación de las semillas.

Al Laboratorio de Análisis Físicos y Químicos del Ambiente (LAFQA) del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, en el que se evaluaron características de los suelos. A la QFB. Claudia Luz Hernández Villegas y la M. en C. María Estela Carmona Jiménez (adscritas al LAFQA) quienes asesoraron dichos análisis.

A Ixchel López Olvera, Hugo Antonio Tovar Romero, Adina Chain Guadarrama, José Antonio Sierra Huelz, Eduardo Alberto Pérez García, Jorge Arturo Meave del Castillo, Ralph de Bos, Erick García Morales, Antonio Ramírez, Bartolino Reyes y Avimael Reyes, quienes apoyaron en campo el muestreo de vegetación y de suelos. A María Colín García, quien también apoyó en la colecta de semillas en campo. A Beatriz González por el apoyo en el conteo de semillas.

A la familia Reyes Manuel (Clau, Dino, Liz, Paty, Avi y Chato) por proporcionarnos un hogar en el trabajo de campo.

A la gente de Nizanda y Chivela por confiar en nosotros y permitirnos hacer muestreos en sus paradisiacas tierras.

A todos los compañeros del Laboratorio de Ecología, con los cuales se aprende algo más que ecología. A Virginia Cervantes por su valiosa opinión acerca de la tesis.

En especial...

A mis padres, José Luis y Cecy, por su gran apoyo aún en los momentos difíciles, esta tesis también es de ellos, es un reflejo de su esfuerzo.

A mis hermanos Claudia, Paco, Alma y Nancy, por su apoyo y por haber crecido juntos. A Irma, por haber acrecentado el cariño en la familia. A José Luis chiquito, por ser motivo de amor y alegría.

A mis amig@s Adriana, Vicky, Mary, Armando, Carlitos, con quienes comparto una valiosa amistad y estuvieron al pendiente de esta etapa echándome porras. A mis amigas de la carrera Miriam, Carla y Marta, por la amistad a prueba de distancia y tiempo.

A mis compañeros de música.

A todos aquellos con quienes he aprendido y crecido.

...cáa xhíixha zíizi née naróoba.	...las cosas sencillas y grandes.
Gubíidxa née stúuxu quiráati,	El sol con sus rayos eternos,
béeu née cáahui quiráati,	la luna de sombras infinitas,
béele guíi guibáa.	las estrellas, el cielo.
Bíinu cáa níisa dóo née guíigu,	Hiciste los mares y los ríos,
níisa layúu dáagu née níisa píi.	las lagunas y los charcos.
Cáa dáani née guíée,	Las montañas y las flores,
bidxíiña née bennda,	el venado y los peces,
máani ripáapa née búupu,	los pájaros y la espuma,
bíi, dxíi, bíáni,	el viento, el día, la luz,
bandáa, láadxi dóo.	las sombras, el alma.
Binni láaze née béedxe guéenda,	El hombre débil y el tigre hábil,
léempa néexhe náa née guéeu níidi.	el conejo astuto y el coyote necio.
Bizáa lúu guennda nacháahui née	Creaste la bondad y la maldad,
guennda xhíihui,	el triunfo y la derrota,
ráa dxíiba lúu náa née ráa bidíiñe,	la alegría y la muerte,
guennda nayéeché née guennda gúuti,	la vida y el odio juntos...
guennda nabáani née guennda	
nanaláadxi náaca xcuáa...	

Macario Matus Domínguez

INDICE

RESUMEN	ix
ABSTRACT	x
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Las sabanas	2
1.2 Los pastizales artificiales	4
1.3 Las semillas: morfología dispersión y germinación	5
1.3.1 Características morfológicas y su relación con la dispersión	5
1.3.2 Factores que afectan la germinación de las semillas	6
1.4 Características edáficas en sabanas y pastizales artificiales	8
1.5 Preguntas, objetivos e hipótesis	11
1.6 Estructura de la tesis	12
II. ZONA DE ESTUDIO	15
2.1 Localización	15
2.2 Clima	15
2.3 Relieve e hidrología	16
2.4 Geología y edafología	17
2.5 Flora y vegetación	17
III. COMPARACIÓN DE LA VEGETACIÓN DE SABANA Y DE PASTIZAL ARTIFICIAL	19
3.1 Introducción	19
3.2 Método	20
3.2.1 Selección de los sitios y método de muestreo	20
3.2.2 Análisis de datos	21
3.3 Resultados	22
3.3.1 Composición florística y riqueza	22
3.3.2 Diversidad y estructura	24
3.3.3 Clasificación de los sitios	29
3.4 Discusión	30
3.4.1 Composición florística y riqueza	30

3.4.2	Diversidad y estructura	32
3.4.3	Agrupación de los sitios	34
3.4.4	Conclusiones	34
IV.	DISPERSIÓN Y GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS DE LAS ESPECIES DE SABANA Y DE PASTIZAL ARTIFICIAL	37
4.1	Introducción	37
4.2	Método	38
4.2.1	Descripción y clasificación de los síndromes de dispersión de las semillas	38
4.2.2	Germinación de semillas	39
4.2.3	Análisis de datos	40
4.3	Resultados	40
4.3.1	Características morfológicas de las semillas y su síndrome de dispersión	40
4.3.2	Características germinativas de las semillas	44
4.4	Discusión	51
4.4.1	La variabilidad de las semillas y sus implicaciones	51
4.4.2	Patrones de germinación en las especies de la sabana y del pastizal artificial	53
4.4.3	Conclusiones	54
V.	COMPARACIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS EDÁFICAS DE SABANA Y DE PASTIZAL ARTIFICIAL	55
5.1	Introducción	55
5.2	Método	56
5.2.1	Selección de sitios y método de muestreo	56
5.2.2	Análisis de las muestras de suelo	57
5.2.3	Análisis de datos	58
5.3	Resultados	58
5.3.1	Características geomorfoedáficas en campo	58
5.3.2	Características edáficas evaluadas en laboratorio	59
5.3.3	Clasificación de los sitios	62
5.4	Discusión	64
5.4.1	Variabilidad de los parámetros edáficos	64

5.4.2 Clasificación de los sitios	64
5.4.3 Disponibilidad de agua y sus implicaciones	65
5.4.4 Comparación con otras sabanas	66
5.4.5 Conclusiones	67
VI. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	69
6.1 Diferencias florísticas entre la sabana y el pastizal artificial de Nizanda	69
6.2 Características de las semillas de sabana y de pastizal artificial, y las historias de vida de sus plantas	71
6.3 Condiciones hídricas edáficas y su efecto restrictivo para el establecimiento	73
6.4 La naturaleza de las sabanas y la variabilidad de los pastizales artificiales	74
6.5 Conclusiones	75
VII. LITERATURA CITADA	77
APÉNDICE I. Listado de especies de los pastizales artificiales	85
APÉNDICE II. Listado de especies de las sabanas	89
APÉNDICE III. Descripción de las semillas	93

RESUMEN

La dificultad para reconocer a las sabanas como un tipo de vegetación natural radica fundamentalmente en su semejanza con los pastizales artificiales. En México, esta dificultad se acentúa debido a que las sabanas ocupan pequeñas áreas y los pastizales artificiales están en creciente extensión. Con el fin de diferenciar a las sabanas de los pastizales artificiales (PA) en una localidad del trópico estacional del sur de México, se hizo una caracterización de la composición florística y la estructura de las comunidades de sabana y PA. Además, se hizo una descripción de las características morfológicas y germinativas de algunas de sus especies, y una descripción de sus características edáficas de ambos sistemas. Las sabanas y los PA estudiados están ubicados en los alrededores de Nizanda y Chivela (Oaxaca). En la región la estacionalidad es muy pronunciada en relación con la precipitación. En campo se observó que las sabanas se encuentran en las partes altas de los lomeríos, mientras que los pastizales artificiales se presentan en las partes bajas de las laderas o al margen de las planicies de inundación. Los resultados mostraron que existe una diferencia marcada en la composición florística entre las sabanas y los PA, ya que sólo comparten 9 especies de 135 (en la sabana) y 100 (en el PA). Además, las primeras son más ricas y diversas que los PA, la riqueza y la diversidad (Shannon- \log_2) promedio por sitio en sabana fueron de 34 y 2.39 en sabana, y de 27 y 0.72 en PA. Los valores de dominancia fueron muy similares; en sabana la especie dominante fue *Trachypogon spicatus* y en PA fue *Megathyrsus maximus*. La comparación de la talla de las semillas no mostró diferencias significativas entre las de sabana y las de PA. En relación con el tamaño pequeño de las semillas, fue posible determinar que la dispersión de la mayoría de ellas se relaciona con el viento. No hubo diferencias significativas en las características germinativas entre las especies de los dos sistemas, bajo condiciones estándar. A pesar del número limitado de semillas, fue posible detectar que la mayoría de las semillas germinan en un lapso relativamente corto (30 días). De los factores edáficos que se analizaron, el pH fue el único factor que difirió significativamente entre los sitios, definiendo a los suelos de las sabanas

como más ácidos que los de PA. Además, fue notable en las sabanas un porcentaje alto de pedregosidad que limita fuertemente la disponibilidad hídrica de sus suelos. Es probable que tales limitaciones no impidan la germinación de semillas de PA, pero que sí impongan fuertes restricciones durante la etapa de establecimiento. La sabana es un tipo de vegetación natural y como tal merece una mayor atención; es necesario hacer estudios detallados de los diferentes tipos de sabana que permitan conocerlas y así poder apoyar mejor las acciones para su conservación y manejo.

ABSTRACT

The difficulty to recognize savannas as a natural vegetation type lies basically upon its similarity to anthropogenic tropical pastures (PA). In Mexico, such difficulty is magnified due to the fact that savannas cover small areas whereas man-made pastures are constantly increasing in extent. In order to differentiate savannas from PA in a seasonally dry tropical regions of Southern Mexico, floristic composition and structure of both communities were characterized. In addition, seed morphology and germinative features of some species occurring in these systems were described, and a description of the edaphic properties in both systems was provided. The studied savannas and PA are located in the surroundings of Nizanda and Chivela towns (Oaxaca State). In the region rainfall is highly seasonal. In the field, savannas were observed to concentrate around hill tops, whereas PA occur mostly in the lower portions of hill slopes or on floodplains. The results show a marked difference in floristic composition between savannas and PA, since a mere nine species were shared between them of a total 135 species in savanna, or 100 species in PA. Moreover, savannas are on average richer and more diverse than PA: mean species richness for savanna and PA were 34 and 27, and mean \log_2 Shannon for the same communities were 2.39 and 0.72, respectively. Dominance values were very similar between the two; however, dominant species was *Trachypogon spicatus* in savanna and *Megathyrsus maximus* in PA. Comparison

of seed size did not show any significant differences between savanna and PA. Regarding the small size of the seeds, dispersal of most seeds could be related with wind. Germinative behavior of seeds from the two communities assessed under standard conditions did not differ significantly. In spite of the limited number of seeds, most of them were observed to germinate in a relatively short time (30 d). Among the analyzed edaphic factors, pH was the only variable that differed significantly between sites, showing that savanna soils are more acidic than those of PA. In addition, a large percent stoniness in savannas was noticeable, which strongly limits water availability in these soils. Such limitations are not likely to prevent the germination of seeds from PA, but they may rather impose strong restrictions during the establishment phase. Savanna represents a natural vegetation type and as such it deserves further attention; more detailed studies should be conducted aimed at understanding the various kinds of savannas that occur in the country, so that their conservation and management may be better supported.

I. INTRODUCCIÓN

Las sabanas conforman un bioma de gran importancia por su extensión en la región intertropical, ya que cubren alrededor de 35% de dicha región (Richards, 1996). Desde su aparición, en ellas se han desarrollado una flora y una fauna típicas. Sin embargo, con la creación de comunidades de origen antrópico también dominadas por pastos ha surgido una cierta dificultad para diferenciarlas como comunidades primarias (Sarmiento y Monasterio, 1975). Aunque ambos sistemas pueden ser muy parecidos, sobre todo en cuanto a su fisonomía y su riqueza florística, entre ellos pueden existir diferencias ecológicas importantes. Aún no se han estudiado de manera detallada las características de la composición florística y la estructura de las sabanas en comparación con las de los pastizales secundarios, ni tampoco se ha analizado si sus diferencias tienen que ver con los factores edáficos y con las características de las semillas de sus especies; en contraste, diversos estudios sobre la dinámica del establecimiento de plantas han permitido documentar abundantemente las diferencias entre la sabana y la selva como dos vegetaciones que coexisten en un mismo paisaje (Kellman, 1984, 1985).

En México, la dificultad para reconocer a las sabanas como un tipo de vegetación natural se acentúa debido a que las sabanas mexicanas, las cuales representan el límite norte de la distribución de este tipo de vegetación en la región neotropical, ocupan áreas pequeñas y fragmentadas, mientras que los pastizales artificiales están en creciente extensión. En este país, los pocos estudios que las identifican como tales se han enfocado principalmente hacia el análisis de su composición florística (Sarukhán, 1968; Puig, 1972; Reyes y Zamora, 1973; Rzedowski, 1981). Las sabanas de la región de Nizanda (Oaxaca) tienen una flora rica en especies, las cuales en su mayoría no se comparten con los otros tipos de vegetación regionales, incluyendo los secundarios (Pérez-García *et al.*, 2001). Además, son comunidades que se componen de elementos en su mayoría típicos de sabanas neotropicales, como lo es el pasto dominante *Trachypogon spicatus* (López-Olmedo, 2001). Una cuestión no resuelta es por qué se presenta tal exclusividad en la composición de especies, sobre todo cuando se

trata de explicar por qué las especies de pastizales artificiales están prácticamente ausentes en las sabanas, siendo ambos sistemas relativamente parecidos, tanto por el tipo de disturbio al que están sometidos (principalmente el fuego), como por el tipo de plantas que los componen (predominantemente gramíneas). Con el fin de buscar explicaciones a dicha exclusividad de su flora basadas en la comprensión de las características ecológicas de las sabanas, en este estudio se comparan la estructura y la composición florística de las sabanas naturales con las de los pastizales artificiales, incluyendo las características morfológicas y germinativas de las semillas de algunas de sus especies, así como características edáficas básicas de ambos sistemas en la región mencionada.

1.1 Las sabanas

En general, el término sabana se refiere a un tipo de vegetación tropical dominado por gramíneas y ciperáceas, en el que estrato herbáceo es continuo, aunque ocasionalmente se pueden presentar elementos arbustivos, arbóreos y palmas arborescentes (Beard, 1953; Eiten, 1986). Los primeros registros paleoecológicos de la existencia de sabanas en el mundo son muy anteriores a la aparición de los seres humanos (Flenley, 1979; van der Hammen, 1983), de modo que podemos suponer que las sabanas conforman un tipo de vegetación natural, aun cuando hay fuertes indicios de que su extensión reciente es atribuible, al menos en parte, a las actividades humanas (Miranda, 1952; van der Hammen, 1983; Sanford y Wangari, 1985; Baruch, 1996).

Las sabanas poseen una alta diversidad de especies, que en algunos casos llega a ser comparable con la de algunos bosques tropicales (Solbrig *et al.*, 1996). Aunque las sabanas tienen una distribución pantropical, se comparten muy pocas especies entre las regiones donde se presentan. Sin embargo, es notoria la presencia de pastos africanos en algunas comunidades de sabana y de pastizal secundario en Australia y América, lo cual está siempre asociado con las actividades humanas relacionadas con la ganadería.

Por otra parte, por tratarse de sistemas muy heterogéneos en todas las escalas de análisis (Solbrig *et al.*, 1996), se han propuesto varias formas de

clasificar a las sabanas. Sarmiento (1983) reconoció cuatro tipos fenológicos de sabanas para los que la condición hídrica es el criterio de clasificación. Bajo este esquema, el tipo más común es la sabana estacional, en la que durante la época de lluvias las capas superficiales del suelo retienen suficiente humedad, a la vez que en la de secas existe un déficit hídrico; a este tipo le sigue en extensión la sabana semiestacional, que tiene una prolongada estación de lluvias en que no se satura el suelo y una estación con un déficit parcial de agua; la sabana hiperestacional, por su parte, es un tipo más raro caracterizado por presentar una larga estación lluviosa durante el cual el suelo que satura, seguida por un periodo muy seco; finalmente está la sabana de estero, que es la menos común, en la que existe un exceso de agua en el suelo durante la época de lluvias, seguida por una estación en la que las capas superficiales del suelo tienen suficiente contenido de agua.

La baja disponibilidad de agua en las sabanas estacionales se debe a que durante la época de lluvias el agua se pierde por una rápida infiltración, alcanzando horizontes de 2 m de profundidad o más, y por escurrimiento superficial, lo que hace que en la época de secas las reservas de agua sean muy reducidas. Además, si en cierto año el monto de precipitación es menor que el promedio anual, las reservas de agua se pueden agotar, generándose temporalmente una sequía (Sarmiento, 1983); las plantas de sabana se encuentran adaptadas a este fenómeno.

Otro factor de estrés al que de manera regular están sometidas las sabanas es el fuego (Sarmiento, 1983). Kellman (1984) propuso la hipótesis de que existen relaciones sinérgicas entre el fuego y la baja fertilidad del suelo en las sabanas neotropicales. Con base en sus estudios realizados en las sabanas de Belice, postuló que la vegetación que se desarrolla en suelos fértiles es menos propensa al fuego que la de suelos infértiles, debido a que la concentración de ciertos minerales y los niveles de humedad en el estrato arbóreo reduce la propagación del fuego; por lo tanto, allí se desarrollan más elementos arbóreos. Por el contrario, en los sitios donde la vegetación es más abierta, los suelos son infértiles y existe un bajo contenido de nutrientes minerales en los tejidos vegetales, se

produce un aumento en la aparición de los fuegos y se retarda el establecimiento de elementos arbóreos. No obstante, para algunas especies arbóreas basta la ausencia prolongada de fuego para que sus plántulas comiencen a establecerse (Kellman y Miyanishi, 1982).

Actualmente se considera que algunas sabanas son naturales, también llamadas primarias, y que otras son de origen antrópico, las que a veces se denominan sabanas secundarias (Richards, 1996) o pseudo-sabanas (Gómez-Pompa, 1965). Estas últimas se generan en áreas que fueron sometidas a un uso agropecuario y que se mantienen bajo un régimen de incendios repetidos (Sarukhán, 1968; Richards, 1996). De este modo, la fisonomía de las sabanas antropogénicas es con frecuencia muy similar a la de las naturales (Bourlière y Hadley, 1970).

1.2 Los pastizales artificiales

En general, los pastizales artificiales o antropogénicos se distinguen por estar presentes en áreas que sostenían otro tipo de vegetación antes de la intervención del hombre y de sus animales domésticos (Hernández-X., 1957; McIlroy, 1973; Rzedowski, 1978; Sanford y Wangari, 1985). Los pastizales antropogénicos pueden sustituir también a comunidades en fases tempranas de sucesión en las que debido al pastoreo y al fuego, la vegetación no alcanza una fase más desarrollada (Rzedowski, 1978; Singh y Joshi, 1979).

El fuerte impulso al desarrollo de sistemas ganaderos ha hecho que el pastoreo sea la actividad que más comúnmente genera pastizales artificiales (Hernández-X., 1957; Singh y Joshi, 1979). Por ejemplo, en Veracruz, a principios del siglo XVI, los españoles usaron el fuego para generar pastura adicional a la provista por las sabanas que existían en la zona (Sluyter, 2001). Algunas especies presentes en dichos pastizales fueron introducidas, sobre todo los pastos de origen africano (Sluyter, 2001), que en la actualidad son los más utilizados por su alto potencial de dispersión y su tolerancia al forrajeo e inmunidad a patógenos (Baruch, 1996). En cambio, las especies nativas no son tan apetecibles, si bien se llegan a establecer en suelos relativamente infértiles y además son resistentes al

fuego (Sarmiento, 1983; Kellman, 1984).

El pastoreo determina la estructura y los procesos ecológicos en los pastizales. En general, esta actividad no permite la formación de un dosel arbóreo cerrado, lo que hace posible la invasión de plantas anuales y exóticas, generando así un incremento en la diversidad. Solamente cuando el pastoreo es muy intensivo decrece la cobertura basal de las plantas y puede dispararse la erosión del suelo, proceso que su vez influye sobre la dinámica de la comunidad (Singh y Joshi, 1979). En contraste, la riqueza en los pastizales artificiales puede elevarse cuando existen elementos arbóreos (remanentes de la vegetación original) al interior de dichos pastizales, como es el caso de los potreros de la sierra de Los Tuxtlas (Guevara *et al.*, 1993, 1994, 1997)

Otra manera por la cual se generan pastizales artificiales es con el descanso de terrenos de cultivo, en los que se establece un conjunto de especies ruderales (Singh y Joshi, 1979). En estos casos el fuego se utiliza para su mantenimiento (Gupta y Ambasht, 1979). Por ejemplo, todos los potreros de grama (pastos nativos como *Paspalum conjugatum*, *Axonopus compressus* y *Setaria geniculata*) de la región de Los Tuxtlas se generaron a partir de campos agrícolas (Guevara *et al.*, 1997).

1.3 Las semillas: morfología, dispersión y germinación

1.3.1 Características morfológicas y su relación con la dispersión

La semilla es la estructura de reproducción que contiene al embrión y a un conjunto de materiales que proporcionan la energía y la estructura requeridas para la germinación, el crecimiento y la morfogénesis hasta el estadio de plántula (Berlyn, 1972; Bewley y Black, 1994). El embrión puede variar enormemente en su proporción y posición dentro de la semilla dependiendo de la especie. También varían el tamaño y la forma de las semillas en función de las estrategias de dispersión de cada especie (Russell y Musil, 1961; Kozłowski y Gunn, 1972).

En el estudio de la diseminación vegetal, la unidad de análisis es la diáspora o parte de la planta que, una vez separada de la planta madre, puede producir un nuevo individuo (Dansereau y Lems, 1957). En general, la diáspora

está representada por la semilla con el embrión, aunque también puede corresponder a estructuras como el fruto o la infrutescencia. Los criterios que se utilizan para el estudio de la dispersión son: 1) la morfología de la diáspora, 2) la naturaleza genética de su parte regenerativa, 3) el agente de dispersión y la respuesta adaptativa de la diáspora y de la planta madre, y 4) las condiciones para el éxito relativo del arribo después de la diseminación (Dansereau y Lems, 1957).

De estos cuatro criterios, el estudio de la morfología de la diáspora proporciona bases para determinar el agente de dispersión en el caso de las semillas. Las características como la forma, el tamaño, la presencia y el tipo de ornamentaciones son los principales indicadores del tipo de dispersión. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que aunque existan circunstancias para que cierto tipo de dispersión pueda tener lugar, no significa que necesariamente éste ocurra (Dansereau y Lems, 1957).

El tamaño de las semillas guarda relación directa con el patrón de dispersión, las condiciones ambientales en las que se desarrolla la planta y su forma de crecimiento. A su vez, el tamaño influye en la probabilidad de germinación, el tamaño de la plántula y las tasas de crecimiento, de establecimiento y de supervivencia (Grime, 1982; Ramírez, 1993; Murali, 1997). Las plantas herbáceas que tienen tasas rápidas de crecimiento relacionadas con su desarrollo en ambientes perturbados (como los pastizales) por lo general poseen semillas pequeñas (Grime, 1982). Es común que tales semillas se dispersen vía eólica, aunque también suelen ser dispersadas por grandes mamíferos herbívoros que las consumen indiscriminadamente junto con las hojas y los tallos, tanto en condiciones naturales como en sistemas artificiales de pastoreo (Janzen, 1984). En la ausencia de grandes mamíferos, la dispersión de pequeñas semillas se lleva a cabo por agentes como hormigas, viento, agua y ratones (Janzen, 1984).

1.3.2 Factores que afectan la germinación de semillas

La germinación comienza con la imbibición (absorción de agua por parte de la semilla) y termina con la elongación del eje embrionario (Romero, 1989; Bewley y

Black, 1994). La ruptura de la testa por la emergencia de la radícula indica el término de la germinación y a su vez el inicio del estadio de plántula. En esta etapa se da el proceso de establecimiento, durante el cual la plántula adquiere la capacidad de independizarse como organismo autotrófico (Bewley y Black, 1994). Tanto la germinación como el establecimiento son etapas complejas en el desarrollo de la planta y son de gran importancia ecológica y evolutiva (Baskin y Baskin, 1998).

La respuesta de las semillas a diferentes condiciones ambientales, expresada a través de la germinación, puede estar regulada por varios factores (Berlyn, 1972; Singh y Johri, 1972; Bewley y Black, 1994; Baskin y Baskin, 1998; González-Zertuche *et al.*, 1999; Osuna-Fernández *et al.*, 2000; Brechú-Franco *et al.*, 2000). Las semillas viables (*i.e.* las que están vivas) pueden estar en un estado de quiescencia o de latencia antes de la germinación. La quiescencia implica que de manera natural las semillas pueden sobrevivir en este estado de reposo y su germinación comienza con la hidratación bajo condiciones favorables para el metabolismo. La latencia es la presencia de un periodo de interrupción del crecimiento y disminución del metabolismo durante la etapa de semilla (Bewley y Black, 1994; Baskin y Baskin, 1998). De acuerdo con su origen se han distinguido varios tipos de latencia (Harper, 1977). La latencia innata comienza cuando el embrión detiene su crecimiento antes de ser dispersada la semilla, por lo que ésta no germina debido principalmente a la inmadurez del embrión. La latencia impuesta se refiere al periodo en el que las semillas maduras no germinan hasta que cierto factor ambiental estimula el factor endógeno para que permita la germinación. Por último, la latencia inducida se presenta después de la dispersión en semillas no latentes que entran en ese estado cuando un factor ambiental indica condiciones ambientales desfavorables.

Entre de los factores abióticos que afectan la germinación (Romero, 1989) se encuentran los siguientes.

1) Agua. Es el factor abiótico más importante; en su ausencia no hay germinación. Además, la cantidad de agua determina el gradiente hídrico entre la semilla y el ambiente (generalmente, pero no siempre edáfico) que determinará a

su vez la imbibición.

2) Temperatura. Muchas semillas requieren de temperaturas cardinales (máxima y mínima) muy específicas para germinar, sobre todo en regiones templadas. En general, en regiones tropicales las semillas no requieren mucha variación, aunque algunas dependen de eventos de altas temperaturas, como los producidos por los fuegos, para poder iniciar dicho proceso. La temperatura puede influenciar fuertemente la velocidad de germinación (Baskin y Baskin, 1998).

3) Oxígeno. Su total ausencia puede inhibir la germinación; aun cuando la imbibición se inicie, si no hay intercambio de gases el embrión puede intoxicarse con los productos de la respiración anaerobia (Bradbeer, 1994).

4) Luz. Este factor puede inducir o inhibir la germinación, ya que existen semillas que requieren cierto grado de luminosidad, e incluso cierta radiación. A las semillas con requerimiento de luz se les ha denominado fotoblásticas debido a que poseen sistemas que a nivel bioquímico son sensibles a ciertas longitudes de onda.

En los sistemas tropicales, el termoperiodo y la temperatura pueden no ser factores determinantes. De hecho, los suelos de zonas bajas en el trópico son isotermales, ya que las variaciones tanto del termoperiodo como del fotoperiodo son muy bajas (Vázquez-Yanes, 1974; Romero, 1989). En comunidades abiertas como los pastizales, la luz no suele ser un factor limitante, mientras que el fuego y la humedad del suelo son los factores más importantes para las especies de estos sistemas (Jackson, 1974; Romero, 1989)

Las semillas pequeñas generalmente germinan más rápidamente que las grandes, aunque su capacidad de germinación generalmente es menor (Grime, 1982; Murali 1997). La talla pequeña en las semillas de las plantas herbáceas está relacionada con una alta capacidad de expansión vegetativa en éstas, y por ello su reproducción sexual es una estrategia complementaria, principalmente en las hierbas perennes (Grime, 1982).

1.4 Características edáficas en sabanas y pastizales artificiales

En general, las sabanas neotropicales se desarrollan en suelos extremadamente

oligotróficos (Sarmiento, 1983; Kellman, 1989; Medina y Silva, 1991; Lüttge, 1997). En el caso particular de las sabanas centroamericanas, la infertilidad de sus suelos está dada en gran parte por el tipo de erosión a la que están sometidas. Por un lado, esto se debe a la acción del agua en la época de lluvias y del viento en la de secas; y por el otro, a la pérdida de materia orgánica ocasionada por el fuego (Solbrig, 1998). Este último factor contribuye al empobrecimiento de los suelos en las sabanas al inducir la pérdida de elementos volátiles y por la generación de cenizas que posteriormente son arrastradas por el viento y el escurrimiento superficial del agua (Sarmiento, 1983). Por otro lado, la baja fertilidad de los suelos puede tener como origen su antigüedad, ya que al ser suelos viejos se encuentran muy intemperizados (Miranda 1958; Kellman, 1989).

Los suelos de las sabanas de la península de Yucatán son el resultado de la emersión de terrenos pantanosos o lacustres que se erosionaron, por lo que son deficientes en drenaje (Miranda, 1958). Sarmiento (1983) mencionó que la mayoría de las sabanas en América ocupan terrenos relativamente llanos o ligeramente ondulados que tienen diversos orígenes; este autor resalta que el relieve, al ser la principal determinante sobre las condiciones hídricas, influye sobre las características químicas y nutricionales de los suelos.

Las características de los suelos de los pastizales artificiales están determinadas por varios factores: la vegetación que existía antes que el pastizal, la edad del pastizal y el régimen de disturbio al que está sometido. De esta manera, se podría esperar que los suelos de los pastizales artificiales hayan sido más profundos y más fértiles que los de las sabanas, debido a que los primeros sustentaban una vegetación arbórea. En función de los diferentes factores mencionados, los suelos de los pastizales artificiales pueden ser muy variados; sin embargo, un fenómeno muy común en ellos es la presencia de capas compactas cuyo origen se debe en muchos casos al pisoteo por ganado (Romero, 1989).

Los factores edáficos que más pueden influir sobre la germinación y el establecimiento de las plantas son la textura y la estructura del suelo; estos dos atributos determinan en gran medida el balance hídrico y la aireación (Siebe *et al.*, 1996, Murphy *et al.*, 2000). La estructura del suelo es un término que se usa para

denominar a la agregación de partículas primarias en partículas compuestas. El grado y el tipo de agregación pueden influenciar la disponibilidad de agua y la aireación del suelo.

La textura refleja la distribución de los tamaños de las partículas de un suelo y es una de las características más importantes en el mismo (Siebe *et al.*, 1996). Básicamente, de acuerdo con el tamaño de las partículas, se distinguen tres tipos de textura: arenosa, limosa y arcillosa. Las texturas en las que predominan las arenas proporcionan buena aireación, pero están asociadas a una baja retención de agua; en las que predomina las arcillas, la retención de agua es alta, pero su aireación es muy pobre y la infiltración es lenta. Relacionado con la textura, el contenido de materia orgánica es una característica que influye en la capacidad de retención de agua y en la formación de agregados en el suelo. La profundidad del suelo es otra característica importante que también puede determinar el establecimiento de las plantas, ya que los suelos poco profundos no tienen una buena retención de agua y limitan fuertemente el enraizamiento por insuficiencia de volumen.

La hidratación de las semillas depende de la diferencia de potencial hídrico entre el suelo y la semilla, así como de su amplitud de contacto y de los obstáculos que impiden la entrada de agua. El potencial inicial (potencial matricial) de la semilla se define como la capacidad de las membranas y de los cuerpos protéicos para absorber agua, mientras que el potencial inicial del suelo es la resistencia de las partículas del suelo a ceder el agua que retienen en su superficie (Romero, 1989). El potencial matricial depende del contenido de agua del suelo y de su textura, de manera que a igual contenido de agua, los suelos arenosos la ceden más fácilmente que los arcillosos (Singh *et al.*, 1998). Además, la humedad es menor en las capas más superficiales, en las cuales generalmente las semillas germinan. Al inicio de la imbibición, la diferencia inicial de potencial es muy grande, pero a medida que la semilla se hidrata la diferencia disminuye, ya que se abate la cantidad de agua que está en contacto inmediato con la semilla, disminuyendo así la velocidad de imbibición (Romero, 1989).

1.5 Preguntas, objetivos e hipótesis

Algunos autores han propuesto que tanto las sabanas como los pastizales artificiales tienen un origen antrópico en México (Miranda, 1952; Sarukhán, 1968; Puig, 1972; Reyes y Zamora, 1973; Gómez-Pompa, 1978; Leopold, 1990). Sin embargo, Hernández-X. (1957) y Miranda (1958) reconocieron que al menos en algunos casos, las sabanas pueden tener un origen primario. La dificultad para caracterizar ecológicamente a las sabanas parece radicar en que, por una parte, este tipo de vegetación no es muy extenso en el país debido a su posición marginal cercana a los límites de su distribución continental; por la otra, en que los pastizales artificiales (que están en creciente expansión) llegan a ser fisonómicamente muy parecidos a ellas. De hecho, ambos sistemas se caracterizan por estar sometidos al fuego y en muchos casos al uso pecuario. Sin embargo, algunas sabanas tienen una flora rica y casi exclusiva (Ramírez, 1999; López-Olmedo, 2001; Pérez-García *et al.*, 2001), lo cual se ha interpretado como un indicio de que existen fuertes restricciones ambientales en las sabanas que impiden el establecimiento de especies propias de otros tipos de vegetación, incluyendo las de los pastizales artificiales. Ante la dificultad de entender y por lo tanto de diferenciar claramente las características de las sabanas de las de los pastizales artificiales, surge la necesidad de responder a la siguiente pregunta: ¿qué grado de diferenciación ecológica y florística existe entre las sabanas y los pastizales tropicales artificiales? Bajo ese cuestionamiento general, en este estudio se pretendió responder a preguntas más específicas que permitieran un acercamiento a la respuesta de la pregunta general: ¿cuáles son las diferencias florísticas y estructurales entre las sabanas y los pastizales artificiales?, ¿existen diferencias en la morfología de las semillas y las características germinativas de las especies de ambos sistemas?, y ¿existen características edáficas que permitan distinguir a las sabanas de los pastizales artificiales? Para responder a cada una de las preguntas particulares se plantearon como objetivos: 1) evaluar las diferencias florísticas y estructurales entre estos dos sistemas, 2) describir y comparar la morfología y las características germinativas de las semillas de sus especies, y 3) describir y comparar las características edáficas básicas de cada

sistema. En este estudio se planteó la hipótesis de que los suelos de las sabanas son más restrictivos para el establecimiento de plantas que los suelos de los pastizales artificiales, es decir, que existen diferencias ambientales de tipo edáfico que limitan la germinación y el establecimiento de especies de pastizales artificiales en las sabanas de la región, además de que puede haber diferencias entre las características germinativas de las especies de los dos sistemas.

1.6 Estructura de la tesis

De acuerdo con los objetivos planteados, en el presente trabajo se optó por utilizar un método independiente para responder cada pregunta. Por un lado, se siguió el método utilizado en la caracterización de las sabanas (López-Olmedo, 2001) para el estudio de los pastizales artificiales, lo que permitió comparar directamente la estructura y la composición florística de ambos sistemas de forma directa. Por otro lado, se seleccionaron ciertas especies para la descripción de sus semillas y para el estudio de la germinación de algunas de las especies seleccionadas. Finalmente, se obtuvieron muestras de suelo superficial de las sabanas y de los pastizales artificiales para el estudio y comparación de sus características edáficas (Figura 1.1).

Para cada objetivo particular se elaboró un tratamiento independiente del marco teórico, del método, de los resultados obtenidos y su discusión, por lo que dichos temas se desarrollaron con mayor amplitud en capítulos independientes. El primero corresponde al primer objetivo particular y se titula "Comparación de la vegetación de sabana y pastizal artificial", el segundo se llama "Dispersión y germinación de las semillas de especies de sabana y pastizal artificial", mientras que el tercero lleva por título "Comparación de las características edáficas de sabana y de pastizal artificial". Finalmente, cumpliendo con el objetivo general, se incluye un último capítulo en el que se discuten de manera integral los tres capítulos anteriores (Fig. 1.1)

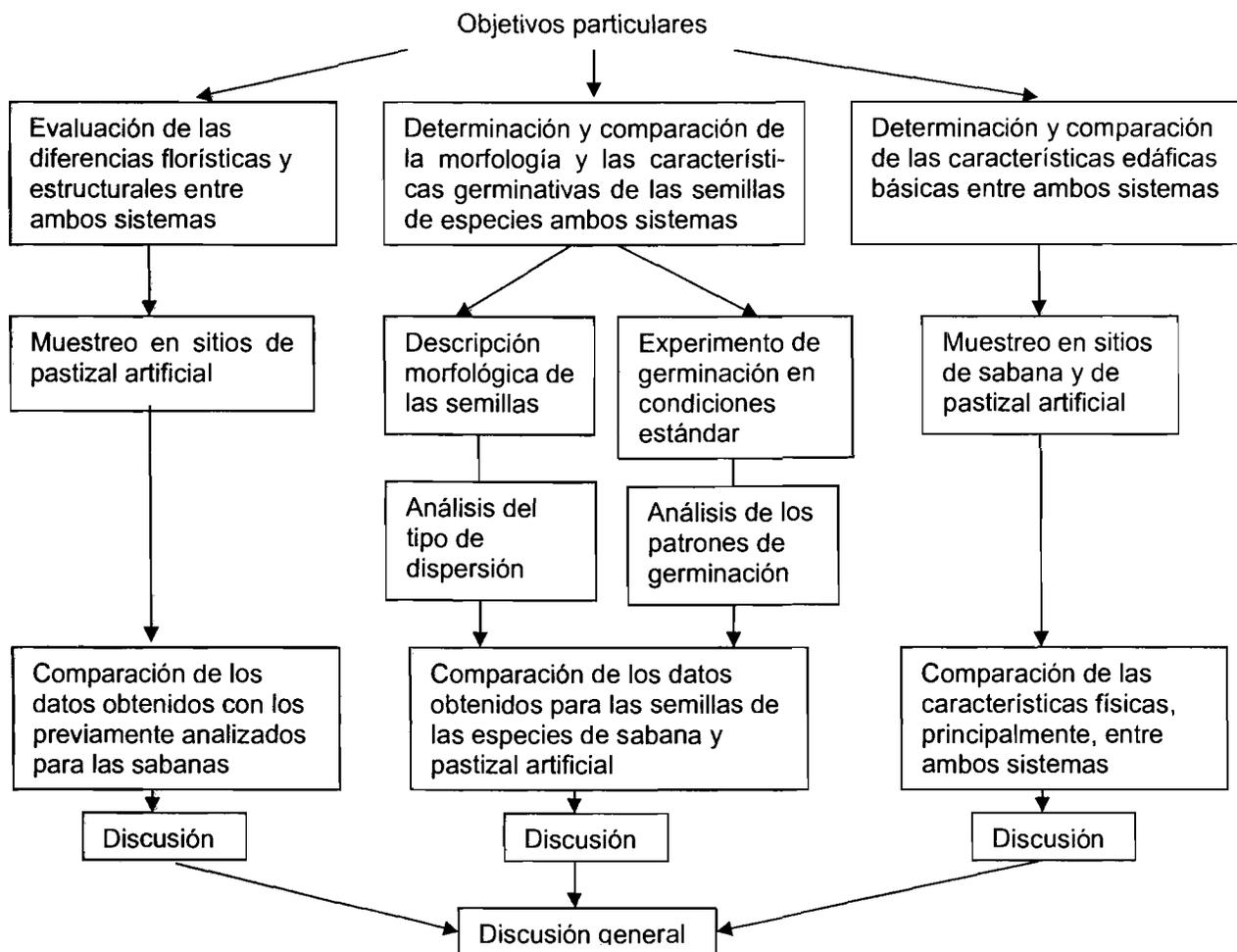


Figura 1.1 Diagrama de flujo que muestra la estructura de la tesis en función de los objetivos particulares planteados.

II. ZONA DE ESTUDIO

2.1 Localización

Las sabanas y los pastizales artificiales estudiados están ubicados en los alrededores de los poblados de Nizanda ($16^{\circ}39' N$ y $95^{\circ}00' O$) y Chivela ($16^{\circ}43' N$ y $95^{\circ}00' O$) en los municipios de Asunción Ixtaltepec y Ciudad Ixtepec, Distrito de Juchitán (Oaxaca), México. Esta región es parte de la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec y se localiza en el borde de la Planicie Costera de Tehuantepec (Figura 2.1).

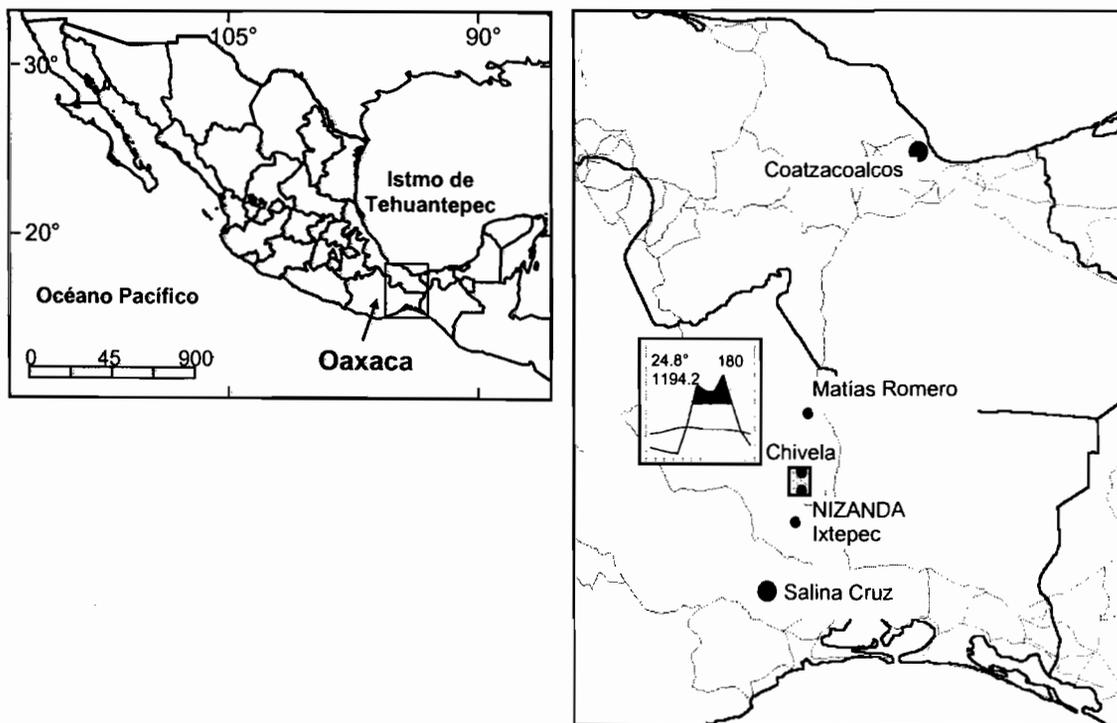


Figura 2.1. Mapa de la zona de estudio, mostrando el área donde se ubican los poblados de Nizanda y Chivela.

2.2 Clima

En esta región existe una estacionalidad muy acentuada en relación con la precipitación pluvial. En la carta de efectos climáticos correspondiente a la estación de lluvias (SPP-INEGI, 1985a), la zona de estudio se ubica entre las

isoyetas de 800 y de 1,200 mm, en el área donde existirían de 30 a 59 días con lluvia para la parte de Nizanda y de 60 a 89 días con lluvia para la porción de Chivela. En la época de secas, de acuerdo con la carta de efectos climáticos de la época de secas (SPP-INEGI, 1985b), el área de estudio se ubica entre las isoyetas de 50 a 150 mm de precipitación; de hecho, Nizanda prácticamente está sobre la isoyeta de 75 mm, en el área donde se presentan entre 0 y 29 días con precipitación pluvial, mientras que Chivela se encuentra cerca de la isoyeta de 125 mm, también con 0 a 29 días con precipitación pluvial. El tipo climático para Nizanda sería $Aw_0(w)igw''$, mientras que el correspondiente a Chivela es $Aw_1(w)(i')g$. Esto significa que en Chivela la precipitación es un poco mayor que en Nizanda.

En la región, es notable el flujo de fuertes vientos que se originan por la aceleración de los alisios a través del paso de baja altitud del Istmo de Tehuantepec. Dicho fenómeno, que se presenta principalmente entre septiembre y mayo, tiene efecto de disminución de la altura de la vegetación arbórea y arbustiva de los sitios más expuestos (Pérez-García, 2002), y es particularmente notable en las sabanas, ya que se ubican frecuentemente en las cimas de las colinas.

2.3 Relieve e hidrología

En la zona dominan las colinas con altitudes que van desde 130 hasta 300 m, con pendientes intermedias (8-35°), siendo el cerro Naranjo y el cerro Verde los que presentan las mayores altitudes y las pendientes más pronunciadas (35-55°), mientras que las menores se encuentran hacia la planicie costera con pendientes de 2 a 8° (Colín-García, 2003).

Las sabanas se encuentran en las partes altas de los lomeríos, los cuales presentan laderas medianamente pronunciadas que pueden ir desde 5° hasta 40° de inclinación (López-Olmedo 2001), aunque existen laderas con pendientes más inclinadas. Los pastizales artificiales se encuentran en las partes bajas de las laderas de las colinas, que en general son de muy baja pendiente, aunque en algunos casos llegan a tener alrededor de 30°, así como en las partes planas al pie de los lomeríos o al margen de las planicies de inundación, que es donde

normalmente se encontrarían las comunidades de selva baja caducifolia, de matorral espinoso o de bosque de galería.

En las áreas de sabana, durante la época lluviosa se forman pequeños riachuelos que corren en las cañadas de los lomeríos, algunos de los cuales nutren el arroyo Chilona; además, en la misma época se llegan a producir encharcamientos en las zonas de baja pendiente con forma cóncava (López-Olmedo, 2001). Algunas de las áreas con pastizal artificial se encuentran en terrazas fluviales asociadas al Río Verde, así como en piedemontes y laderas de las colinas.

2.4 Geología y edafología

En la región predominan rocas del Mesozoico, particularmente filitas y rocas calizas; en cuanto a los suelos, se pueden encontrar Litosoles, Feozems háplicos y Regosoles eútricos (SPP, 1981). Los lomeríos de filitas conforman el paisaje característico de la zona de estudio, junto con algunos afloramientos de roca caliza (Pérez-García *et al.*, 2001; Pérez-García y Meave, 2004). Los suelos donde se presentan las sabanas son muy someros, e incluso el material parental llega a estar expuesto, adquiriendo la condición de muy pedregosos con cantos medianos a bloques; en ciertas porciones abundan las rocas con alto contenido de cristales de sílice. En los sitios donde se desarrollan los pastizales artificiales los suelos son mucho más profundos que los de las sabanas, y en ellos la pedregosidad es menor con cantos finos a gruesos, por lo que son más atractivos para las actividades productivas.

2.5 Flora y vegetación

La sabana es el segundo tipo de vegetación con mayor extensión (11% de la zona de estudio; Colín-García, 2003) dentro del complejo mosaico de vegetación que también está integrado por bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, selva baja caducifolia (el más extenso con 62%), selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, vegetación acuática y subacuática, además de la vegetación secundaria. En las comunidades de sabana dominan por su número de especies

las familias Poaceae (26 especies), Cyperaceae (11) Asteraceae (15) y Fabaceae (25, Pérez-García *et al.*, 2001). Para la vegetación secundaria se menciona en general la presencia de especies ruderales de amplia distribución; específicamente en los pastizales secundarios se han encontrado a los géneros *Tithonia* (Asteraceae) y *Megathyrsus* (Poaceae) que son frecuentes en los diferentes pastizales artificiales, así como elementos de las familias Sterculiaceae y Malvaceae.

Las sabanas poseen una estructura que indica una fuerte heterogeneidad ambiental espacial. Si bien existe una cobertura prominente de hierbas gramínoideas (pastos y ciperáceas), principalmente conformada por la especie *Trachypogon spicatus*, existe un gran número de especies que crecen a la sombra de dicha cobertura. De hecho, una gran parte de las plantas no gramínoideas (alrededor de 60%) tienen coberturas < 20 cm² y alturas < 16 cm (López-Olmedo, 2001).

Para los pastizales artificiales de la zona de estudio no existen estudios previos suficientemente detallados sobre su composición florística y estructura, pero se ha observado la dominancia de una especie de pasto perteneciente al género *Megathyrsus*, el cual llega a medir más de 1 m de altura en la porción vegetativa. Por otro lado, se ha observado que casi no hay especies diminutas que se establezcan debajo de la cobertura del pasto dominante.

Los pastizales artificiales de la zona están sometidos a diferentes grados de pastoreo. En algunos casos se desmontaron áreas de selva baja para introducir pastos y usarlas como potreros, pero otros pastizales se encuentran en áreas que anteriormente se usaron para cultivo y en donde el pastoreo es menos regular que en los potreros (Bartolino Reyes, com. pers.). De hecho, en algunos sitios de pastizal artificial se observaron surcos generados por la labranza.

III. COMPARACIÓN DE LA VEGETACIÓN DE SABANA Y DE PASTIZAL ARTIFICIAL

3.1 Introducción

Actualmente se reconoce que algunas sabanas son naturales, también llamadas primarias, y que otras son de origen antrópico, las que a veces se denominan sabanas secundarias (Richards, 1996) o pseudo-sabanas (Gómez-Pompa, 1965). Estas últimas representan una etapa sucesional cuyo desarrollo subsecuente es detenido por incendios recurrentes en áreas que fueron sometidas a un uso agropecuario (Sarukhán, 1968; Richards, 1996). La fisonomía de las sabanas antropogénicas es con frecuencia muy similar a la de las naturales (Bourlière y Hadley, 1970), y en ello radica la dificultad de distinguir a las sabanas de estos sistemas.

En México, las sabanas estacionales (*sensu* Sarmiento, 1983) se encuentran representadas en un conjunto de áreas discontinuas a lo largo de la vertiente pacífica del país, desde Sinaloa hasta el Istmo de Tehuantepec. Las especies que generalmente conforman el componente arbóreo de las sabanas mexicanas son *Byrsonima crassifolia*, *Curatella americana*, *Crescentia alata* y *C. cujete* (Miranda, 1952, 1958; Miranda y Hernández-X., 1963; Gómez-Pompa, 1965; Sarukhán, 1968; Rzedowski, 1978). Para el estrato herbáceo, algunos géneros representativos son *Paspalum*, *Andropogon*, *Aristida*, *Imperata*, *Trichachne*, *Leptocoryphium*, *Axonopus* y *Digitaria*, todos pertenecientes a la familia Poaceae, y *Rhynchospora* y *Bulbostylis* de la familia Cyperaceae (Miranda y Hernández-X., 1963; Puig, 1972; Rzedowski, 1981).

Numerosas áreas de sabana en México se destinan para la ganadería. Bajo estas circunstancias, el fuego se utiliza a finales de la época de secas con el fin de inducir el rebrote de los pastos (Miranda y Hernández-X., 1963; Ramírez, 1999). También con fines pecuarios, en algunas sabanas se ha tratado de introducir elementos exóticos como el zacate pangola -*Digitaria decumbens*- (Miranda y Hernández X., 1963; Sarukhán, 1968), aunque en otras, como las de la Sierra de Santa Marta (Veracruz) y la región de Nizanda y Chivela (Oaxaca), el pastoreo se

práctica en comunidades con pastos nativos (Ramírez, 1999; Pérez-García *et al.*, 2001). Además de aprovechar las sabanas, se han generado de manera artificial áreas de pastizal (Rzedowski, 1978) en las que los géneros más comunes son *Muhlenbergia*, *Cynodon*, *Echinochloa*, *Bouteloua*, *Cymbopogon* y *Digitaria* (Anónimo, 1987, 1991, 1995). En general, el uso de los pastizales no ha sido adecuado debido al sobrepastoreo, ya que el pisoteo excesivo compacta las capas superficiales de suelo e impide el desarrollo de plantas apetecibles (Rzedowski, 1978).

Si bien hay fuertes indicios de que las especies dominantes de sabana y de pastizal artificial son diferentes, no se conoce el grado de diferencia en su composición florística total ni se sabe hasta qué grado comparten familias, géneros y especies. El objetivo de este capítulo es diferenciar a las sabanas de los pastizales artificiales en términos de su composición florística y su estructura.

3.2 Método

3.2.1 Selección de los sitios y método de muestreo.

Del estudio de la estructura y la composición florística de las sabanas de la región realizado por López-Olmedo (2001) se tomaron los datos de las 20 unidades de muestreo en sabana para su comparación con los pastizales artificiales. Para estos últimos no existía un estudio detallado sobre su composición y estructura, por lo que se llevó a cabo un muestreo compuesto por 11 unidades distribuidas en diferentes pastizales artificiales. Para tener una representación general de dichos pastizales la selección de los sitios no tuvo un criterio restrictivo en cuanto al origen o al pastoreo. Por ello, se muestrearon sitios originados tanto por el abandono de cultivos como por la implantación de potreros establecidos en diferentes unidades topográficas y con distintos grados de pastoreo.

Las unidades de muestreo en los pastizales artificiales (PA) constaron de un área de 15 m², distribuida en tres hileras (separadas entre sí por 5 m) de cinco cuadros de 1 m² separados por 5 m entre sí, tal como se había hecho previamente en el muestreo de las sabanas (López-Olmedo, 2001). En cada unidad de muestreo se midieron los diámetros de la cobertura para las hierbas no

graminoides, el porcentaje de cobertura dentro del cuadro de 1 m² para las hierbas graminoides y la altura de todas las plantas incluidas dentro del área de 1 m².

Para cada planta se anotó su identidad cuando ésta era conocida; de lo contrario, se le asignó un nombre temporal y se colectaron dos muestras, una para el herbario de campo y otra para identificarla mediante su comparación con la colección de referencia de Nizanda, resguardada en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias. El muestro se realizó, al igual que en las sabanas, en época de lluvias (agosto de 2002) en sitios ubicados tanto al norte como al sur del poblado de Nizanda.

3.2.2 *Análisis de datos*

Para el análisis de datos se calculó la cobertura de las hierbas no graminoides a partir de la fórmula del área de la elipse, mientras que para las hierbas graminoides se hizo la conversión del valor porcentual a un valor en cm², teniendo como referencia que 100% equivale a 10,000 cm² (= 1 m²).

Se calcularon, al igual que en el análisis de estructura de las sabanas, los valores de importancia para todas las especies en general y para cada sitio por separado, utilizando la siguiente fórmula:

$$VIR = Fr + Cr$$

donde Fr es la frecuencia relativa y Cr es la cobertura relativa.

Para calcular los índices de diversidad (Shannon) y de dominancia (Simpson y Berger-Parker), se utilizaron los valores de cobertura total de las especies en las unidades de muestreo. Se utilizaron las siguientes fórmulas:

$$\text{Simpson: } \Sigma((ci)(ci-1)/(C)(C-1))$$

$$\text{Shannon: } \Sigma(ci/C) \log_2(ci/C)$$

$$\text{Berger-Parker: } ci_{\text{máx}}/C$$

donde ci=cobertura de una especie, C=cobertura total de todas las especies, y ci_{máx}=cobertura de la especie con el máximo valor para esta variable. Para comparar el promedio para cada una de estas comunidades de los índices calculados se utilizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (Zar, 1999).

Se realizó un análisis de conglomerados, con el que se clasificaron los 11

sitios de pastizal artificial junto con los 20 de sabana a partir de una matriz de datos de presencia o ausencia de especies. Para este análisis se usó el método de Ward y con valores de distancia euclidiana (Lance y Williams 1967).

3.3. Resultados

3.3.1 Composición y riqueza florística

En los 11 sitios de muestreo en pastizales artificiales (PA) se encontraron 93 morfoespecies, mientras que en los 20 de sabana se encontraron en total 135. Hasta el momento se han identificado en el muestreo de PA, 78 morfoespecies pertenecientes a 28 familias, 58 géneros y 55 especies; 20 morfoespecies aún no se han podido asignar a las otras categorías (desconocidas). Por su parte, para las sabanas se han identificado 120 morfoespecies pertenecientes a 29 familias, 71 géneros y 86 especies, mientras que el resto permanece como desconocidas. En las curvas de acumulación de especies en función del área muestreada (Fig. 3.1), muestra que aun cuando la de los PA no alcanza la asíntota, se encuentra consistentemente por debajo de la que corresponde a las sabanas. El cálculo del número de especies, de acuerdo con los estimadores Michaelis-Menten y Chao 1, para las sabanas es de 155 y 196 (± 26) especies, mientras que para los pastizales artificiales los valores fueron de 136 y 167 (± 30) respectivamente.

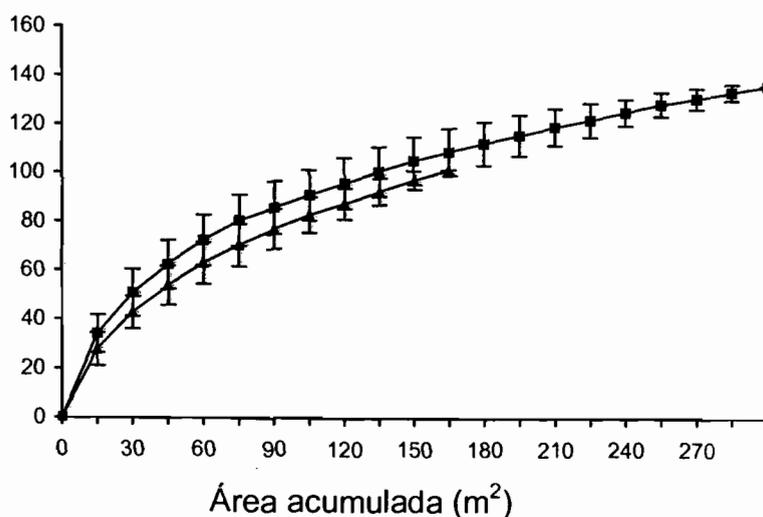


Figura 3.1 Curvas de acumulación del número de especies por área de muestreo en sabana (cuadros) y en PA (triángulos).

Las familias mejor representadas por su número de especies, tanto en los sitios de PA como de sabana (Figura 3.2), fueron Leguminosae con 32 especies para sabana y 20 para PA, Poaceae con 19 y 7, y Asteraceae con 9 y 14, respectivamente. Entre ambos sistemas se comparten además otras 14 familias con menos especies, mientras que 13 familias sólo tuvieron representantes en la sabana y 11 solamente en el PA (Fig. 3.2).

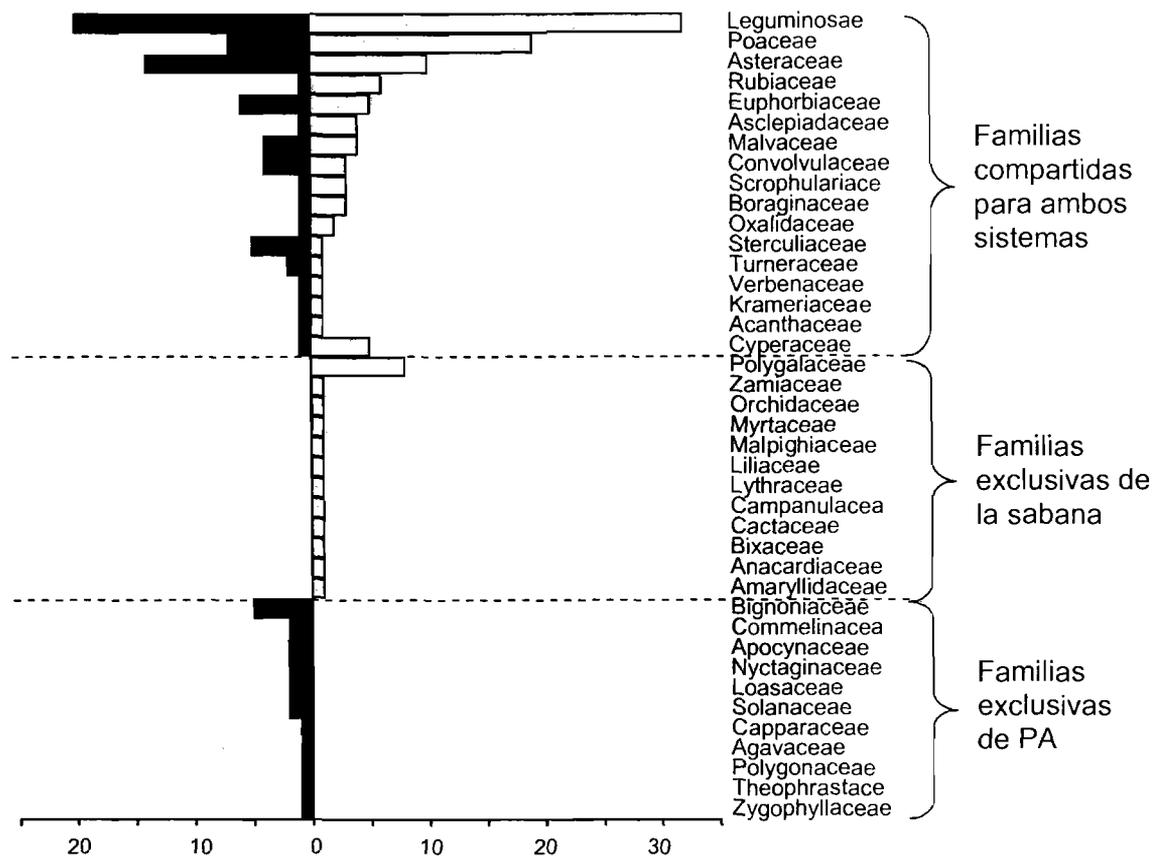


Figura 3.2. Número de especies por familia tanto en los sitios de muestreo en sabana (derecha) como en los de pastizal artificial (izquierda).

De las 135 especies registradas en la sabana y las 93 en PA, solamente un conjunto de nueve, pertenecientes a ocho familias, aparecieron en ambos sistemas. De hecho, la similitud entre ambos sistemas es muy baja, ya que calculada con el índice de Sørensen tiene un valor de $IS = 0.039$. Además, ninguna de las especies compartidas se encontró en más de dos sitios en ambos sistemas, y en general cada especie tuvo una mayor frecuencia en uno de ellos

(Tabla, 3.1). A nivel de género, tanto en PA como en sabana se encontraron *Acacia*, *Croton*, *Galactia*, *Heliotropium*, *Waltheria*, *Urochloa* y *Zinnia*, que junto con los de las especies compartidas hacen un total de 19 géneros compartidos.

Tabla 3.1. Especies compartidas entre los pastizales artificiales y las sabanas. F es la frecuencia absoluta

Espece	Familia	No. de sitios en Sabana (F)	No. de sitios en Pastizal Artificial (F)
<i>Oxalis</i> sp01	Oxalidaceae	20	2
<i>Turnera diffusa</i>	Turneraceae	20	1
<i>Krameria revoluta</i>	Krameriaceae	5	1
<i>Waltheria indica</i>	Sterculiaceae	5	1
<i>Evolvulus alsinoides</i>	Convolvulaceae	4	1
<i>Chamaesyce ophtalmica</i>	Euphorbiaceae	2	1
<i>Panicum parcum</i>	Poaceae	2	1
<i>Rhynchosia minima</i>	Leguminosae	1	9
<i>Setaria grisebachii</i>	Poaceae	1	8

3.3.2 Diversidad y estructura

Debido a la diferencia en el número de sitios muestreados entre sabana y PA, no se puede comparar directamente la riqueza y los índices de diversidad y dominancia, por lo que las comparaciones se hicieron con los promedios por sitio de dichos índices. Tanto la densidad promedio de especies como los valores promedio del índice de Shannon fueron significativamente más altos para los sitios de sabana que para los de PA, mientras que para los índices de dominancia de Simpson y de Berger-Parker, los valores no mostraron diferencias significativas (Tabla 3.2).

Del área total muestreada (165 m²) en PA se registraron 143 m² de cobertura vegetal, lo cual representa cerca de 87% de la superficie, mientras que del área total (300 m²) en sabana se registraron 200.7 m² (cerca de 67%), esto sin considerar el solapamiento de la cobertura.

Tabla 3.2 Valores de riqueza, diversidad y dominancia (\pm D.E.) que correspondieron a los sitios de sabana y de pastizal artificial.

Variable	Sabana	Pastizal artificial	Prueba de Mann- Withney
S total	135	93	
S promedio/sitio	34.75 \pm 8.04	27.36 \pm 7.06	$U_{(11-20)}=172$ ($P < 0.01$)
Shannon general	3.64	1.25	
Shannon promedio/sitio	2.39 \pm 0.60	0.74 \pm 0.31	$U_{(11-20)}=220$ ($P < 0.001$)
Simpson general	0.26	0.12	
Simpson promedio/sitio	0.37 \pm 0.14	0.38 \pm 0.25	$U_{(11-20)}=118$ (n.s.)
Berger-Parker general	0.48	0.30	
Berger-Parker promedio/sitio	0.56 \pm 0.14	0.52 \pm 0.26	$U_{(11-20)}=59$ (n.s.)

Los valores de cobertura de todo el conjunto de plantas fueron más altos en los PA que en las sabanas (Tabla 3.3). La variación en la cobertura por sitio fue prácticamente igual en ambos sistemas (con un CV de 30%). En contraste, los valores de la cobertura de las hierbas gramínoideas en las sabanas fueron más altos que los PA, tanto de manera global (todos los sitios) como por sitio. Además, es notable que para los valores de cobertura por sitio, los PA mostraron una variación mucho mayor que en las sabanas, con valores de CV de 80% y de 20%, respectivamente.

Tabla 3.3 Cobertura porcentual general y por sitio (\pm D.E.) de todas las plantas y de la porción de las hierbas gramínoideas en sitios de sabana y de PA.

Cobertura	Sabana	PA
Total global	66.9	86.6
Total/sitio	66.8 \pm 20.3	85.0 \pm 28.8
Hierbas gramínoideas general	69.5	45.4
Hierbas gramínoideas/sitio	70.9 \pm 8.1	39.5 \pm 31.9

La distribución de frecuencias de cobertura correspondiente a los PA (Fig. 5.3a) muestra que alrededor de 70% de los individuos tuvieron una cobertura

menor que 80 cm^2 ; mientras que para las sabanas (Fig. 4.3b) cerca de 60% de los individuos tienen una cobertura que no sobrepasa 20 cm^2 . Además, la distribución de frecuencias de cobertura de los sitios de PA es más homogénea en las primeras cuatro clases que la de los sitios de sabana; de hecho, en PA 22% de los individuos se encuentran en la clase 4 ($0.0041\text{-}0.008 \text{ m}^2$), mientras que en la sabana, en la clase 1 ($0.001\text{-}0.002 \text{ m}^2$) se encuentran 40% de los individuos.

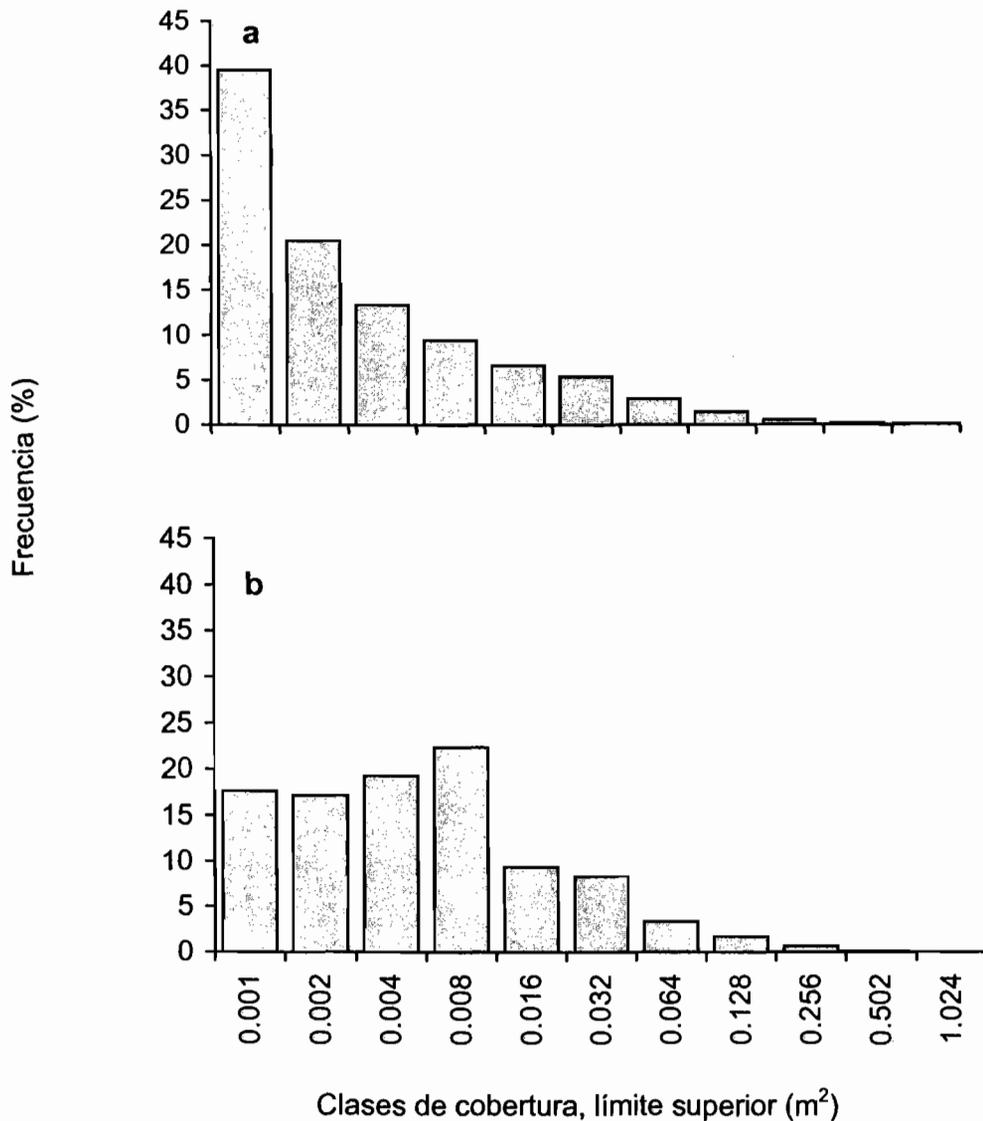


Figura 3.3 Distribución de frecuencias de clases de cobertura de los individuos pertenecientes a los sitios de sabana (a) y de pastizal artificial (b).

En cuanto a la altura de la vegetación, la distribución de frecuencias de clases de altura en PA muestra que 90% de los individuos mide de 4.1 a 65 cm. En contraste, en las sabanas la mayoría de los individuos miden menos de 32 cm (Figura 3.4 a, b). También es notable que en los sitios de PA los individuos con altura < 2 cm casi están ausentes, mientras que en la sabana éstos representan 7% del total. El caso contrario sucede con los individuos que miden > 30 cm, los cuales en PA son más de 20% y en sabana son poco menos de 5% (Fig. 3.4). Por otro lado, en PA se obtuvo una clase más, lo que indica la presencia de individuos de mayor altura que los registrados para la clase de altura. Al comparar la distribución de frecuencias de PA con las de sabana, al igual que con la cobertura, se distingue que la distribución es más homogénea en PA que en sabana.

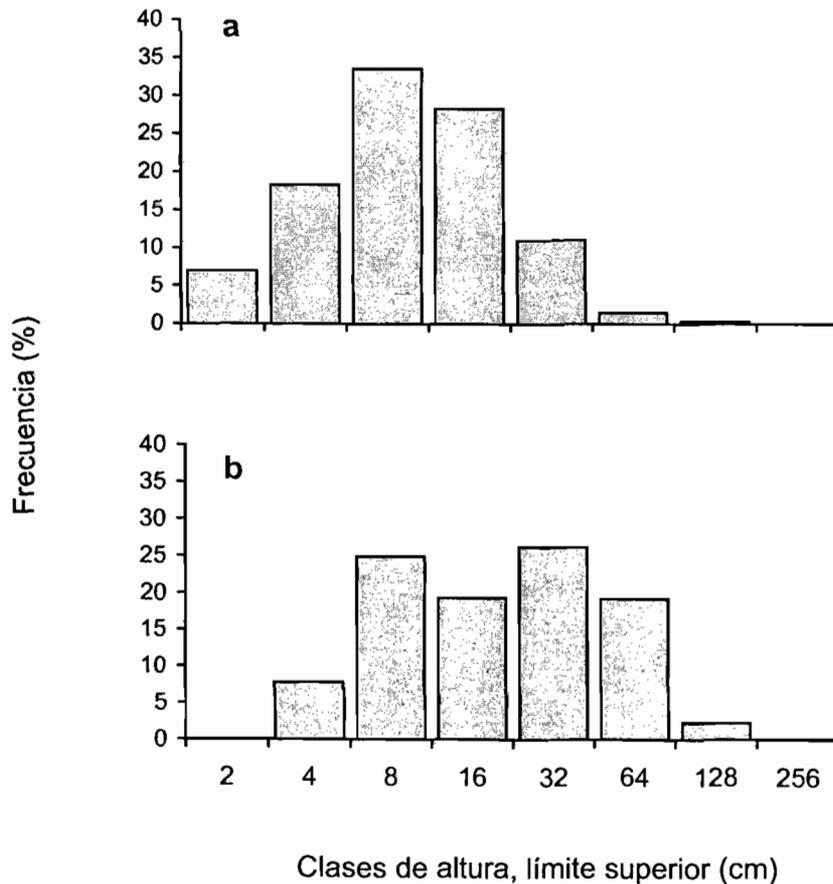


Figura 3.4 Distribución de frecuencias de clases de altura obtenidos en los sitios de pastizal artificial (a) y sabana (b).

La especie que tuvo el valor de importancia relativa (VIR) más alto en los PA fue *Megathyrus maximus* (Poaceae), mientras que en las sabanas fue *Trachypogon spicatus* (Poaceae), ya que en ambas especies los valores de cobertura relativa fueron los más altos (Fig. 3.5). Las especies que siguen en VIR, tanto en PA como en sabana, pertenecen a las familias Leguminosae, Poaceae y Asteraceae, principalmente (Fig. 3.5). Cabe resaltar que tanto en los PA como en las sabanas, la proporción de la cobertura relativa y de la frecuencia relativa en el valor de importancia varía mucho de una especie a otra, incluso cuando el VIR no difiera mucho entre ellas. En muchos casos, el VIR está dado principalmente por la frecuencia relativa, por ejemplo en *Setaria grisebachii* (PA) y en *Polygala variabilis* (sabana).

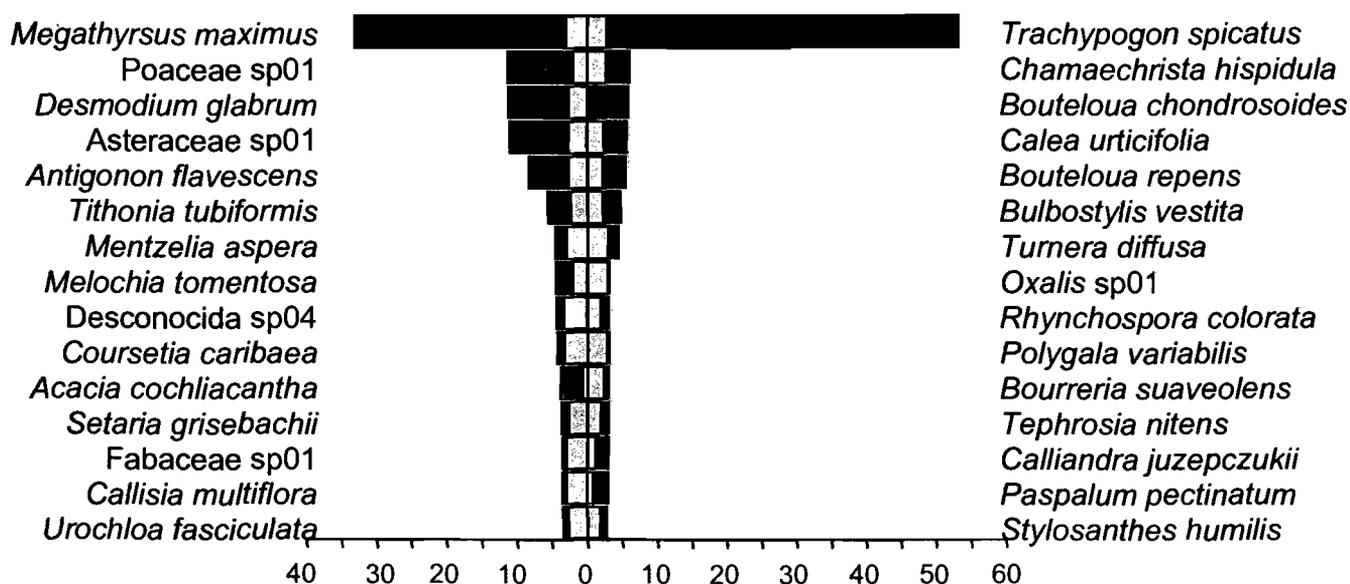


Figura 3.5 Valores de Importancia Relativa (VIR) de las especies con los 15 valores más altos de los 11 sitios de PA (izquierda) y de los 20 sitios de sabana (derecha). En color gris de las columnas se representa la frecuencia relativa y en negro la cobertura relativa.

Ninguna de las especies del PA que se colocaron entre los primeros 15 valores más altos para PA se compartió con las obtenidos para sabana. Sin embargo, en ambos sistemas se encuentran presentes las familias Leguminosae (con cuatro especies en sabana y cuatro en PA), Poaceae (tres y cuatro) y

Asteraceae (una y dos). Cabe mencionar que entre las familias que se comparten, dentro de los valores de importancia más altos no existe ningún género en común.

5.3.3 Clasificación de los sitios

La clasificación hecha para todos los sitios de sabana y de PA con base en los datos de presencia y ausencia de las especies muestra que a una distancia de 15 se distinguen claramente dos grupos, uno conformado por los 20 sitios de sabana y el otro por los 11 sitios de PA (Fig. 3.6).

En el grupo de las sabana, a una distancia de disimilitud de 10 se forman dos grandes grupos; uno está conformado por 6 sitios, S1, S8, S5 y S6 que se encuentran al sur de Nizanda, y S2 y S11 localizados cerca del poblado de Chivela. El otro grupo de sabanas incluye al resto de los sitios, los cuales se encuentran al norte de Nizanda (Fig. 3.6). Para el conjunto de los sitios de PA, la formación de subgrupos no es muy clara debido a que las distancias que definen las dicotomías son relativamente cortas. Aun con dicha limitación, se observa que en la primer dicotomía se separan los sitios PA2 y PA3, los cuales se encuentran cerca del riachuelo que se nutre con las corrientes que descienden del Cerro Naranja y que son los más norteños con respecto a Nizanda, cerca de las sabanas de mayor extensión. El segundo se encuentra formado por el resto de los sitios, los cuales se encuentran cerca de cultivos de maíz (PA9), así como cerca de los arroyos (PA4) y en laderas de pequeños lomeríos (PA11, PA8, PA7, PA6, PA5 y PA1).

En general, los subgrupos formados en el dendrograma (Fig. 3.6) corresponden a sitios cercanos entre sí. Sin embargo, algunas distancias son más grandes en la clasificación de los pastizales artificiales que en la de los sitios de sabana; por ejemplo, el sitio PA2 y PA3 (pastizal artificial) se situaban cercanos tanto como los sitios S15 y S16 (sabana).

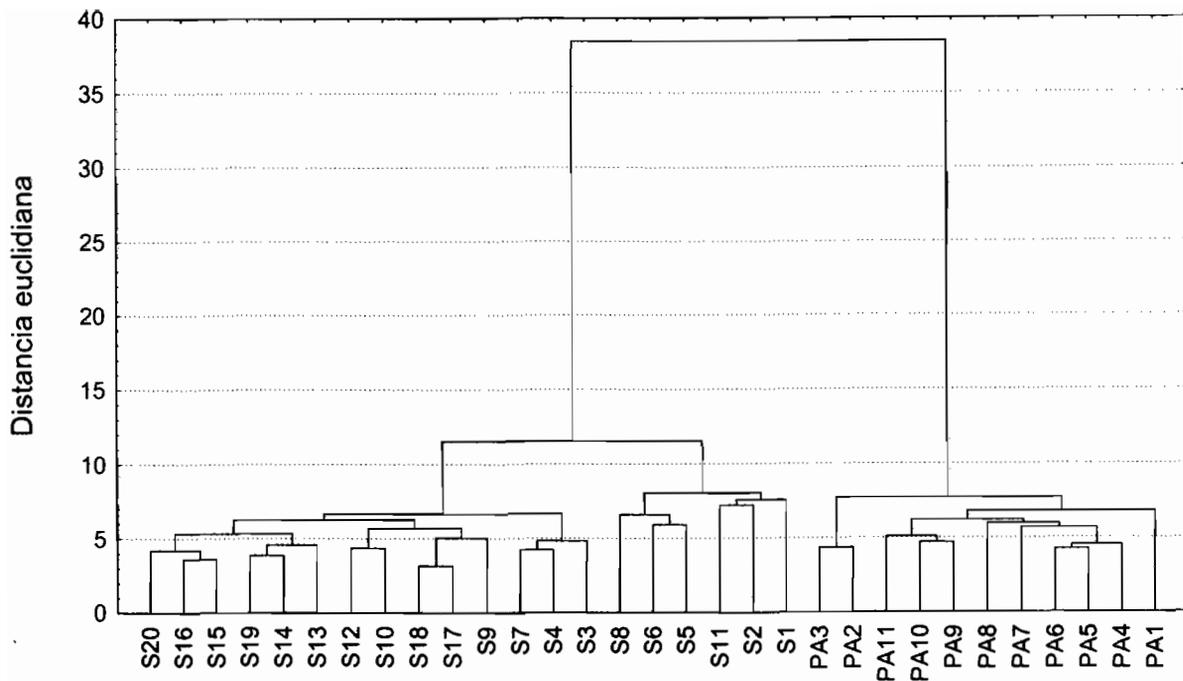


Figura 3.6 Clasificación de los 31 sitios, 20 de sabana (S) y 11 de pastizal artificial (PA), con base en los datos de presencia y ausencia de las especies, obtenida con el método de Ward y usando distancias euclidianas como medidas de disimilitud.

3.4. Discusión

3.4.1 Composición florística y riqueza

Aunque en ambos sistemas dominan las tres familias citadas en la Introducción como comunes para las sabanas y los pastizales tropicales artificiales, en su proporción específica hubo notables diferencias. Por ejemplo, en las sabanas hubo más especies pertenecientes a la familia Poaceae que en los PA, en los que se encontraron menos de la mitad, mientras que en estos últimos la familia predominante fue Leguminosae. Esta diferencia se puede deber a que los PA, que si bien pueden tener una cobertura importante de gramíneas, están generalmente dominados por una especie de pasto ya seleccionado muchas veces por la gente como forraje para su ganado. Esto, sin embargo, no impide que se puedan encontrar especies de otras familias, siendo las más comunes las leguminosas y las asteraceas, que además son de las familias más ricas en la región (Pérez-García *et. al.*, 2001). La preferencia de la gente por ciertas especies para el

forrajeo es el factor que en principio determina la composición de los PA; sin embargo, es muy probable que la intensidad de pastoreo y el manejo del fuego en estos sistemas estén modificando la composición y riqueza de especies.

En total se comparten 16 familias entre ambos sistemas. Cabe destacar que las sabanas tienen además otras 13, entre las cuales se incluye a una familia exclusiva de dicha comunidad (Polygalaceae). La mayoría de las especies de sabana no se encuentran en ningún otro tipo de vegetación dentro de la región. No obstante, se encontró un pequeño grupo conformado por nueve especies, que se comparte entre ambos sistemas, con la característica de que en sólo uno de ambos sistemas dichas especies tienen mayor frecuencia. A diferencia de las sabanas, en los PA estudiados se encontraron varias especies (e.g. *Acacia cochliacantha* y *Adenophyllum aurantium*) que han sido recolectadas en selva baja caducifolia. Estas características en la composición diferencial de ambos sistemas indican que puede haber factores que impiden la presencia de especies en los dos sistemas, a pesar de que son sistemas muy parecidos (por el tipo de plantas que los dominan y por los disturbios a los que están sometidos) y tan cercanos geográficamente en este caso.

De manera particular, se presenta a su vez cierta distribución de especies en cada sistema, que como ya se analizó en la sabana (López-Olmedo, 2001), depende de una distribución geográfica relacionada con un gradiente de humedad y con evidencias de diferencias edáficas entre las zonas del norte y las del sur de Nizanda, además de la conformación y el espaciamiento de los manchones estudiados. En contraste, en el caso de los PA, la distribución parece estar fuertemente relacionada con el tipo de sistema que fue sustituido artificialmente (bosque ripario y selva baja caducifolia), de manera que aunque hay especies introducidas por el hombre, otras llegan al sistema por pertenecer a la vegetación que los circunda. Tales características hacen que de manera global los PA no parecen tener una diferencia muy marcada en cuanto a la riqueza en comparación con las sabanas, como se observa en las curvas de especies-área (ver Figura 3.1) y en las estimaciones de riqueza. Sin embargo, el valor promedio del número de especies por sitio fue significativamente mayor en las sabanas que en los PA (ver

(Tabla 3.2), lo cual constituye un indicio de que los PA tienen una diversidad beta más alta debido a los diferentes ambientes en los que se desarrollan. Cabe destacar que el número de especies encontrado en las sabanas de Nizanda es muy similar al de otras sabanas abiertas (López-Olmedo, 2001). La diferencia de especies entre sitios con especies nativas y sitios con especies exóticas también ha sido evaluada en comunidades venezolanas de sabana (Baruch, 1996), en las que los pastos exóticos han desplazado a las especies nativas en las sabanas, desarrollando en su lugar comunidades casi monoespecíficas con una cobertura de 100% y reduciendo fuertemente la riqueza (Tabla 3.4). Tal sustitución parece no haber ocurrido en las sabanas de Nizanda, pues no ha sido posible cultivar en ellas a los pastos introducidos para el forrajeo (Bartolino Reyes, com. pers.).

En la Reserva Biológica del Cerrado (Brasil) se ha encontrado que especies exóticas como *Hyparrhenia rufa* y *Panicum (=Megathyrsus) maximum* desplazan a las especies nativas en las partes abiertas de las sabanas (Pivello *et al.*, 1999). Este fenómeno, como ya se mencionó, no fue observado en las sabanas de la región de Nizanda, probablemente por que son comunidades más secas que las del cerrado. Por otro lado, Fuhlendorf y Smeins (1998) mencionan que especies como *Bouteloua trifida*, se pueden establecer en suelos someros y que pueden estar favorecidas por el pastoreo; puede ser que algo muy parecido esté sucediendo con *Setaria grisebachii*, la cual generalmente se encuentra en sitios perturbados en la región de Nizanda, es decir, que sea una especie que se ve favorecida por el tránsito del ganado por las sabanas.

3.4.2 Diversidad y estructura

Los valores de diversidad representados por el índice de Shannon fueron significativamente diferentes entre ambas comunidades, lo cual puede estar relacionado con la riqueza. Sin embargo, tanto en las sabanas como en los PA los valores de los índices de dominancia de Simpson y Berger-Parker no mostraron tales diferencias. Esto se puede explicar con el hecho de que en las sabanas hay una especie fuertemente predominante (*Trachypogon spicatus*) que no limita la riqueza porque en su mayoría ésta corresponde a especies de talla muy pequeña

(López-Olmedo, 2001); mientras que en los PA, *Megathyrsus maximum* es la más predominante, con una importancia menor que la de *T. spicatus* (Fig. 3.5), pero en dichos sitios la riqueza es menor. Este efecto se ve acentuado al estar los índices de dominancia fuertemente influenciados por la cobertura de las especies.

Tabla 3.4. Riqueza de especies herbáceas en las comunidades de sabana (**S**) dominadas por pastos nativos y por pastos exóticos (*), y comunidades de pastizal artificial (**PA**). Datos de Venezuela tomados de Baruch (1996).

Tipo de comunidad y especies dominantes	Altitud (m)	Especies/m ²
S <i>Trachypogon spicatus</i> y <i>Axonopus pulcher</i> (Venezuela)	1000 – 1300	5-14
S <i>Melinis minutiflora</i> * (Venezuela).	1000 – 1300	2
S <i>Trachypogon spicatus</i> y <i>Axonopus canescens</i> (Venezuela)	50 – 200	9-15
S <i>Hyparrhenia rufa</i> * (Venezuela)	50 – 200	2
S <i>Trachypogon spicatus</i> (Nizanda, Méx)	150 – 450	11
PA <i>Megathyrsus maximum</i> * (Nizanda, Méx.)	80 – 180	6

Las diferencias en los valores de diversidad están relacionadas con la estructura de cada uno de los sistemas. Las sabanas presentan una cobertura de pastos que funciona como dosel que resguarda a su vez un conjunto de plantas muy pequeñas que viven su ciclo de vida completo debajo de él (López-Olmedo, 2001). En el caso de los PA, aunque la estructura es un poco más variable también existe un estrato de pastos que también podría verse como un dosel; no obstante, las plantas que se encuentran debajo de esta cobertura no son miniatura, ya que en su mayoría son plántulas o juveniles que pertenecen a especies de tallas mayores que la de los pastos, o incluso se pueden encontrar también algunas plantas herbáceas que generalmente crecen como enredaderas.

En relación con la cobertura, destaca que en las sabanas crecen muchas plantas que poseen un valor muy pequeño de este parámetro, mientras que para los PA no hay una predominancia por cierto intervalo de cobertura, como se observó en la distribución de frecuencias de coberturas. Por ello, la proporción

ocupada por las hierbas gramíneas en los PA en general oscila alrededor de 40%, mientras que en las sabanas alcanzan valores tan altos como 70%, porque la contribución de las demás especies es muy pequeña.

En cuanto a la altura de las plantas no clonales, en términos de los tamaños de las plantas es mayor el número de especies que ocupan la primera clase en las sabanas que en los potreros, característica que puede ser notable si tomamos en cuenta que son individuos adultos. Para los PA estas clases de frecuencias están ocupadas por juveniles, de manera que en ambos sistemas se están llevando a cabo procesos ecológicos a escalas diferentes. Tales diferencias estructurales están relacionadas con el hecho de que no hay ninguna especie que domine en ambos sistemas, de acuerdo con los VIR. Es posible que en los PA haya una mayor presión competitiva que en las sabanas, particularmente cuando el pasto dominante llega a tener una cobertura de 100%. De hecho se detectaron sitios (como PA6) que tuvieron parcelas de 1 m² monoespecíficas con una cobertura cercana al 100% de *Megathyrsus maximus*.

3.4.3 Agrupaciones de los sitios

La diferenciación en la composición de especies se reflejó en el resultado de la clasificación. En dicho análisis fue clara la separación de los sitios de sabana de los de PA, debido principalmente a que se comparten pocas especies. De hecho, la distancia de disimilitud entre ambos grupos es de 38.5, que es dos veces más grande que la distancia que separa a los subgrupos más disímiles. Por otro lado, las distancias de disimilitud fueron más grandes dentro de los grupos de PA que en los de sabana, hecho que sugiere que hay más diferencias florísticas entre los primeros. Esto es un reflejo de la heterogeneidad de sitios en los que se desarrollan, así como de las diferencias en su uso.

3.4.3 Conclusiones

Es evidente que las sabanas se pueden diferenciar de los pastizales artificiales tanto como por su composición florística como por su estructura. La primera muestra que las sabanas estudiadas en Nizanda poseen una composición

conformada por los elementos que típicamente constituyen las sabanas de otras regiones neotropicales, muchos de los cuales son exclusivos de estas comunidades; mientras que la composición de los PA tiene elementos que son típicos de comunidades secundarias o que se encuentran en las comunidades primarias leñosas aledañas. En cuanto a la estructura, las sabanas muestran que la mayoría de las plantas son de talla muy pequeña y que permanecen así debajo del estrato de los pastos; en los pastizales artificiales la presencia de plantas pequeñas depende de que el pasto dominante no alcance un valor de 100% de cobertura, debido a que dichas plantas pequeñas en su estado adulto son de una talla igual o mayor a la del pasto dominante.

IV. DISPERSIÓN Y GERMINACIÓN EN SEMILLAS DE ESPECIES DE SABANA Y DE PASTIZAL ARTIFICIAL

4.1 Introducción

Aunque la reproducción vegetativa es muy común en las comunidades dominadas por pastos, la reproducción por semilla es también importante como medio de dispersión. Incluso especies como *Megathyrsus maximus* (típica de pastizales artificiales) presentan el tipo de reproducción apomíctica, es decir, producen semillas de manera vegetativa (Bashaw y Wayne, 2000). Debido al interés que se tiene por el manejo de especies (principalmente de las familias Poaceae y Leguminosae) para el forraje, se ha generado información sobre la producción de sus semillas, su germinación y establecimiento, así como de nuevas formas de hibridación y de producción de variedades (Bogdan, 1977). Sin embargo, existen pocos estudios sobre las características ecológicas de especies nativas (particularmente de sabanas neotropicales) que no pertenezcan a las familias importantes (Poaceae y Leguminosae). Un estudio realizado en los Llanos Centro-Orientales de Venezuela sobre el comportamiento del banco de semillas de sabana mostró que hay una gran heterogeneidad espacial en la densidad y la diversidad de las semillas debido a su diminuto tamaño; las familias que más producen semillas son Poaceae, Leguminosae, Cyperaceae, Malvaceae y Euphorbiaceae, que son las más abundantes (Pérez y Santiago, 2001).

En general, las especies de pastizales artificiales (PA), por tratarse de plantas herbáceas pequeñas, producen semillas pequeñas, de lo cual se deduce que su agente de dispersión sea básicamente el viento y que su imbibición sea relativamente rápida. Para las especies introducidas y manejadas las características germinativas y de dispersión se encuentran mejor estudiadas. Por ejemplo, *Megathyrsus maximus* es un pasto perenne que mide de 0.5 a 4.5 m, es nativo de África y se sabe que se presenta comúnmente en los bordes de la sabana arbolada con el bosque; se encuentra hasta 1,800 m de altitud en áreas de clima tropical, en suelos bien drenados y que se establece por semilla o vegetativamente. Después de escarificadas sus semillas pesan ca. $1.2 \times 10^6 \text{ kg}^{-1}$

y la germinación se incrementa con una alternancia de temperaturas de 10 a 40°C. Especies exóticas como ésta pueden invadir comunidades naturales, lo cual está documentado en las sabanas de tierras bajas (50–200 m snm) de Venezuela. En estas sabanas están presentes especies de pastos africanos (*Melinis minutiflora*, *Hypparrhenia rufa*, *Megathyrsus maximus* y *Brachiaria mutica*), cuyo éxito invasivo generalmente es mayor en sitios húmedos o más fértiles dentro de las sabanas. En contraste, en los sitios más limitantes la comunidad nativa persiste (Baruch, 1996).

Una diferencia parecida al ejemplo anterior, en el establecimiento de especies nativas y exóticas se presenta en la región de Nizanda, ya que se ha observado que las especies de pastizal artificial son escasas en las comunidades de sabana. Debido a que son sistemas espacialmente cercanos, es poco probable que exista una limitación para la dispersión de sus semillas, por lo que la existencia de diferencias en la morfología y germinación de las semillas puede explicar en parte el hecho de que entre ambos sistemas se compartan pocas especies. El objetivo de este capítulo es describir las características morfológicas y germinativas de las semillas de las especies de la sabana y de las de los PA, y determinar si existen diferencias entre ellas; esto permitirá conocer si en la etapa de germinación se presentan limitaciones para la colonización de las especies de un sistema a otro. Con ello se pretende contribuir a la explicación de la diferenciación florística de dos sistemas relativamente parecidos, que son las sabanas y los PA, en la región de Nizanda.

4.2 Método

4.2.1 Descripción y clasificación de los síndromes de dispersión de semillas

En las sabanas y los pastizales artificiales de la zona de estudio se recolectaron frutos y semillas de especies de las familias Sterculiaceae (una de sabana y una de pastizal artificial); Asteraceae (tres de sabana y una de pastizal artificial); y Poaceae (cuatro y una). La colecta se enfocó hacia familias que estuvieran en ambos sistemas para minimizar el riesgo de que las diferencias que pudieran

existir se debieran a restricciones filogenéticas, pero también se consideraron familias que sólo estuvieran en uno de los sistemas. De las familias que se recolectaron sólo en sabana fueron Acanthaceae (una especie), Agavaceae (1); Leguminosae (5), Verbenaceae (1); Cactaceae (1). De las que sólo se colectaron en pastizal artificial fue Capparaceae (1). La selección de estas especies en campo tuvo como criterio su disponibilidad, que se pudieran recolectar suficientes semillas de diferentes individuos (mínimo tres, excepto en *Melocactus ruestii*), y que los frutos estuvieran maduros.

Al momento de la colecta en campo había pocas especies fructificando, y en algunos casos eran pocos los individuos en esa fase reproductiva, por lo que la recolecta en número y en especies fue limitada. Esta situación obligó a obtener semillas de ejemplares herborizados de material previamente colectado en la región y citados en el listado florístico de Nizanda como de sabana o de vegetación secundaria (Pérez-García *et al.*, 2001). De esta manera, al menos para la descripción morfológica, se logró tener un mayor número de especies para la comparación. Se midió el tamaño de las semillas (largo y ancho), se obtuvo el peso mediante una balanza analítica y los valores obtenidos se compararon mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (Zar, 199). Con la ayuda del microscopio estereoscópico se describió la morfología externa de todas las semillas. Este procedimiento permitió clasificarlas por tipos morfológicos y esto, junto con las observaciones hechas en los frutos disponibles, permitió inferir el tipo de dispersión de acuerdo con la clasificación propuesta por Dansereau y Lems (1957; Tabla 4.1)

4.2.2 Germinación de las semillas

Para el experimento de germinación se dio preferencia a las semillas que pertenecieran a familias presentes en ambos sistemas. Algunas de las especies recolectadas no se sometieron al experimento, ya que no tenían el número de semillas suficiente para los análisis. La mayoría de las semillas recolectadas son de talla muy pequeña y algunas especies presentan estructuras de dispersión eólica; por ello, la viabilidad se relacionó con la capacidad de germinación.

4.2.3 Análisis de datos.

Con los datos obtenidos en los conteos se obtuvo la capacidad de germinación (porcentaje final de semillas germinadas), la germinación diaria (número de semillas que germinan por día) y la germinación acumulada (número de semillas que germinaron hasta que terminó el experimento).

Para comparar el comportamiento de las semillas entre ambos sistemas se evaluó la velocidad de germinación mediante el coeficiente de velocidad de Kotowski (1926), que se basa en la distribución de la germinación en relación con el número de semillas germinadas en el tiempo, calculado con la siguiente fórmula:

$$CV = (\sum n_i / \sum (n_i t_i)) \times 100$$

donde CV es el coeficiente de velocidad, n_i es el número de semillas germinadas en el día i , t es el número de días a partir de la siembra. El Tiempo de latencia (TI) el tiempo necesario para que germinen las semillas (Come, 1968).

4.3 Resultados

4.3.1 Características morfológicas de las semillas y su síndrome de dispersión

Se colectaron semillas de un total de 23 especies (4 de pastizal artificial y 19 de sabana) y se obtuvieron semillas de un total de 25 especies provenientes de ejemplares previamente colectados (Tabla 4.2). La descripción de las semillas se encuentra en el Apéndice III. Para la comparación de los valores de tamaño y peso de las semillas, sólo se analizaron las semillas de especies no compartidas entre ambos sistemas. Aunque es importante, como indicio de las diferencias ambientales de ambos sistemas, averiguar si existen diferencias en las semillas de la misma especie entre los dos sistemas, no fue posible colectar las semillas de la misma especie tanto en sabana como en PA. A pesar de dicha limitación, que es un reflejo de que son pocas las especies que están en ambos sistemas, fue posible generar un primer panorama sobre las características de algunas de las semillas de ambos sistemas.

En general, en ambos sistemas se encontraron semillas pequeñas cuya longitud no sobrepasó 1 cm (Apéndice III). Las semillas de las sabanas tuvieron en

Tabla 4.2 Peso y síndrome de dispersión (SD) de las semillas de sabana (S) y pastizal artificial (PA), provenientes de la colecta y de ejemplares de herbario (con asterisco).

Especie	Familia	Comunidad	SD	No. semillas/g
<i>Dalea carthagenensis</i> *	Leguminosae	S	Esclerócora	566037.73
<i>Ageratum microcephalum</i>	Asteraceae	S	Esporócora	100000.00
<i>Russelia retrorsa</i> *	Scrophulariaceae	S	Esporócora	66666.66
<i>Bulbostylis vestita</i>	Cyperaceae	S	Pogonócora	50000.00
<i>Digitaria</i> sp	Poaceae	S	Pogonócora	35000.00
<i>Schyzachyrium sanguineum</i>	Poaceae	S	Pogonócora	10000.00
<i>Hyptis tomentosa</i> *	Lamiaceae	S	Esclerócora	5294.11
<i>Turnera diffusa</i> *	Turneraceae	S	Esclerócora	4285.71
<i>Rhynchospora colorata</i>	Cyperaceae	S	Pogonócora	4000.00
<i>Brickellia oliganthes</i>	Asteraceae	S	Pogonócora	1785.71
<i>Calea urticifolia</i>	Asteraceae	S	Pogonócora	1785.71
<i>Melocactus ruestii</i>	Cactaceae	S	Esporócora	1111.11
<i>Spigelia anthelmia</i> *	Loganiaceae	S	Esclerócora	1086.95
<i>Thrasya robusta</i>	Poaceae	S	Pogonócora	1000.00
<i>Paspalum centrale</i>	Poaceae	S	Esclerócora	800.00
<i>Indigofera lespedezioides</i> *	Leguminosae	S	Esclerócora	751.87
<i>Malvastrum americanum</i>	Malvaceae	S	Esclerócora	751.87
<i>Zornia megistocarpa</i>	Leguminosae	S	Acantócora	684.93
<i>Melochia tomentosa</i> *	Sterculiaceae	S	Semácora	600.00
<i>Tephrosia nitens</i> *	Leguminosae	S	Esclerocora	396.82
<i>Ruellia inundata</i>	Acanthaceae	S	Balócora	357.14
<i>Stachytarpheta albiflora</i>	Verbenaceae	S	Semácora	242.13
<i>Manfreda pubescens</i>	Agavaceae	S	Esclerócora	143.95
<i>Marsdenia coulteri</i> *	Asclepiadaceae	S	Pogonócora	113.63
<i>Psidium hipoglaucum</i> *	Myrtaceae	S	Esclerócora	94.19
<i>Diphysa humilis</i>	Leguminosae	S	Semácora	80.00
<i>Acacia villosa</i>	Leguminosae	S	Balócora	78.12
<i>Mimosa goldmanii</i> *	Leguminosae	S	Semácora	53.13
<i>Poiretia punctata</i> *	Leguminosae	S	Semácora	41.12
<i>Calliandra juzepczukii</i>	Leguminosae	S	Semácora	21.73
<i>Evolvulus sericeus</i> *	Convolvulaceae	S/PA	Esclerócora	1111.11
<i>Croton yucatanensis</i> *	Euphorbiaceae	S/PA	Barócora	1000.00
<i>Wedelia acapulcensis</i>	Asteraceae	S/PA	Acantócora	571.42
<i>Galactia striata</i> *	Leguminosae	S/PA	Semácora	481.92
<i>Waltheria conzatii</i>	Sterculiaceae	S/PA	Esclerócora	204.08
<i>Eragrostis hondurensis</i> *	Poaceae	PA	Esporócora	60000.00
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> *	Poaceae	PA	Pogonócora	15000.00
<i>Cyperus odoratus</i> *	Cyperaceae	PA	Esclerócora	4761.90
<i>Desmanthus virgatus</i> *	Leguminosae	PA	Semácora	2857.14
<i>Crotalaria pumila</i> *	Leguminosae	PA	Esclerócora	1500.00
<i>Polanisia viscosa</i>	Capparaceae	PA	Balócora	884.95
<i>Priva lapulacea</i> *	Verbenaceae	PA	Acantócora	683.76
<i>Cenchrus pilosus</i> *	Poaceae	PA	Pogonócora	545.45
<i>Samolus ebracteatus</i> *	Primulaceae	PA	Esclerócora	282.68
<i>Tithonia tubiformis</i>	Asteraceae	PA	Acantócora	152.43
<i>Acacia farnesiana</i> *	Leguminosae	PA	Semácora	34.48
<i>Merremia quinquefolia</i> *	Convolvulaceae	PA	Barócora	5.66

promedio (± 1 D.E) 0.3 ± 0.17 cm de largo y 0.19 ± 0.14 cm de ancho, mientras que las de los pastizales artificiales tuvieron un promedio de 0.35 ± 0.23 cm de largo y 0.24 ± 0.16 cm de ancho. Sin embargo, la prueba de Mann-Whitney mostró que tanto las medidas del largo ($U_{(12,31)}=166$) como las del ancho ($U_{(21,31)}=192$) no difirieron significativamente entre sistemas.

Con la comparación de las medidas del ancho y del largo, se mostró que no existe una diferencia significativa en el tamaño de las semillas entre ambas comunidades debido a su gran variación. Otra manera en que se compararon los tamaños fue a través de los valores de las medidas del largo con respecto a las del ancho en las semillas de ambos sistemas. Las correlaciones que se muestran en las Figuras 4.1a y b indican que para las semillas de sabana las medidas de ancho y largo son directamente proporcionales, y que éstas son más redondeadas en la sabana que en los PA.

En la figura correspondiente a las correlaciones realizadas para las semillas de sabana (4.1a) se observa una agrupación de puntos cerca de los valores más bajos que representan una concentración de semillas pequeñas. Aunque la correlación obtenida para las semillas de los potreros (Fig. 4.1b) resulta más fuerte que para las sabanas, se debe tomar en cuenta que tiene menos puntos de medida.

En promedio (± 1 D.E) las semillas de los pastizales ($3,444.53 \pm 14,198.60$ semillas/g) son más pesadas que las de las sabanas ($9,643.18 \pm 24,744.44$ sem/g); sin embargo, la variación en el peso de las semillas en ambos sistemas es muy grande: en los PA la DE cuadruplica el valor del promedio, mientras que el promedio de las especies compartidas es de $6,737.09 \pm 3,760.24$ sem/g. De hecho, la comparación del peso entre las semillas de sabana y de PA mediante la prueba de Mann-Whitney no mostró diferencias significativas ($U_{(12,31)}=166$). El valor más alto en peso corresponde a *Merremia quinquefolia* (Convolvulaceae) recolectada en el pastizal artificial, mientras que la semilla más ligera pertenece a *Ageratum microcephalum* (Asteraceae) procedente de la sabana.

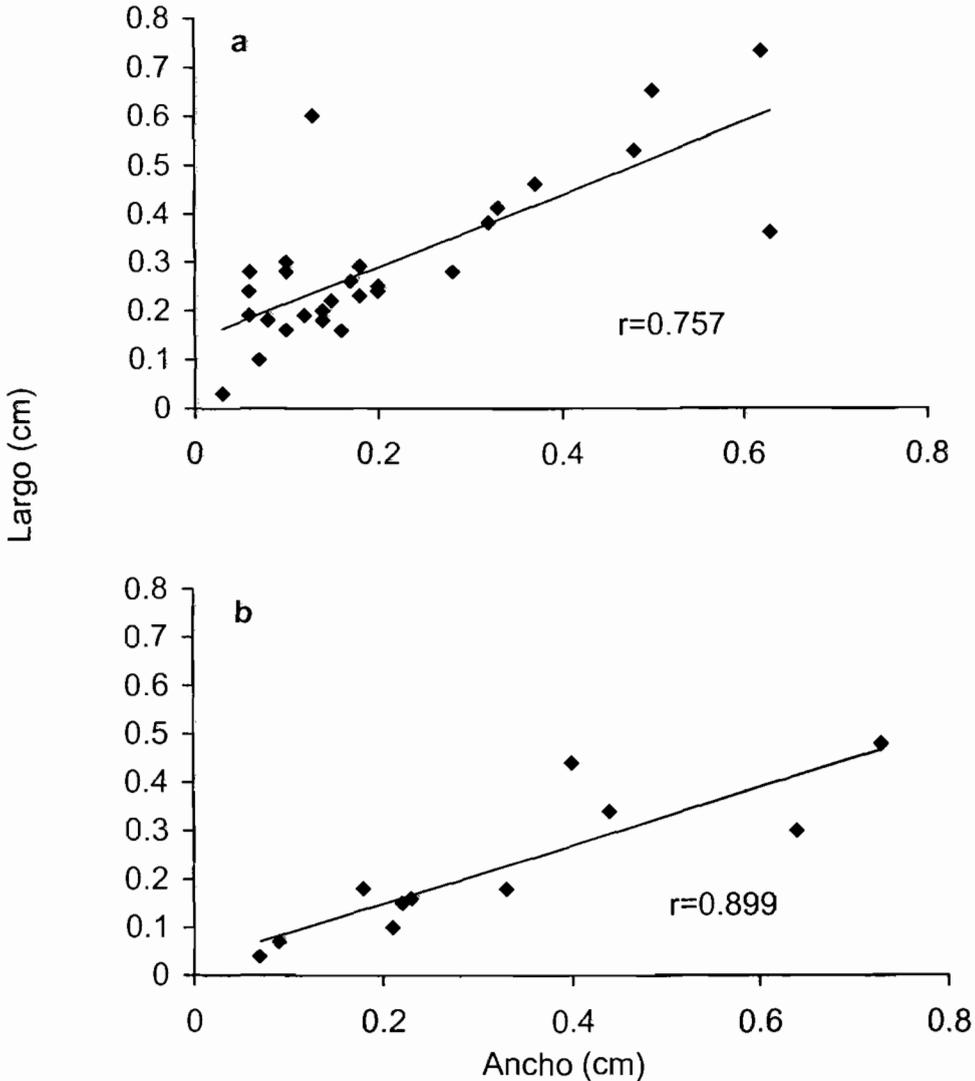


Figura 4.1 Correlaciones entre las medidas promedio del largo y el ancho de las semillas de sabanas (a) y de pastizales artificiales (b).

Los síndromes de dispersión para especies de sabana y de PA fueron 8, de los 14 descritos por Danserau y Lems (1957). En general, los síndromes más comunes fueron el esclerócoro y el pogonócoro, que en conjunto están representados en 55% de las especies (Figura 4.2), mientras que el tipo pterócoro sólo estuvo representado por una especie de sabana. Los síndromes esclerócoro y acantócoro tuvieron una mejor representación entre las especies de sabana. En general, el espectro obtenido indica que la mayoría de las diásporas no presenta adaptaciones morfológicas externas específicas para un tipo de dispersión, por lo

que en su mayoría el agente de dispersión se asocia con el viento, como es el caso de los síndromes esporócoro y esclerócoro.

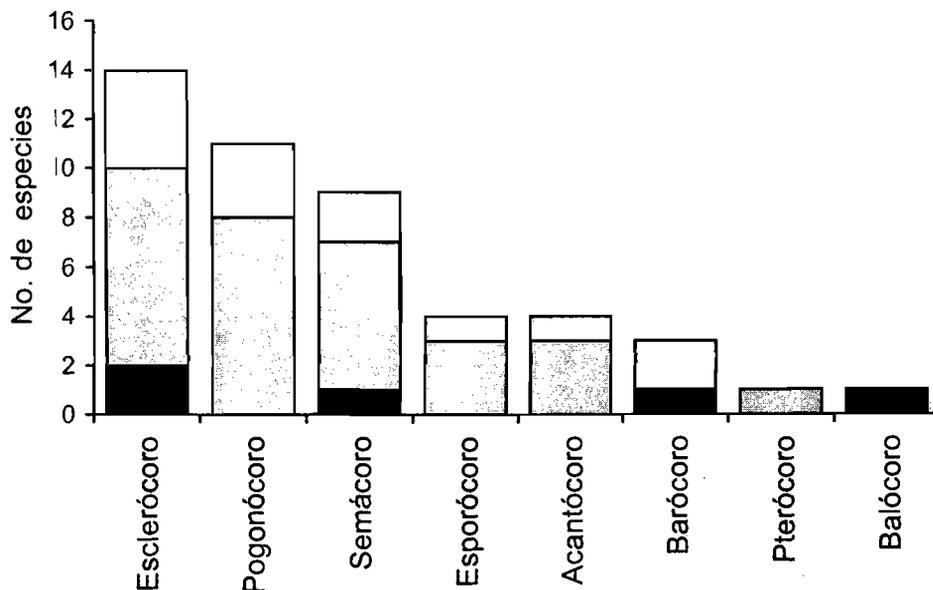


Figura 4.2 Espectro de síndromes de dispersión de las diásporas de especies de pastizal artificial (blanco), sabana (gris) y de especies presentes en ambos sistemas (negro)

4.3.2 Características germinativas de las semillas

De las especies de sabana sólo germinaron semillas de 12 de ellas (63%), de las cuales tres requirieron tratamiento pregerminativo (TP), y de pastizal artificial tres (60%) especies, de las cuales a todas ellas se aplicó TP (Tabla 4.3).

Para el experimento de germinación fueron muy pocas las especies disponibles de PA, por lo que una comparación directa de los resultados obtenidos para ambos sistemas sería muy limitado. Sin embargo, fue posible comparar los grupos de valores obtenidos mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

De las especies de sabana *Manfreda pubescens* (Agavaceae) fue la que tuvo la mayor capacidad de germinación (97.6%), mientras que el valor más bajo (9.6%) lo obtuvo *Zornia megistocarpa* (Leguminosae, Tabla 4.4). En promedio, las especies de sabana tuvieron un valor de 48.4%. De las especies de PA, la del mayor valor (50.4%) fue *Tithonia tubiformis* (Asteraceae), mientras que *Waltheria conzatii* (31.2%) y *Polanisia viscosa* (0.8%) tuvieron los valores más bajos.

Tabla 4.3 Número de semillas extraídas de los frutos recolectados en campo. Semillas que en el experimento preliminar germinaron (G) con o sin tratamiento pregerminativo (TP).

Especie	Familia	Sistema	No. semillas	G	TP
<i>Ruellia inundata</i>	Acanthaceae	S	180	-	-
<i>Manfreda pubescens</i>	Agavaceae	S	350	+	-
<i>Ageratum microcephallum</i>	Asteraceae	S	400	+	-
<i>Brickellia oliganthes</i>	Asteraceae	S	200	-	-
<i>Calea urticifolia</i>	Asteraceae	S	400	-	-
<i>Melocactus ruestii</i>	Cactaceae	S	1,000	+	+
<i>Bulbostylis vestita</i>	Cyperaceae	S	150	-	-
<i>Rhynchospora colorata</i>	Cyperaceae	S	150	-	-
<i>Acacia villosa</i>	Leguminosae	S	400	+	-
<i>Calliandra juzepczukii</i>	Leguminosae	S	150	+	+
<i>Diphysa humilis</i>	Leguminosae	S	400	+	+
<i>Indigofera lespedezioides</i>	Leguminosae	S	100	-	-
<i>Zornia megistocarpa</i>	Leguminosae	S	400	+	+
<i>Digitaria</i> sp.	Poaceae	S	150	+	-
<i>Paspalum centrale</i>	Poaceae	S	300	-	-
<i>Schyzachiryum sanguineum</i>	Poaceae	S	150	+	-
<i>Thrasya robusta</i>	Poaceae	S	150	+	-
<i>Stachytarpheta albiflora</i>	Verbenaceae	S	3,500	+	-
<i>Malvastrum americanum</i>	Malvaceae	S	1,000	+	+
<i>Tithonia tubiformis</i>	Asteraceae	PA	3,000	+	-
<i>Polanisia viscosa</i>	Capparaceae	PA	800	+	-
<i>Setaria grisebachii</i>	Poaceae	PA	300	-	-
<i>Waltheria conzatii</i>	Sterculiaceae	PA	1,000	+	+

- ausencia de germinación o de tratamiento pregerminativo.

Tabla 4.4 Índices de Capacidad de Germinación (CG), Germinación Diaria (GD), Coeficiente de Velocidad (CV) y Tiempo de latencia (TI) de las semillas colectadas que sí germinaron. En la última fila se muestran los valores de la prueba de Mann-Whitney para cada índice entre los valores de sabana y de pastizal artificial; en ningún caso fue significativo el resultado. * especies de PA.

ESPECIE	CG (%)	GD (sem/día)	CV (sem/día)	TI (días)
<i>Calliandra juzepczuckii</i>	57.6	0.48	11.46	1
<i>Melocactus ruestii</i>	34.4	0.28	7.91	1
<i>Ageratum microcephalum</i>	51.2	0.42	24.43	2
<i>Acacia villosa</i>	67.2	0.56	9.37	1
<i>Stachytarpheta albiflora</i>	44.8	0.37	22.8	3
<i>Zornia megistocarpa</i>	09.6	0.08	12.5	3
<i>Diphysa humilis</i>	40.8	0.34	6.79	3
<i>Digitaria</i> sp	33.6	0.28	8.77	4
<i>Manfreda pubescens</i>	97.6	0.81	11.0	5
<i>Schyzachyrium sanguineum</i>	19.2	0.16	9.72	6
<i>Thrasya robusta</i>	56.8	0.47	5.67	6
<i>Malvastrum americanum</i>	68.0	0.56	14.83	3
* <i>Tithonia tubiformis</i>	50.4	0.42	64.95	1
* <i>Waltheria conzatii</i>	31.2	0.26	10.29	2
* <i>Polanisia viscosa</i>	00.8	0.01	10	10
Mann-Whitney	$U_{(3,12)}=28$	$U_{(3,12)}=27$	$U_{(3,12)}=12$	$U_{(3,12)}=21$

En cuanto a la germinación diaria, *Manfreda pubescens* tuvo el valor más alto, casi de una semilla diaria, mientras que *Polanisia viscosa* tuvo el valor más bajo. En general, el promedio fue 0.36 semillas/día, es decir, una semilla cada cuatro días aproximadamente. Para la velocidad de germinación, *Tithonia tubiformis* tuvo el valor más alto (64.95), sobrepasando por mucho (cuadruplica el promedio general de (15.36) al resto de las especies. Esta especie fue una de las que requirieron menos tiempo para iniciar su germinación, con un valor de TI de 1. No hubo diferencias significativas entre los valores de todos los índices, entre las sabanas y el PA (Tabla 4.4).

Las especies de PA presentaron patrones de germinación cuasi-simultáneo y continuo (Figura 4.5). Las semillas de *Tithonia tubiformis* germinaron prácticamente en los dos primeros días, con un pequeño pulso en el día 11; de hecho, ésta fue la especie que presentó el pico más alto de germinación. *Polanisia viscosa* presentó un patrón cuasi-intermitente debido a que sólo germinó una semilla, siendo así la especie con la capacidad de germinación más baja. Las semillas de *Waltheria conzatii* presentaron un patrón continuo, en el que sobresale ligeramente un pico en el día 10.

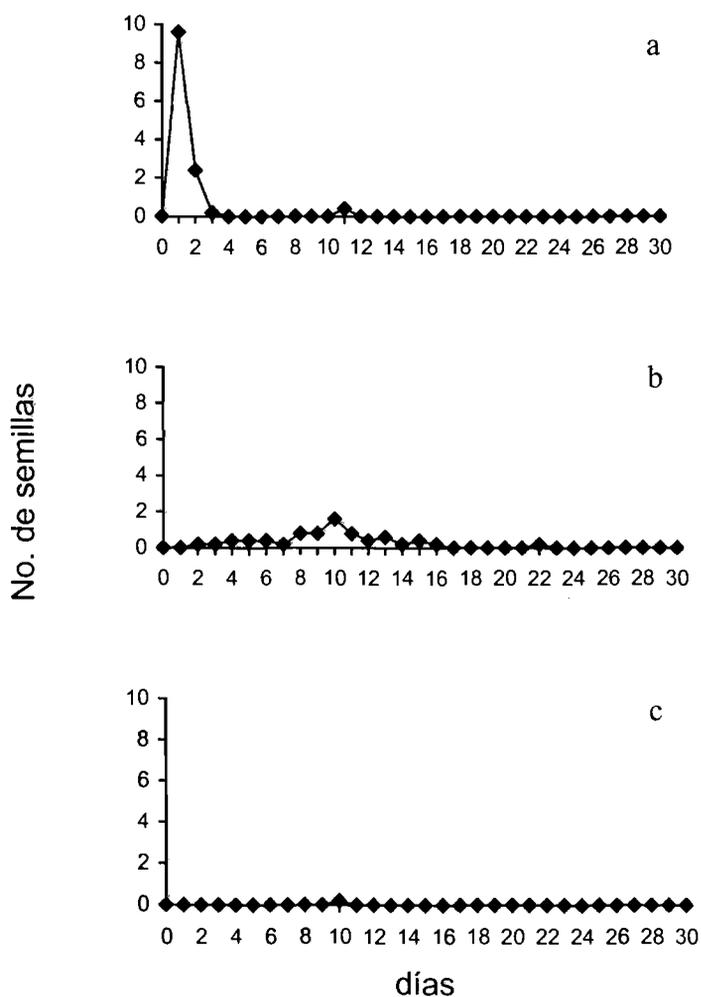


Figura 4.5 Patrones de germinación de las semillas de las especies de pastizal artificial: (a) *Tithonia tubiformis* , (b) *Waltheria conzatii*, y (c) *Polanisia viscosa*.

En las semillas de las especies de sabana se encontraron patrones de germinación continuos e intermitentes (Figura 4.6). Las especies que claramente tuvieron un patrón intermitente fueron *Zornia megistocarpa*, *Manfreda pubescens*, *Schyzachyrium sanguineum* y *Melocactus ruestii*, esta última con dos lapsos continuos de germinación. De las especies que presentaron el patrón de germinación continuo, *Acacia villosa* tuvo el periodo de germinación más largo (22 días). Por otro lado, *Thrasya robusta* y *Manfreda pubescens* fueron las especies que presentaron el tiempo de latencia más prolongado (6 días).

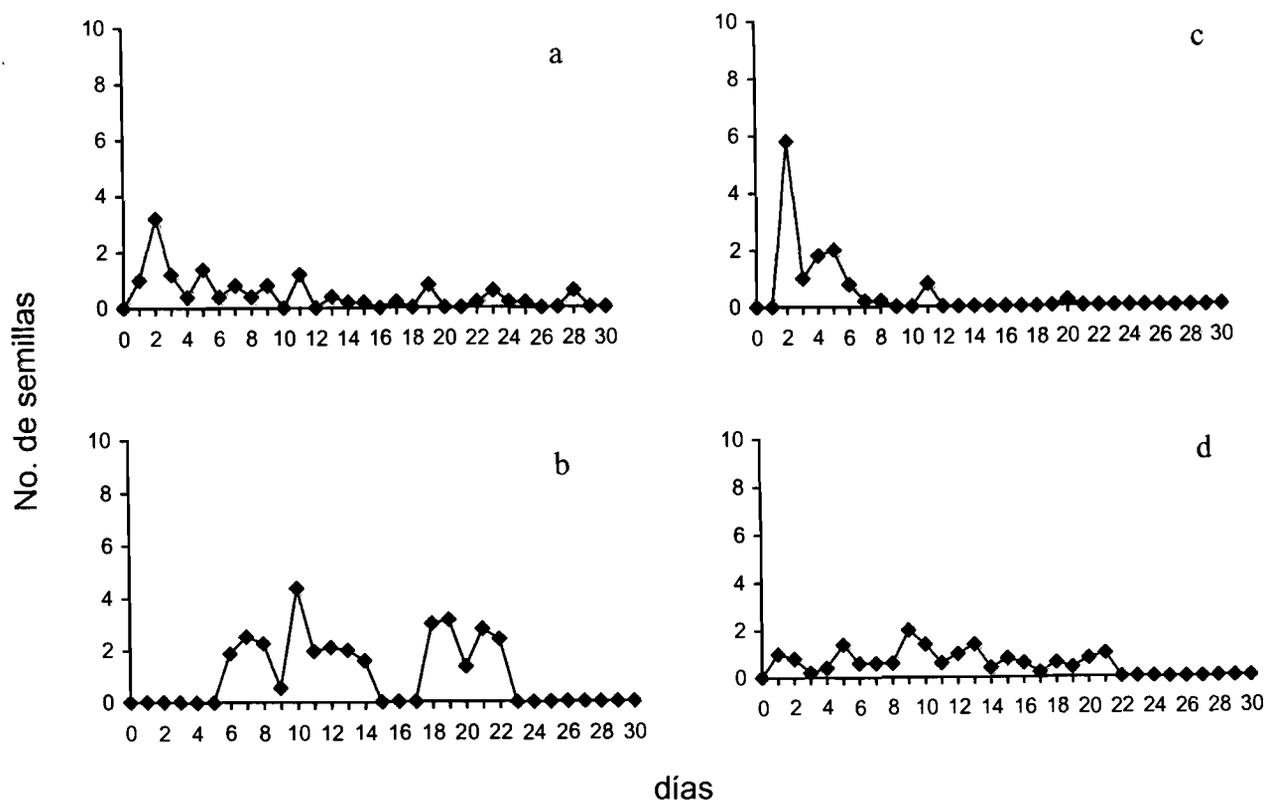


Figura 4.6 Patrones de germinación de las semillas de las especies de sabana: (a) *Calliandra juzepckzukii*, (b) *Melocactus ruestii*, (c) *Ageratum microcephalum*, y (d) *Acacia villosa*.

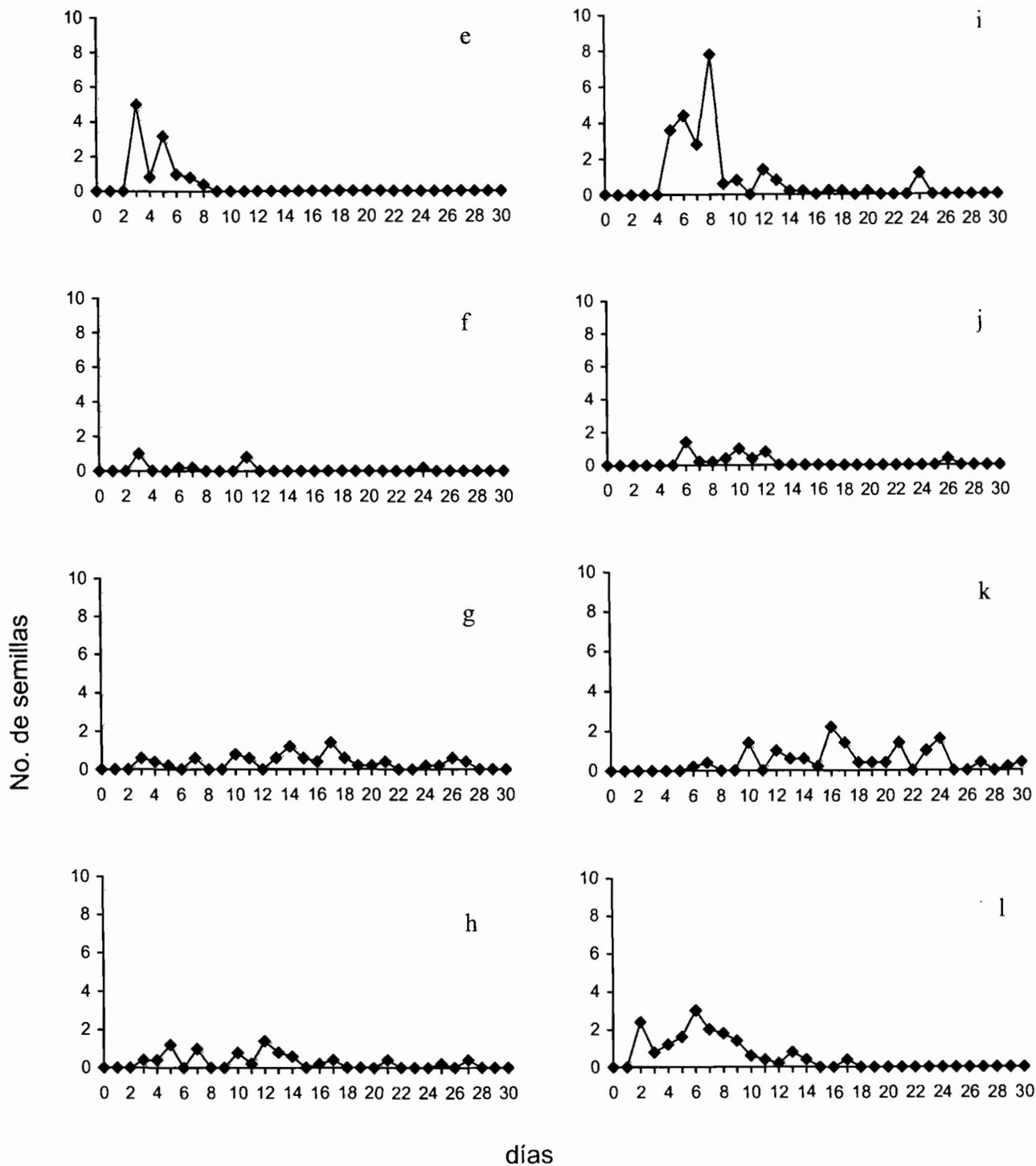


Figura 4.8 Continuación. (e) *Stachytarpheta albiflora*, (f) *Zornia megistocarpa*, (g) *Diphysa humilis*, (h) *Digitaria* sp., (i) *Manfreda pubescens*, (j) *Schyzachyrium sanguineum*, (k) *Thrasya robusta*, y (l) *Malvastrum americanum*.

En relación con los patrones de germinación, las curvas acumulativas de germinación muestran que hay especies que dentro de los primeros 10 días forman una asíntota, como es el caso de *Manfreda pubescens* y *Tithonia tubiformis*, mientras que existe otro grupo de especies, como *Melocactus ruestii*, que dentro de los 22 días llegan paulatinamente a la estabilización de la curva. Se puede observar también otro grupo de especies que aparentemente llegan a la estabilización de la curva con pocas semillas germinadas, pero que continúan la germinación de manera muy lenta (Fig. 4.5a,b)

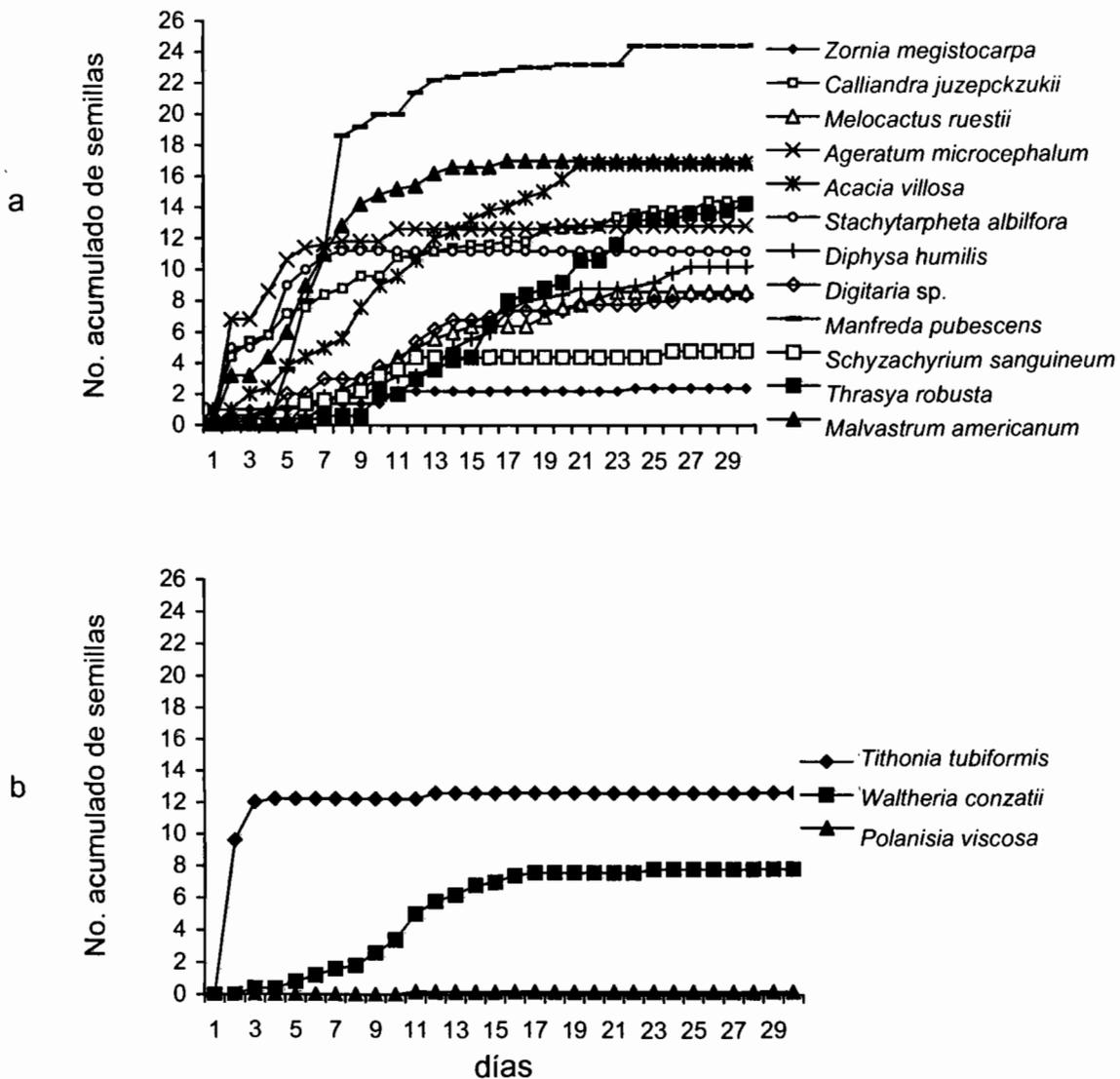


Figura 4.7 Curvas de germinación acumulada de las especies de sabana (a) y de pastizal artificial (b) en condiciones controladas.

4.4 Discusión

4.4.1 La variabilidad de las semillas y sus implicaciones

Los resultados muestran que las semillas encontradas en ambos sistemas son de talla pequeña, lo cual tiene relación con que la mayoría de las especies que constituyen a las comunidades estudiadas son herbáceas. Esta forma de crecimiento implica que el desarrollo, la floración y la senescencia de las plantas ocurren en un lapso relativamente corto, particularmente en la región tropical (Grime, 1982). Si bien se observaron especies de hierbas perennes, principalmente en las sabanas, su estrategia de permanencia está dada por estructuras subterráneas (López-Olmedo 2001), lo cual indica que las plantas no conservan su parte aérea permanentemente y que tienen un tiempo limitado para producir sus semillas. En general, las semillas más pequeñas que se describieron fueron de especies pertenecientes a las familias Leguminosae, Asteraceae, Poaceae y Cyperaceae (sabana), y de Poaceae (PA); dichas familias son las más abundantes en el banco de semillas en las sabanas de los Llanos Centro-Orientales de Venezuela (Pérez y Santiago, 2001).

Si bien hubo una desigualdad en el número de semillas que se describieron para cada comunidad, fue posible mostrar que no hay diferencias significativas tanto en el tamaño como en el peso de las semillas de las dos sistemas. El hecho de que no se hayan detectado diferencias parece deberse a la gran variación que se encontró en los dos conjuntos de semillas descritas, por lo que para tener una comparación más confiable se tiene que disponer de un número mayor de éstas. Aun con la muestra limitada de semillas, es notable que las provenientes de los sitios de PA fueron más variables que las de los sitios de sabana. Tal variabilidad puede deberse a que en estos sitios se presentan especies arbóreas y arbustivas (e.g. *Acacia farnesiana*) generalmente presentes en otros tipos de vegetación como la selva baja caducifolia, ya que el peso de las semillas es mayor en arbustos y a su vez en árboles, que en hierbas (Salisbury, 1942).

La presencia de hierbas anuales y perennes podría no influir en la variabilidad del tamaño y peso de las semillas descritas. En el estudio hecho por Ramírez (1993) en cinco localidades venezolanas con diferentes tipos de

vegetación (desde arbórea hasta herbácea), muestra que los valores del peso de las semillas entre las plantas herbáceas perennes y las anuales no son significativamente diferentes. Por ello, aunque en las sabanas haya muy pocas especies anuales y en los PA sean éstas las predominantes, las semillas de sus especies pueden ser muy parecidas en tamaño. Es probable que este parecido se deba a que las plantas de las sabanas no disponen de suficientes recursos como para producir semillas grandes, por lo que generalmente producen muchas pero muy pequeñas. En los PA los ciclos de vida de muchas especies son cortos, de manera que aunque puedan disponer de los recursos suficientes, parecerían no tienen el tiempo necesario como para producir semillas más grandes o más pesadas; estas especies, al ser anuales o incluso tener un ciclo de vida menor al de un año, producen también varias semillas pequeñas (Grime, 1982; Murali, 1997). En el caso de las semillas de las sabanas y de los PA de Nizanda no se detectó un parecido de este tipo; más bien, la variación relativamente grande no permitió detectar diferencias, lo que sugiere que en ambos sistemas se están presentando diferentes estrategias de colonización. Incluso las semillas, tanto de sabana como de PA, presentaron una gran variedad en cuanto a color, textura y forma (Apéndice III), reflejo de las diferentes estrategias de dispersión y arribo.

La talla pequeña de las semillas y los bajos valores de peso se relacionan con los síndromes de dispersión presentes en estos sistemas, que de manera general podemos decir que es predominantemente anemócora. Sin embargo, hay que destacar que, a excepción del tipo pogonócoro, las diáporas con síndromes esporócoro y esclerócoro pueden ser dispersadas por insectos (como las hormigas) y por el ganado cuando son consumidas junto con las hojas (Janzen, 1984). El tipo pogonócoro se encuentra mejor representado en las especies de sabana, mientras que para los PA el tipo más importante fue el esclerócoro; es decir, las especies de sabana presentan estructuras especializadas que les permiten aprovechar el viento como agente dispersor. Cabe mencionar que los síndromes barócoro y esclerócoro pueden incluir especies con una dispersión heterócora, pero que por falta de información se incluyen en ellos. Por otro lado, sobresale el hecho de que en ambas comunidades no se hayan encontrado frutos

carneosos o semillas con accesorios de este tipo que pudieran indicar una dispersión que requiriera la digestión por parte de aves o de mamíferos.

4.4.2 Patrones de germinación de las especies de la sabana y del PA

Si bien los índices de germinación de las semillas de las especies de sabana no difirieron significativamente respecto de los de las semillas de PA, es importante destacar que los valores de estos índices y los patrones de germinación observados sugieren la presencia de diferentes estrategias de colonización de las especies estudiadas.

La especie que tuvo la mayor CG fue *Manfreda pubescens* (97.6%); sin embargo, en términos reales las especies que tendrían mayor número de semillas germinadas serían *Tithonia tubiformis* y *Starchytapheta albiflora*, pues producen más semillas (más o menos el triple) que *M. pubescens* (Tabla 4.4). Por otro lado, *Polanisia viscosa* tiene una producción relativamente alta de semillas, pero debido a su valor tan bajo de CG se puede esperar que sea la especie con el número más bajo de semillas germinadas en condiciones estándar.

En general, el patrón de germinación predominante fue el continuo, seguido por el intermitente, que sólo estuvo presente en las semillas de sabanas, y por el cuasi-simultáneo, que sólo se presentó en las de PA. La mayoría de las especies que presentaron un patrón continuo tuvieron un TI relativamente corto, lo cual sugiere que las especies a las que no se les aplicó tratamiento pregerminativo que no presentan latencia. Esto significa que especies como *Acacia villosa*, *Starchytapheta albiflora* y *Thrasya robusta* producen semillas quiescentes, mientras que es posible que *Calliandra juzepczukii* y *Diphysa humilis* presenten latencia por testa dura, como se ha observado en otras especies de leguminosas de ambientes estacionales (Khurana y Singh, 2001).

Por otro lado, las curvas acumulativas de germinación muestran que prácticamente todas las especies, tanto de sabana como de PA, en menos de un mes se aproximan a su máxima capacidad germinativa. Esto sugiere que, en general, estas especies producen semillas que germinan y se establecen en la restringida época de lluvias. Por ejemplo, *Tithonia tubiformis* es una especie anual

que produce semillas quiescentes y que tuvo el valor más alto de velocidad de germinación junto con una capacidad de germinación media, lo que indica que esta especie puede tener poblaciones de plántulas cuando las lluvias han comenzado. En cambio, en *Acacia villosa*, que crece relativamente lento, la velocidad de germinación fue menor y su capacidad de germinación fue mayor, por lo que estas semillas tienen un intervalo de tiempo suficientemente largo como para asegurarse de que una parte de sus semillas lograrán germinar en las condiciones más favorables dentro de la época de lluvias.

La variedad de patrones de germinación observados indica que las especies estudiadas siguen distintas estrategias de colonización, aun cuando sean de la misma comunidad. Esto, de una manera muy limitada, lleva a la conclusión de que la etapa de germinación de las plantas estudiadas no influye de manera definitiva en las marcadas diferencias de composición florística entre ambas comunidades. Por lo tanto, es muy probable que tal diferenciación comience a determinarse en la etapa de establecimiento de las plántulas. Aunque las pruebas de germinación se hicieron en condiciones controladas estándar, se puede esperar que las pruebas en campo produzcan resultados parecidos.

4.4.3 Conclusiones

Las semillas de las dos comunidades estudiadas son, en su mayoría, de talla pequeña; no obstante, debido a su variabilidad en tamaño y peso, no fue posible detectar diferencias entre las de sabana y las de PA. En cuanto a la germinación, los valores de los índices y los patrones de germinación observados sugieren que las especies de sabana y de PA tienen estrategias diferentes de colonización, al menos hasta la etapa de germinación. Es necesario estudiar los patrones de germinación de más especies de sabana y de PA, antes de concluir de manera definitiva si existe un patrón que sea más común a cada comunidad. Asimismo, es necesario realizar experimentos de campo para poder determinar si es en esta etapa donde comienza la diferenciación florística y los procesos ecológicos que intervienen.

VI. COMPARACIÓN DE CARACTERÍSTICAS EDÁFICAS DE SABANA Y DE PASTIZAL ARTIFICIAL

5.1 Introducción

En general, las sabanas se desarrollan sobre suelos pobres en nutrientes. Esto está relacionado con la edad de los sedimentos, las fuertes restricciones hídricas y la tendencia de estos suelos a ser ácidos (Solbrig *et al.*, 1996; Furley, 1999). Otras características como la profundidad, el color y la textura varían dependiendo de la localidad. Por ejemplo, en sabanas extensas como los Llanos de Venezuela y Colombia, y el Cerrado de Brasil, los kaolisoles rojos o amarillos de textura arenosa son comunes en las partes altas, mientras que en los valles se encuentran suelos hidromórficos (Richards, 1996). En Colombia, las sabanas se encuentran en suelos ácidos (pH 4.7), con baja fertilidad, independientemente de la clase textural (Blydenstein, 1967), mientras que en la Gran Sabana (Venezuela) los suelos de las sabanas conservadas son predregosos (79.9%) y ácidos (pH 4.9), y tienen menor contenido de materia orgánica (3.97%) que los de las áreas de sabana perturbada (4.4%). El carácter ácido de los suelos de las sabanas implica que las plantas que ahí se establecen están adaptadas a crecer con poca disponibilidad de nutrimentos como el fósforo, e incluso a la toxicidad por aluminio.

En México, las sabanas estacionalmente secas se desarrollan sobre laderas de cerros donde la pendiente puede ser muy pronunciada; en ellos los suelos tienen drenaje relativamente rápido (Rzedowski, 1981). Por ejemplo, los suelos que se encuentran en la localidad "La Sabana" (Oaxaca) son profundos, de color rojo-amarillento, con bajo contenido de materia orgánica y están sometidos a fuertes procesos erosivos. Dichas comunidades de sabana se encuentran en los lomeríos con pendientes de 8 a 30° (Reyes y Zamora, 1976).

Las características de los suelos de pastizales artificiales están relacionadas con el tipo de sistema previo; generalmente son suelos relativamente más profundos, ya que por lo regular sostenían a un tipo de vegetación arbórea. Después de cierto tiempo de uso, los suelos de los pastizales artificiales (PA) pueden presentar un alto grado de erosión debido a la reducción, originada por el

pastoreo, de la cobertura vegetal cercana al suelo (Rzedowski, 1981).

Generalmente se han preferido los sitios de fácil acceso y con poca pendiente (las tierras bajas) para crear pastizales con fines pecuarios, por lo que en principio se esperaba que dichos suelos tuvieran características diferentes de los de las sabanas estacionales (las cuales tienden a estar en las crestas y laderas de los lomeríos). Para averiguar qué tan diferentes pueden ser en la medida que sostienen vegetaciones fisonómicamente parecidas pero con una composición florística muy distinta (Pérez-García *et al.*, 2001), el objetivo de este capítulo fue describir y comparar las características edáficas básicas, principalmente las físicas, para poder establecer su relación con las limitaciones para la germinación y el efecto en la composición florística diferencial entre la sabana y el PA.

5.2 Método

5.2.1 Selección de sitios y método de muestreo

Para este estudio se seleccionaron los sitios de muestreo de vegetación tanto de sabana (20) como de pastizal artificial (11) que fueron muestreados para el análisis de vegetación. En cada sitio se obtuvo una muestra de suelo compuesta de seis submuestras distribuidas en dos hileras (separadas por 10 m entre sí); en cada hilera se extrajeron tres submuestras separadas entre sí por 10 m.

Cada submuestra fue obtenida mediante la extracción de material superficial (0-10 cm de profundidad) y se colocó en una bolsa de plástico etiquetada; a su vez, el conjunto de submuestras se colocó en otra bolsa de plástico. La obtención de muestras en las sabanas fue más difícil debido a la alta pedregosidad del sistema, e incluso muchas veces fue necesario remover bloques para extraer el material acumulado en los intersticios.

En el campo se hicieron observaciones con respecto al material parental, a la pedregosidad (con el porcentaje de roca madre expuesto), así como a las evidencias de fuego en el pasado. Estos datos, junto con el tipo de geoforma del sitio y la altitud, se anotaron en formatos estandarizados para la descripción de los suelos en el campo.

5.2.2 Análisis de muestras de suelo

Posteriormente, se analizaron las 11 muestras de pastizal artificial y se seleccionaron 11 de sabana, intentando dejar representados los diferentes grupos de sabanas descritos por López-Olmedo (2001). Las 22 muestras fueron analizadas en el LAFQA (Laboratorio de Análisis Físicos y Químicos del Ambiente del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México) para evaluar las características físicas que se mencionan a continuación:

- Porcentaje de pedregosidad. Se pesó el material tamizado (con malla de 2 mm de apertura) para la obtención de la proporción de piedras con respecto del total de la muestra.
- Densidad Real. Se midió un volumen de 10 ml (con una pipeta graduada del mismo volumen) y se pesó dicho material, con lo cual se hizo una relación directa de peso/volumen.
- Porcentaje de materia orgánica. Se obtuvo con el método de Walkely-Black.
- pH. Se hizo una solución de suelo agitando por 1 hora (a 180 rpm) 10 g de material con 50 ml de agua destilada, las muestras se dejaron reposar por 3 h y se midió su pH con un potenciómetro.

Todos los datos de pesos y volúmenes se encuentran registrados en las bitácoras pertenecientes al LAFQA. Se evaluó el color en húmedo por comparación con las tablas de color Munsell (1976). La textura fue evaluada con el método del tacto (Siebe *et al.*, 1996) y se hizo una inferencia de la capacidad de campo (CC) mediante la diferencia en volumen de una muestra saturada con agua y de la misma muestra seca. Para dicha inferencia se colocaron, de cada muestra, 87 ml de suelo en un tubo de PVC (de 1.5 pulgadas de diámetro × 10 cm de altura) con la base hecha de tela de organza; se le agregó agua a la muestra hasta que empezara a gotear de la base y posteriormente se puso a secar. Los resultados obtenidos en unidades porcentuales de volumen (%vol) se transformaron a L/m² mediante la siguiente fórmula:

$$CC (L/m^2) = CC (\%Vol) \times ([100 - \% \text{ pedregosidad}]/100) \times \text{espesor (dm)}$$

En todos los casos, el valor de espesor fue de 1, ya que las muestras se colectaron en los 10 cm superficiales.

5.2.3 Análisis de datos

Con los datos obtenidos se compararon las características edáficas de las muestras de suelo de sabana con las de los pastizales artificiales. Se aplicó una prueba de *t* de Student para determinar si existen diferencias significativas entre los datos obtenidos para cada sistema. Además, se hizo un análisis de clasificación con el método de Ward y usando distancias euclidianas para agrupar los sitios con base en los valores obtenidos en cada una de las variables evaluadas, tanto en campo como en laboratorio.

5.3 Resultados

5.3.1 Características geomorfoedáficas evaluadas en campo

Se recolectaron muestras de los 11 sitios de PA y de 11 sitios de sabana. En la Tabla 5.1 se muestran las características registradas en campo de cada uno de los sitios muestreados. En general, se encontró el mismo material parental (filitas) para todos los sitios de ladera y cima, mientras que para los de piedemonte el material parental estuvo formado por acumulación de fragmentos de filitas y para los de planicie, por material de origen fluvial que incluía elementos calcáreos. Entre las características observadas fue notable que sólo en los suelos de sabana se presentaron elementos rocosos con alto contenido de sílice (en cristales de cuarzo), mientras que sólo en los de pastizal artificial hubo cantos rodados.

Se encontraron indicios de fuegos pasados en ambos sistemas, aunque con diferentes intensidades, ya que en algunos casos (como el sitio PA11) el suelo estaba completamente cubierto por cenizas y no quedaba ningún rastro de vegetación en pie, mientras que en otros sitios (como el PA1) se observaron reminiscencias de la vegetación. En cuanto a la pedregosidad, podemos observar que en general fue más alta en los sitios de sabana, con un promedio (\pm 1D.E.) por sitio de $68.6 \pm 6.8\%$, mientras que los PA, que tuvieron una variabilidad mayor, el valor promedio fue de $44.5 \pm 26.6\%$. Analizando la pedregosidad por geoforma y por sistema, las sabanas tuvieron un valor muy parecido tanto en la cima como en la ladera; en contraste, el valor encontrado para la cima en PA fue bajo y para la ladera fue ligeramente menor (Figura 5.1).

Tabla 5.1 Valores registrados en campo y en laboratorio de geoforma, altitud, porcentaje de pedregosidad (%P), textura, densidad, porcentaje de materia orgánica (%MO), pH, capacidad de campo (CC) y color. CL= Franco-limosa, CRA=Franco-arcillo-arenosa, CA=Franco-arenosa, CRL=Franco-arcillo-limosa, RA=Arcillo-arenosa.

Sitio	Geoforma	Altitud	%P Campo	Textura	% P Laboratorio	Densidad	%MO	pH	CC	Color
Sabana										
S1	Ladera	150	40-75	CL	43.24	0.93	3.04	8.27	9.29	10 YR 4/3
S3	Cima	450	75	CL	50.97	0.94	4.07	5.29	9.54	10 YR 4/2
S5	Cima	280	75	CL	41.68	1.06	3.35	6.48	10.47	5 YR 4/4
S6	Ladera	250	70	CL	55.13	0.98	3.61	6.01	8.05	7.5 YR 3/4
S7	Ladera	360	60	CA	53.16	0.98	1.06	5.07	8.77	10 YR 4/2
S8	Cima	240	75	CL	49.77	0.97	3.02	8.15	9.40	5 YR 4/4
S9	Cima	310	75	CRA	53.29	0.96	5.44	5.17	6.48	10 YR 4/3
S10	Cima	370	75	CRA	41.87	1.05	3.85	5.75	10.88	10 YR 3/2
S11	Ladera	470	75-80	CA	42.77	1.04	3.61	5.09	9.82	10 YR 3/2
S15	Ladera	230	50-70	CA	49.34	1.04	2.76	5.87	8.29	10 YR 5/3
S20	Cima	280	75	CRA	49.26	0.96	2.75	5.46	7.47	10 YR 3/3
Pastizal artificial										
PA1	Ladera	180	75	CL	48.55	0.98	5.31	7.61	7.14	10 YR 3/2
PA2	Planicie	170	50	CRA	33.96	1.48	4.52	7.92	10.81	10 YR 3/2
PA3	Planicie	170	45	CRA	26.34	0.88	4.27	7.55	10.85	5 YR 2.5/1
PA4	Piedemonte	170	35	CRL	56.18	1.03	3.75	7.79	6.08	7.5 YR 3/2
PA5	Ladera	150	80	CA	62.80	0.94	4.04	8.35	6.39	10 YR 2/1
PA6	Piedemonte	140	75	CRA	47.92	0.96	3.78	7.91	8.10	10 YR 3/2
PA7	Cima	100	35	RA	43.04	0.97	5.28	7.51	11.51	10 YR 3/3
PA8	Ladera	90	40	CRL	45.66	1.18	1.69	6.73	6.98	7.5 YR 4/4
Pa9	Planicie	80	10	CRA	10.87	1.27	1.34	7.67	16.68	10 YR 3/3
PA10	Piedemonte	90	65	CA	58.85	1.12	0.92	6.79	6.40	10 YR 4/3
PA11	Piedemonte	90	25	CA	58.82	0.96	5.39	7.36	7.71	10 YR 4/2

5.3.2 Características edáficas evaluadas en laboratorio

En algunos casos, los valores de pedregosidad fueron parecidos con los porcentajes observados en campo, por ejemplo en los sitios S1 y PA9 (Tabla 5.1); sin embargo, en otros sitios como S5 y PA7 los valores difirieron. Esto puede indicar que, en caso de que el valor de campo sea más alto, la pedregosidad está

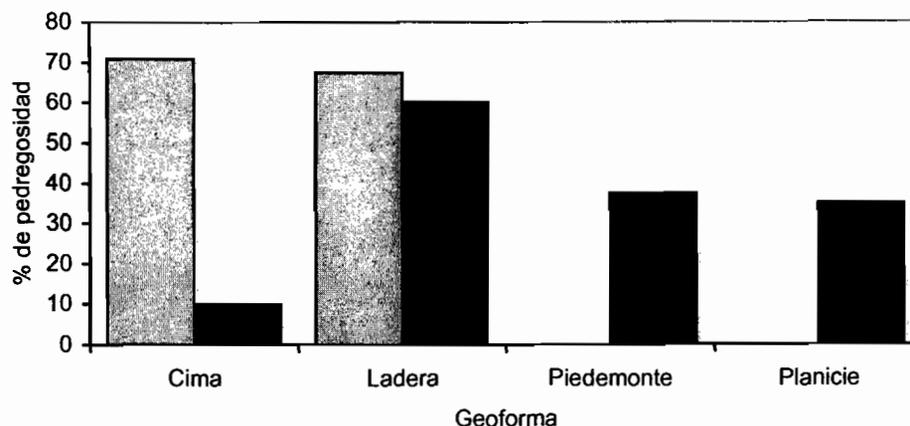


Figura 5.1 Porcentaje promedio de pedregosidad de cada geoforma en los sitios. En gris se muestran los sitios de sabana y en negro los de pastizal artificial.

conformada principalmente por bloques muy grandes y viceversa. El promedio del porcentaje de pedregosidad en los sitios de sabana es ligeramente mayor que el de los PA. No obstante, al igual que en las estimaciones de campo, en los PA se encontró una mayor variabilidad que en las sabanas (Tabla 5.2). Lo contrario sucede con el pH, variable para la cual la variabilidad fue mayor en las sabanas; sin embargo, los valores indicativos de mayor acidez se registraron en las muestras de sabana, mientras que los que indican mayor alcalinidad se registraron en los sitios de PA (Tabla 5.1).

Tabla 5.2 Valores promedio \pm 1DE de la características evaluadas en laboratorio, y valores de *t* de Student aplicada a los datos obtenidos; ns = no significativo.

Sitio	Pedregosidad (%)	Densidad Real	MO (%)	pH	CC (L/m ²)
Sabana	48.2 \pm 4.9	0.99 \pm 0.04	3.32 \pm 1.06	6.05 \pm 1.14	8.95 \pm 1.3
Pastizal artificial	44.8 \pm 15.7	1.07 \pm 0.17	3.66 \pm 1.6	7.56 \pm 0.47	8.97 \pm 3.23
<i>t</i>	0.68	-1.4	-0.57	-4.01	-0.01
<i>P</i>	(ns)	(ns)	(ns)	(0.006)	(ns)

La capacidad de campo (CC) en general fue muy baja en ambas comunidades. Los valores más altos se presentaron en los sitios que se encuentran en planicie y en cima (Tabla 5.1); por ello, los sitios de PA tuvieron un

promedio ligeramente mayor que los de sabanas (Tabla 5.2). La Figura 5.2 muestra la correlación de los valores de CC con los porcentajes de pedregosidad en los sitios de sabana (a) y en los de PA (b), y en ella se observa la influencia del porcentaje de pedregosidad en la CC, y por ello en las sabanas no se presentan valores por arriba de 12 L/m²

Los valores más altos de densidad real se encontraron en los sitios de PA, aunque la diferencia no fue significativa con los valores de los sitios de sabana. Un comportamiento muy parecido se obtuvo para el porcentaje de materia orgánica, en el que la mayor variación se dio en los sitios de PA (Tabla 5.1). Los resultados de la prueba *t* de Student mostraron que sólo el pH difirió significativamente entre los sitios de PA y los de sabana.

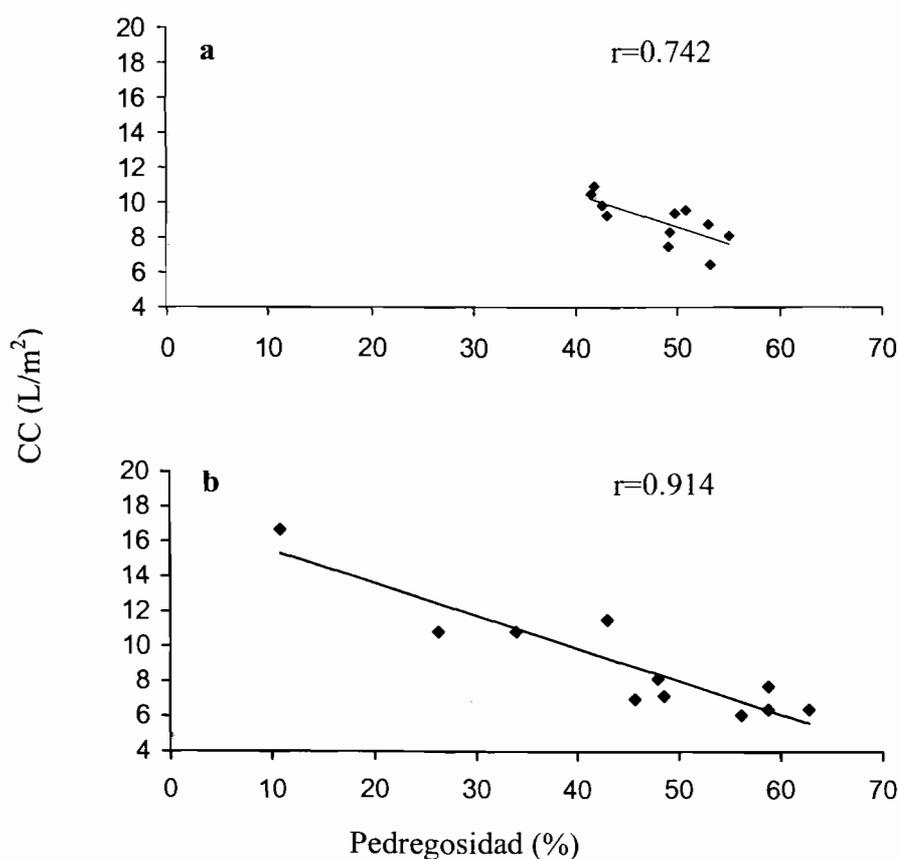


Figura 5.2 Correlaciones entre el porcentaje de pedregosidad y la capacidad de campo (CC) en los sitios de sabana (a) y en los de PA (b).

En cuanto a las texturas, en ambos sitios predominaron las clases CRA (Franco-arcillo-arenosa), CA (Franco-arenosa) y CL (Franco-limosa), aunque de manera particular en los sitios de PA las clases CRA y CA fueron, en ese orden, las mejor representadas, mientras que para los sitios de sabana fueron las clases CL (Franco-limosa) y CRA las predominantes (Tabla 5.1).

En general, el color de los suelos se identificó como 10 YR 3/2, es decir, café grisáceo muy oscuro. Cabe resaltar que hubo algunos suelos café rojizos (5 YR 4/4) que se ubicaron dentro de los sitios de sabana (Tabla 5.1). Además, los suelos de sabana presentaron una mayor pureza en el color que los sitios de PA. La muestra del sitio PA5 fue particularmente oscura debido a que el sitio había sufrido un fuego reciente y los residuos de carbón oscurecieron la parte superficial del suelo.

5.3.3 Clasificación de los sitios

El análisis de cada uno de los parámetros presentados en la sección anterior no permite apreciar una clara diferencia entre los valores registrados para los sitios de sabana y los registrados para los de PA. No obstante, el análisis de clasificación mostró que sí hay diferencias entre cada sistema.

En el dendrograma obtenido con base en los parámetros incluidos en la Tabla 5.2 junto con los datos de geoforma y altitud de cada uno de los sitios, se forman claramente dos grupos en donde prácticamente quedan separados los sitios de sabana y de PA, excepto que en el segundo grupo (el de los PA) se incluye el sitio de sabana S1 (Fig. 5.3). En un nivel más inferior de corte (a una distancia euclidiana de 200) se observa la formación de cuatro grupos: el primero conformado por los sitios aislados de sabana del norte y del sur de Nizanda; el segundo, formado por los sitios de las sabanas que forman manchones grandes al norte del poblado; el tercero formado por los sitios de PA asociados a las planicies y ubicados al sur de Nizanda; y el cuarto grupo conformado por los sitios de PA al norte del poblado, además del sitio de sabana S1 (Fig. 5.3).

Para averiguar qué variable podría estar definiendo con más fuerza los grupos, se hizo una prueba de "U" para comparar los valores de altitud y pH de los

grupos formados en la primer dicotomía. Las variables seleccionadas fueron las que más difirieron entre los sitios de sabana y de PA. Los resultados muestran que los valores de pH fueron significativamente más altos en el grupo donde se encuentran todos los sitios de PA y el S1 que en el grupo de sabanas formado en el dendrograma; tal diferencia es más fuerte que la que se obtiene si sólo se comparan los sitios de PA con los de sabana (ver Tabla 5.2). De igual manera, los valores de altitud del grupo de los PA fueron significativamente menores que los de las sabanas, con un grado de diferencia mayor que para el pH (Tabla 5.3).

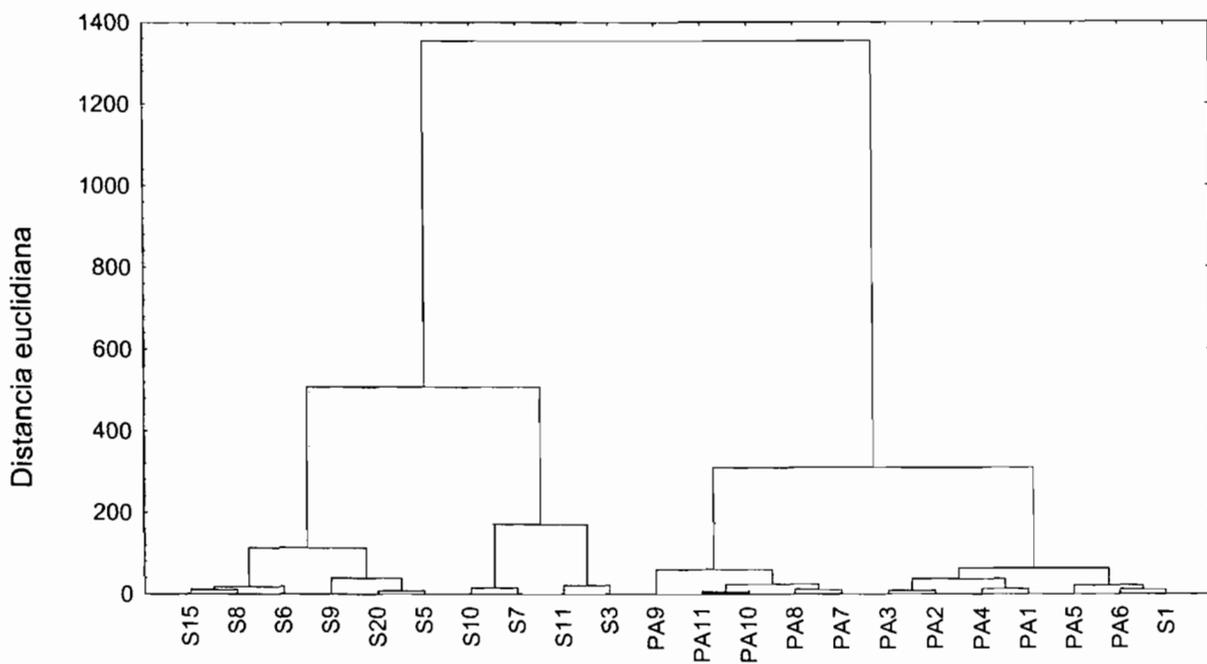


Figura 5.3. Clasificación de los 22 sitios (11 de sabana y 11 de PA) en las características edáficas y geomorfológicas, obtenido con el método de Ward.

Tabla 5.3. Prueba de Mann-Whitney para los valores de pH y de altitud de los dos grandes grupos formados en el dendrograma.

Variable	U	P
pH	$U_{(10,11)}=110$	<0.0005
Altitud	$U_{(10,11)}=120$	<<0.0005

5.4 Discusión

5.4.1 Variabilidad en los parámetros edáficos

Los pastizales artificiales, por ser de origen antrópico, se encuentran en terrenos que previamente fueron escogidos para la agricultura o para el pastoreo con base en diferentes criterios, como la cercanía al poblado y la poca pendiente, entre otros parámetros que definen la accesibilidad. Por ello, los PA se encuentran en áreas con diferentes características geomorfológicas y en las que originalmente había otros tipos de vegetación, generalmente la selva baja caducifolia o el bosque ribereño, pero nunca sabana, la cual no ha sido sustituida por pastizal artificial y se encuentra generalmente en las crestas de los lomeríos. Tales antecedentes en los sistemas les confiere ciertos atributos a sus suelos.

Las características edáficas, tal como se ve reflejado en la vegetación, tienen cierta variación al interior de cada sistema. En el caso de los PA dicha variación es más grande que la de las sabanas, lo cual está relacionado con la historia de uso. Por ejemplo, su pedregosidad puede estar conformada por material de roca madre que aflora, por material de origen fluvial o por material originado por depósitos. En cambio, en las sabanas la pedregosidad se debe al material parental que aflora y que se está intemperizando *in situ*.

5.4.2 Clasificación de sitios

Si se realiza un análisis de todos los parámetros edáficos por separado, la comparación no es clara debido a la gran variación que existe en los PA; de hecho, solamente el pH fue significativamente más ácido en las sabanas que en los PA. Sin embargo, de la clasificación basada en los parámetros topográficos, geomorfológicos y edáficos, se obtienen conjuntos de sitios que indican ciertas condiciones ambientales, particularmente cuando se incluye la altitud, que es una variable asociada fuertemente al grado de incidencia del viento.

En la clasificación se separan de manera clara los sitios de sabana y de PA, aunque en este último grupo se encuentra un sitio de sabana (S1), que de esa comunidad fue el que tuvo la altitud más baja. En el grupo de las sabanas se encuentra un subgrupo conformado por todas las sabanas de pequeña extensión,

mientras que en el siguiente subgrupo se colocaron los sitios que se encuentran en los parches de gran extensión. Esto sugiere que los procesos se ven influenciados por el tamaño de la comunidad, no importando si son los más norteños, en donde la humedad es mayor. Por otro lado, en el grupo de los PA se distingue un subgrupo compuesto por los sitios que se encuentran al sur de Nizanda, principalmente asociados a planicies de inundación, mientras que el otro subgrupo quedó conformado por los sitios que se encuentran al norte del poblado cercanos a lechos de río. Cabe destacar que los subgrupos de PA no están determinados por el tamaño de los sitios, sino más bien por el tipo de vegetación que les antecedió. El subgrupo que se encuentra al norte de Nizanda se conforma por pastizales que resultaron del desmonte de selva baja caducifolia y selva mediana (asociada a lecho de río), a la vez que los que se encuentran al sur están todos asociados a bosque ribereño.

5.4.3 Disponibilidad de agua y sus implicaciones para la colonización

La disponibilidad de agua es el principal factor que regula el establecimiento y la supervivencia de las especies en cada hábitat; su papel es esencial debido a la condición estacional de las sabanas neotropicales. Dicha condición determina la variación estacional de la humedad del suelo (Sarmiento, 1983).

Los datos de capacidad de campo obtenidos indican que la disponibilidad de agua es muy baja en ambos sistemas, lo cual puede deberse a los altos porcentajes de pedregosidad y particularmente a que en las sabanas el porcentaje de roca expuesta es alto. Además, hay que considerar que en la mayoría de los sitios de PA el suelo es más profundo que en los de sabana, donde prácticamente no se forma una capa continua. Por ello, los suelos de PA almacenan potencialmente más agua que los suelos de sabana; es decir, que después de las lluvias, las plantas que se encuentran en los PA disponen de agua por más tiempo que las plantas que se encuentran en las sabanas. Es probable que para la germinación de las plantas, tales diferencias no tengan un fuerte efecto debido a que las semillas de las plantas de ambos sistemas son pequeñas, por lo que no requieren de una matriz profunda de suelo para germinar. No obstante, para las

etapas posteriores al establecimiento la baja disponibilidad de agua puede resultar una fuerte factor limitante.

5.4.4 Comparación con otras sabanas

Una característica notable fue que los suelos de las sabanas presentaron un mayor grado de acidez que los de los pastizales artificiales (los cuales en promedio fueron neutros); sin embargo, la acidez de los suelos de los sitios de sabana no es tan fuerte como la registrada en otras sabanas neotropicales (Tabla 5.2). La fuerte acidez es una característica es común en las sabanas neotropicales como resultado de una fuerte lixiviación de bases (Sarmiento, 1983).

Tabla 5.2. Características edáficas en diferentes localidades de sabana en Los Llanos (*) y en sabana y pastizal artificial en Nizanda. Datos de Los Llanos tomados de Sarmiento (1983).

Serie edáfica	Acumulación	Vegetación: especies dominantes	Profundidad (cm)	Textura	pH	Carbon orgánico (%)
Barinas*	Aluvial	S. Estacional <i>Axonopus purpusii</i> <i>Leptochoryphium lanat</i> <i>Trachypogon vestitus</i>	0-13	CR	5.4	0.96
Garza*	Aluvial	S. Estacional <i>Paspalum plicatulum</i> <i>Axonopus purpusii</i> <i>Trachypogon spicatus</i>	0-8	CR	5.2	1.18
Jaboncillo*	Decantación	S hiperestacional <i>Sorghastrum parviflora</i> <i>Andropogon selloanus</i> <i>Leersia hexandra</i>	0-12	CR	5.0	1.03
Boconoito* (Sabana)	Aluvial	S, estacional <i>Leptochoryphium lanat</i> <i>Elyonurus adustus</i>	0-10	CR	4.0	1.10
Nicaragua	Aluvial	S estacional	-	-	4.6	2.1
Nizanda (sabana)	-	S estacional <i>Trachypogon spicatus</i>	0-10	CL,CRA	6.0	3.32 (MO)
Nizanda (PA)	Aluvial	PA <i>Megathyrsus maximum</i>	>10	CRA,CA	7.5	3.66 (MO)

Otra característica que suelen presentar los suelos de las sabanas es la alta concentración de aluminio, la cual tiene efectos tóxicos sobre la vegetación cuando los suelos son ácidos (Sarmiento, 1984). En general, los suelos ferralíticos son los que contienen mayor cantidad de aluminio; dichos suelos se caracterizan por su color que tiende al rojo. En las sabanas de Nizanda hay sitios como S5 y S8 que tienen una coloración café rojiza que puede indicar la presencia de aluminio. Sin embargo, está tendrá que ser demostrado con análisis de laboratorio.

Los suelos de las sabanas de Nizanda no son tan ácidos como los de los Llanos venezolanos, pero aún es posible distinguir que son más ácidos que los de los PA. Otro distintivo es su alta pedregosidad y poca profundidad, lo cual se refleja en la baja capacidad de campo. Tales características edáficas confieren un carácter más restrictivo a las sabanas que a los PA.

5.4.5 Conclusiones

Los resultados de este estudio mostraron que los suelos de las sabanas de Nizanda presentan un porcentaje de pedregosidad mucho mayor que los suelos de los PA. Este carácter, junto con el tipo de geomorfología en el que se desarrollan, determina el hecho de que en los suelos de las sabanas la cantidad de agua disponible es más limitada. En contraste, los PA, además de tener suelos más profundos, se generaron en geoformas que favorecen la disponibilidad de agua aun cuando algunos sitios llegan a tener un porcentaje de pedregosidad alto. Cabe destacar que el pH fue la única variable que difirió significativamente entre las sabanas y los PA, y como en la primera comunidad tuvo valores más bajos, esto implica la posibilidad de toxicidad por aluminio y a su vez una baja disponibilidad de bases para las plantas propias de la sabana.

VI. DISCUSIÓN GENERAL

6.1 Diferencias florísticas entre la sabana y el pastizal artificial de Nizanda

Se encontró una marcada diferencia en la composición de especies entre los sitios de sabana y los de pastizal artificial de la región de Nizanda. Los resultados mostraron que, además de compartir muy pocas especies entre sí (nueve), la composición de las sabanas presenta elementos típicos de este tipo de vegetación en otros sitios de la región neotropical, como *Trachypogon spicatus*, *Byrsonima crassifolia* y *Stylosanthes humilis*, entre otras (Beard, 1953; Sarmiento, 1983). Además, la mayoría de las especies de la sabana no se comparten con otro tipo de vegetación en la región. La composición de PA mostró estar conformada por elementos que, por un lado, se identifican como provenientes de otro tipo de vegetación, generalmente circundante. En primer instancia, se detectaron elementos que fueron introducidos para el uso pecuario como es el caso de *Megathyrsus maximus*, originaria del continente africano (Hernández-X., 1958; Pivello *et al.*, 1999). También se registraron elementos provenientes de selva baja caducifolia; de hecho, especies como *Coursetia caribaea* se presentan frecuentemente en los primeros estados sucesionales de la selva baja caducifolia (Lebrija-Trejos, 2004); es decir, que en los PA se presentan elementos primarios de sucesión. Además, en ellos también se encontraron elementos considerados malezas, como *Tithonia tubiformis* (Espinosa y Sarukhán, 1997). Cabe resaltar que que a nivel de familia las sabanas y los PA también están diferenciados, ya que sólo compartieron cerca de la mitad del total de familias.

La clara diferencia en el número y el tipo de especies que conforman a cada sistema se reflejó en la estructura. Como se discute en el Capítulo III, la mayoría de las especies de sabana son relativamente de talla muy pequeña, lo que permite a su vez que debajo de la cobertura casi continua del pasto dominante (*Trachypogon spicatus*) puedan establecerse un gran número de plantas (López-Olmedo, 2001). En contraste, en los PA las especies son de tallas pequeñas y medianas, ya que incluyen elementos de tipo arbustivo y arbóreo, pero las plantas

no llegan a desarrollar su talla debido a, por una parte, la fuerte presión de la competencia con el pasto dominante (*Megathyrsus maximus*), y por la otra, el pastoreo. Es por ello que los histogramas de frecuencias de alturas y de coberturas (Figuras 3.3 y 3.4) muestran que 60% de las plantas de la sabana no sobrepasan 20 cm² de cobertura ni 4 cm de altura, mientras que en los PA cerca de 75% de las plantas miden entre 10 y 80 cm² de cobertura y 8 a 32 cm de altura.

La riqueza y la diversidad también mostraron notables diferencias entre ambos sistemas. En relación con la estructura descrita para uno de ellos, los valores de riqueza y de diversidad promedio por sitio fueron mayores para las sabanas que para los PA, no así los valores de dominancia, los cuales no difirieron significativamente. El hecho de que los sitios de las sabanas sean más ricos y diversos, pero con un índice de dominancia similar, está relacionado con que en los sitios de PA el recambio de especies es mayor que en las sabanas. Por ejemplo, un sitio de sabana tiene en promedio 34.8 especies y tiene a su vez 11 especies por metro cuadrado, mientras que un sitio de PA tiene por sitio 27.5 especies y un promedio de seis especies por metro cuadrado.

En los párrafos anteriores se demostró que fue posible encontrar características distintivas de las sabanas y de los PA gracias al nivel de detalle con que se muestreó la vegetación (por ejemplo, incluir plantas de 0.5 cm de altura); muy probablemente tales características no se habrían detectado con un muestreo diseñado para una vegetación más arbustiva. Si bien se han hecho estudios detallados de la composición florística de algunas sabanas (Puig, 1972; Reyes y Zamora, 1973), las características estructurales han recibido poca atención debido a que la escala de análisis no lo permite (Vázquez et al., 1995), y porque muchas veces se considera que las sabanas están compuestas por un solo estrato herbáceo y ocasionalmente uno arbustivo o arbóreo (Rzedowski, 1981; Sarmiento, 1983).

En México, la sabana es cada vez menos reconocida como tipo de vegetación primaria debido a su gran parecido con los pastizales artificiales y a que también son usadas para actividades pecuarias (Sarukhán, 1968; Gómez-Pompa, 1978; Rzedowski, 1981; Leopold, 1990). Sin embargo, es posible que con

una caracterización detallada de la composición florística y la estructura se pueda hacer una clasificación para las sabanas mexicanas, en las que sea posible distinguir a las sabanas perturbadas, y a su vez diferenciarlas de los pastizales artificiales, clasificándolas con ayuda de estudios ecológicos y de historia de uso.

6.2 Características de las semillas de sabana y de pastizal artificial, y las historias de vida de sus plantas

Aunque la expansión vegetativa predomina en las plantas herbáceas, la reproducción sexual sigue siendo el medio que genera variabilidad y permite la colonización a mayores distancias (Grime, 1982). La intención de analizar la dispersión y la germinación de las especies de sabana y de PA, y no la expansión vegetativa, fue para averiguar por qué en la región de Nizanda las sabanas casi no presentan especies pertenecientes a otros tipos de vegetación, principalmente de la vegetación secundaria, la cual se ubica relativamente cerca y el ganado que las pastorea también transita por las zonas de sabana (Pérez-García, 2001; López-Olmedo, 2001).

Los resultados del tamaño mostraron en general que las semillas descritas son pequeñas y que no hubo diferencias significativas entre las de sabana y las de PA. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que el número de especies analizadas fue muy limitado y es por ello que la variabilidad no permitió distinguir patrones de tamaños de semillas. Esta variabilidad observada en los PA se relaciona con que en dicha comunidad se presenta un mosaico de especies con distintas formas de crecimiento y que una parte de ellas proviene de otro tipo de vegetación aledaña. Los síndromes de dispersión tampoco difirieron entre los dos sistemas, y si bien la mayoría se asocia a un tipo de dispersión eólica, algunas especies presentaron el síndrome acantócoro (semillas con excrescencias en forma de espinas; Danserau y Lems, 1957), lo cual sugiere una dispersión por animales. Es importante recalcar que en las semillas descritas no se encontró un síndrome de dispersión especializado, lo cual implicaría que no hay fuertes restricciones para dispersión de las semillas en estos sistemas. Un factor que puede estar modificando la dispersión es la herbivoría efectuada por el ganado (Janzen, 1984).

Respecto a las características germinativas tampoco hubo una diferencia significativa entre las semillas provenientes de sabana y las de PA. De manera general se pudo detectar que las semillas germinan en un lapso corto de tiempo (< 30 días), lo que sugiere que las especies responden a algún tipo de restricción. En el caso de las sabanas, tal restricción puede ser la disponibilidad de agua (debido a la alta predregosidad del suelo), lo cual nos permite catalogar a sus plantas como tolerantes. Por otro lado, una parte de las plantas de los PA son anuales, por lo que sus semillas tienen que germinar en poco tiempo, y otras son perennes que provienen de una vegetación arbórea, donde las plantas compiten por agua y por luz; de esta manera, en los PA se presentan especies que se pueden catalogar como ruderales y otras como competidoras tolerantes a las restricciones (Grime, 1982). Cabe mencionar que es probable que las semillas que no germinaron en la prueba preliminar estén sujetas a un tipo de latencia, y que su tiempo de geminación tenga lugar un año después, como se ha reportado para algunas especies de sabana como *Trachypogon spicatus* (Baskin y Baskin, 1998).

Los patrones de germinación observados en las semillas muestran que la mayoría de ellas germinan de manera continua. Este carácter puede indicar que dichas especies producen semillas con diferentes grados de deshidratación, lo cual permite que por cierto tiempo las semillas germinen de manera constante. Esto les permite asegurar que algunas o varias de sus semillas germinen en condiciones favorables, buscando así la máxima supervivencia de plántulas (Monasterio y Sarmiento, 1976). Es probable que el patrón continuo sea común para las sabanas, mientras que para los PA se puede esperar que no haya un patrón predominante debido a la heterogeneidad en el tipo de especies que los componen.

Además de los patrones de germinación, otro indicativo de las estrategias de colonización fueron los índices de germinación calculados, y su relación con los valores de importancia de las especies. Por ejemplo, *Tithonia tubiformis* que tiene una capacidad de germinación media y una alta producción de semillas, ocupa el 6° lugar en importancia en los PA, lo cual refleja su éxito reproductivo y de colonización, considerando que es una especie anual. Por el contrario, *Calliandra*

juzepczukii, que también presenta una CG media, tiene una baja producción de semillas y sin embargo ocupa el lugar 13 en importancia en las sabanas, lo que puede indicar que dicha especie perenne produce un número limitado de plántulas, pero con un alto grado de supervivencia.

Con la discusión de los párrafos anteriores es posible proponer que las sabanas y los pastizales artificiales son tipos de vegetación que, aunque pudieran confluir fisonómicamente, tienen historias diferentes: Es posible establecer incluso una similitud de los pastizales artificiales con las sabanas africanas, en las cuales la limitante más importante para el crecimiento es causada por la fuerte herbivoría, mientras que en las sabanas americanas, que en el pasado geológico también fueron sometidas a herbivoría por grandes mamíferos, actualmente se encuentran limitadas por la disponibilidad de agua y de los nutrientes en el suelo (Sarmiento, 1983; Kellman, 1984, 1989).

6.3 Condiciones hídricas del suelo y su efecto restrictivo para el establecimiento

La pedregosidad influye directamente en la capacidad de retención de agua del suelo (Romero 1989; Siebe *et al.*, 1996; Singh *et al.* 1998), y cuando alcanza porcentajes elevados genera otro tipo de restricciones. En las sabanas la pedregosidad fue mayor que en los sitios de PA; su estado (de afloramiento de roca madre) es también una limitante para el crecimiento de raíces, ya que son rocas de gran tamaño. Esto, aunado a que las sabanas se encuentran en geofomas (predominantemente cimas) en las que la escorrentía y la lixiviación son mayores, conforman elementos muy restrictivos para las plantas. El caso contrario sucede en los PA, que si bien llegan a tener un porcentaje de pedregosidad importante, éste proviene de material ya fragmentado (lo cual no sería una limitante fuerte para las raíces); además, se encuentran en geofomas donde el proceso principal es la acumulación y en donde hay una mayor disponibilidad de agua, y es por ello que fueron seleccionados para las actividades pecuarias.

Debido a que las semillas, tanto de sabanas como de PA, son pequeñas, es

muy probable que las restricciones arriba descritas no tengan un efecto muy fuerte para su germinación. Tales semillas, por ser pequeñas, no necesitan de mucho espacio para germinar, por lo que la pedregosidad no limita el espacio que necesitan; por otro lado, como son semillas que germinan relativamente rápido, la duración de la época de lluvias les puede ser suficiente para germinar, ya sea en el mismo año en que fueron producidas, o hasta la siguiente época de lluvias, cuando las semillas son latentes.

Si bien el ambiente restrictivo de las sabanas no tiene mucha repercusión a nivel de semilla en las plantas, es muy probable que a nivel de plántula o juvenil, sí lo sea, ya que es en estos estadios cuando comienza a hacerse aparentes las diferencias entre la talla máxima que pueden alcanzar las especies. De ser así, es probable que la explicación de la diferencia florística entre sabanas y PA esté fundamentalmente ligada al proceso de establecimiento de las plantas.

6.4 La naturaleza de las sabanas y la variabilidad de los pastizales artificiales

Las sabanas son un tipo de vegetación que ya existía desde antes de la aparición del hombre (van der Hammen, 1983) y su extensión se fue modificando de acuerdo con las fluctuaciones climáticas del Cuaternario (Cox y Moore, 1993; Meave y Kellman; 1994; Hooghiemstra, 1997; Furley, 1999). Sin embargo, con la creciente actividad humana, se han generado sistemas artificiales no sólo del tipo herbáceo (que son los más extendidos), sino también del boscoso, como los pinares cultivados. De esta manera, en la actualidad la dificultad para distinguir los sistemas naturales de los artificiales es particularmente notoria para los pastizales, más aún en regiones donde las sabanas no son muy extensas. En México son pocos los estudios que se han hecho sobre sabanas, debido a que éstas no ocupan grandes extensiones, y a que en la actualidad reciben poco reconocimiento como un tipo de vegetación primaria en el país, aun cuando existen registros de su presencia en épocas precolombinas (Sluyter, 2001).

El reconocimiento de las sabanas como un tipo de vegetación natural permite a su vez entender sus características actuales como el resultado de la

evolución de la vegetación y de sus especies. En las sabanas neotropicales actuales no se presentan grandes mamíferos debido a que se extinguieron en épocas pasadas; por lo tanto, la permanencia actual de estas comunidades se debe a las restricciones edáficas. Finalmente, el reconocer la existencia de las sabanas permite vislumbrar que en la actualidad muchas comunidades se encuentran sujetas a un uso, pero que aun con cierto grado de perturbación pueden conservar los procesos que las distinguen.

Los pastizales artificiales, como se mencionó en la discusión del Capítulo IV, se encuentran en terrenos que fueron seleccionados por su fácil acceso y con características que favorezcan el rápido crecimiento del pasto (suelos profundos; Hernández-X., 1957), pero que por el tipo de vegetación previo y el tipo de uso pueden presentar cierta variabilidad en su composición florística. El régimen de pastoreo, así como el tipo de ganado, es otro factor que influye en las características del pastizal, ya que cuando no es muy intensivo éste permite el establecimiento de otras especies, lo cual genera un aumento de riqueza. No obstante, si el pastoreo es intensivo se genera un decremento en la diversidad debido los efectos del pisoteo de las plantas y el suelo (Singh y Joshi, 1979).

Los pastizales artificiales se crean mediante el desmonte de un terreno boscoso o transformando un terreno de cultivo, y los criterios de selección dependen de su fácil acceso, principalmente (Hernández-X., 1957; McIlroy, 1973; Sanford y Wangari, 1985). En este contexto, es posible identificar a los pastizales artificiales como sistemas totalmente antrópicos en los que los procesos ecológicos que en ellos ocurren están fuertemente regulados por la actividad humana.

6.5 Conclusiones

Las sabanas de la región de Nizanda se diferencian florísticamente de los pastizales artificiales, aun cuando son sistemas relativamente parecidos y sometidos a los mismas perturbaciones. Además, los sitios de sabana tienen una riqueza y diversidad mayores que las de los sitios de PA. Estructuralmente las sabanas se distinguen por poseer un estrato de hierbas graminoides que funge

como dosel, y por un estrato menor similar a un sotobosque compuesto por especies de talla pequeña que llevan a cabo todo su ciclo de vida en este estrato. Por el contrario, la mayoría de las plantas de los pastizales artificiales pertenecen a especies que se encuentran en el estrato herbáceo de manera transitoria, ya que se encuentran en estadio de plántula o juvenil. De manera que, aunque son sistemas que a simple vista pudieran ser parecidos, en ellos se llevan a cabo procesos ecológicos diferentes.

La variabilidad en las características morfológicas y germinativas de las semillas es una evidencia de que las especies de estos sistemas pueden presentar diferentes estrategias reproductivas; principalmente en los PA, ya que presenta especies de crecimiento arbustivo y arbóreo pertenecientes a la selva baja caducifolia, incluyendo acahuales de este tipo de vegetación. Existen restricciones ambientales de tipo edáfico más fuertes en las sabanas que en los PA, al porcentaje de pedregosidad y al pH; el primero junto, con la geoforma, influyen directamente sobre la cantidad de agua disponible en cada sistema.

Es necesario ampliar el estudio de las semillas, tanto en número de especies estudiadas como en el número y tipo de experimentos realizados. Sólo de esta manera será posible descartar o confirmar el hecho de que la restricción hídrica impide, desde la etapa de germinación, la colonización de especies introducidas a las sabanas.

El mejor entendimiento de las sabanas mexicanas en general, y las oaxaqueñas en particular, requiere que se hagan estudios detallados que permitan la identificación de sus características y que proporcionen elementos para juzgar sobre la posibilidad de hacer generalizaciones para este tipo de vegetación en toda su área de extensión. Asimismo, y de manera paralela, es necesario continuar con los estudios acerca de los pastizales artificiales, desde una perspectiva ecológica pero complementada de forma importante con un examen minucioso de su historia de uso. Sin duda, estos estudios nos permitirán ver, cada vez con mayor claridad, las profundas diferencias entre estos dos sistemas vegetales tan parecidos a primera vista.

VI. LITERATURA CITADA

- Anónimo, 1987. *Las Gramíneas de México. Tomo II*. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural. Subsecretaría de Agricultura y Ganadería. Comisión Técnico Consultiva de Coeficientes de Agostadero. México, D.F.
- Anónimo, 1991. *Las Gramíneas de México. Tomo III*. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural. Subsecretaría de Agricultura y Ganadería. Comisión Técnico Consultiva de Coeficientes de Agostadero. México, D.F.
- Anónimo, 1995. *Las Gramíneas de México. Tomo IV*. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural. Subsecretaría de Agricultura y Ganadería. Comisión Técnico Consultiva de Coeficientes de Agostadero. México, D.F.
- Baruch, Z. 1996. Ecophysiological aspects on the invasion by African grasses and their impact on biodiversity and function of neotropical savannas. En: Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva. *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. pp. 61-71. Springer-Verlag, Berlín.
- Baskin, C.C. y J.M. Baskin. 1998. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Berlyn, G. 1972. Seed germination and morphogenesis. En: Kozlowski, T.T. (ed.). *Seed Biology. Volume I*. pp. 223-211. Academic Press, Nueva York.
- Bewley, J. y M. Black. 1994. *Seeds. Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, Nueva York.
- Blydenstein, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology* 48:1-15.
- Bogdan, A. 1997. *Tropical Pasture and Fodder Plants*. Longman, Londres.
- Bourliere, F. y M. Hadley. 1970. The ecology of tropical savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:125-152.
- Bradbeer, J.W. 1994. *Seed Dormancy and Germination*. Blackie Academic and Professional. Londres.
- Brechu-Franco, A.E., R.M Ponce-Salazar, G. Laguna-Hernández y J. Márquez-Guzmán. 2000. Effect of thermal storage on seed coat dormancy and germination of *Ipomoea purpurea* (L.) Roth (Convolvulaceae) seeds. *Phyton* 67:187-194.
- Colín-García, M. 2003. *Evaluación de los Cambios de la Cobertura Vegetal y del*

- Riesgo de las Especies de Plantas en la Región de Nizanda (Oaxaca, México)*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, D.F.
- Côme, D. 1968. Problèmes de terminologie posés par la germination et ses obstacles. *Bulletin de la Société Française de Physiologie Végétale* 14:3-9.
- Danserau P. y K. Lems. 1957. The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions de l'Institut Botanique de L'Université de Montreal* 71:1-52.
- Espinosa, F.J. y J. Sarukhán. 1997. *Manual de Malezas del Valle de México*. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Flenley, J. 1979. *The Equatorial Rain Forest: a Geological History*. Butterworths. Sydney.
- Flores, J. e I. Espejel. 1994. Tipos de vegetación de la península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida.
- Furley, P.A. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation, with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography Letters* 8:223-241.
- Gómez-Pompa, A. 1965. La vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 29:76-120.
- Gómez-Pompa, A. 1978. *Ecología de la Vegetación del Estado de Veracruz*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos A.C., Xalapa.
- González-Zertuche, L. y A. Orozco-Segovia. 1996. Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58:15-30.
- González-Zertuche, L., A. Orozco-Segovia y C. Vázquez-Yanes. 1999. El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 73-81.
- Grime, P. 1982. *Estrategias de Adaptación de las Plantas*. Limusa, México, D.F.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, J. Laborde y S. Castillo. 1994. Vegetación y flora de potreros en la Sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Botanica Mexicana* 28:1-27.

- Guevara, S., J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Potreros y Ganadería. En: González, E., R. Dirzo y R. Vogt. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, pp. 43-58. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Gupta R.K. y R.S. Ambasht. 1979. Use and management. En: K.C. Misra (Subed.). Part IV. Tropical Grasslands. Coupland, R.T. (ed.). *Grassland Ecosystems of the World: Analysis of Grassland and Their Uses*. pp. 241-244. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harper, J.L. 1977. *The Population Biology of Plants*. Academic Press. Londres.
- Hernández-X., E. 1957. Los pastizales mexicanos. En: Beltrán, E. (ed.). *Mesas Redondas sobre Problemas Agropecuarios*. pp 1-78. Instituto Mexicano de Recursos Renovables, México, D.F.
- Hernández-X., E. 1958. Los zacates más importantes para la ganadería en México. *Agricultura Técnica en México* 1:46-48.
- Harmond, J.E., J.E. Smith y J.K. Park. 1961. Harvesting the seeds of grasses and legumes. En: Stefferud, A. (ed.). *Seeds, the Year Book of Agriculture*. pp. 181-188. United States Department of Agriculture, Washington, D.C.
- Hoffmann, W. 2000. Post-establishment seedling success in the Brazilian Cerrado: a comparison of savanna and forest species. *Biotropica* 32:62-69.
- Jackson, G. 1974. Cryptogeal germination and other seedling adaptations to the burning of vegetation in savanna regions: the origin of the pyrophytic habit. *New Phytologist* 73:771-780.
- Janzen, D.H. 1984. Dispersal small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist* 123:338-353.
- Khurana, E. y J. Singh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28:39-52.
- Kellman, M. 1984. Synergistic relationships between fire and low soil fertility in Neotropical savannas: a hypothesis. *Biotropica* 16:158-160.
- Kellman, M. 1985. Forest seedling establishment in Neotropical savannas: transplant experiments with *Xylopia frutescens* and *Calophyllum brasiliense*. *Journal of Biogeography* 12:373-379.
- Kellman, M. 1989. Mineral nutrient dynamics during savanna-forest transformation in Central America. En: Proctor, J. (ed.). *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystem*. pp. 137-151. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

- Kellman, M. y K. Miyanishi. 1982. Forest seedling establishment in Neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography* 4:193-206.
- Kotowski, W. 1926. Temperature relations to germination vegetable seed. *Proceedings of the American Society of Horticultural Science* 23:176-184.
- Kozlowski, T.T. y C.R. Gunn. 1972. Importance and characteristics of seeds. En: Kozlowski, T.T. (ed.). *Seed Biology. Volume I.* pp. 1-21. Academic Press. Nueva York.
- Lance G.N. y W.T. Williams. 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. *Computer Journal* 9:373-380.
- Leopold, A. 1990. *Fauna Silvestre de México: Aves y Mamíferos de Caza*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. Fauna Silvestre de México. México, D.F.
- López-Olmedo, L. 2001. *Estructura y Composición Florística de las Sabanas de la región de Nizanda y Chivela, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lebrija-Trejos, E. 2004. *Secondary Succession in a Tropical Dry Forest of Southern Mexico*. Tesis de Maestría. Wageningen University. Wageningen, Holanda.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer Verlag, Berlín.
- McIlroy, R. 1972. *Introducción al Cultivo de los Pastos Tropicales*. Limusa. México, D.F.
- Medina E. y J.F. Silva. 1991. Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of a low nutrient availability. En: Werner, A. (ed.). *Savanna Ecology and Management: Australian Perspectives and Intercontinental Comparisons*. pp. 59-69. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Miranda, F. 1952. *La Vegetación de Chiapas*. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez.
- Miranda, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. En: Beltrán, E. (ed.). *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*. pp. 215-271. Instituto Mexicano de Recursos Renovables, México, D.F.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:1-179.

- Monasterio, M. y G. Sarmiento. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savannah and the semideciduous forest of the Venezuela llanos. *Journal of Biogeography* 3:325-356.
- Murali, K.S. 1997. Patterns of seed size, germination and seed viability of tropical tree species in southern India. *Biotropica* 29:271-279.
- Murphy, J.A., S.L. Murphy y H. Samaranyake. 2000. Soil physical constraints and plant growth interactions. En: Wilkinson, R.E. (ed.). *Plant Environment Interactions*. pp. 387-406. Marcel Dekker, Nueva York.
- Osuna-Fernández, R., A.E. Brechu-Franco y G. Laguna-Hernández. 2000. Effect of light conditions and controlled desiccation of *Sicyos deppei* (Cucurbitaceae) fruits on germination and seed hardness. *Phyton* 67:5-12.
- Pérez-García, E.A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 56:19-88.
- Pérez-García, E.A. 2002. *Enclaves de Vegetación Xerofítica en Regiones Mésicas: Caracterización, Análisis de su Diversidad Florística e Importancia en el Mantenimiento de Floras Xerofíticas*. Tesis de Maestría en Ecología Básica, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Pivelo, V.R., V.M.C Carvalho, P.F. Lopes, A.A. Peccinini y S. Roso. 1999. Abundance and distribution of native and alien grasses in a "Cerrado" (Brazilian savanna) biological reserve. *Biotropica* 31:71-82
- Puig, H. 1972. *La sabana de Huimanguillo, Tabasco, México*. Memorias de Symposia del I Congreso Latinoamericano y V Mexicano de Botánica. *Sociedad Botánica de México*. México, D.F.
- Ramírez, F. 1999. *Flora y Vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ramírez, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25:46-60.
- Reyes, R. y C. Zamora. 1973. Estudio de una sabana de montaña localizada en las estribaciones de la Sierra Madre del Sur. *Ciencia Forestal* 70:36-64.
- Richards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest*. 2a ed. Cambridge University Press. Cambridge.
- Rieley J. y S. Page. 1990. *Ecology of Plant Communities*. Longman. Londres

- Rogler, G.A., H.H. Rampton y M.D. Atkins. 1961. The production of grass seeds. En: Stefferud, A. (ed.). *Seeds, The Year Book of Agriculture*. pp. 163-171. United States Department of Agriculture. Washington, D.C.
- Romero, B. 1989. *Semillas, Biología y Tecnología*. Mundi-Prensa. Madrid.
- Russel, P.G. y A.F. Musil. 1961. Plants must disperse their seeds. En: Stefferud, A. (ed.). *Seeds, The Year Book of Agriculture*. pp. 80-88. United States Department of Agriculture. Washington, D.C.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F.
- Salisbury, 1942. *The Reproductive Capacity of Plants*. Bell & Sons, Londres.
- Sanford, W. y E. Wangari. 1985. Tropical grasslands: dynamics and utilization. *Nature and Resources* 21:12-27.
- Sarmiento, G. 1983. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge.
- Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in Tropical America. En: Golley, F.B. y E. Medina (eds.). *Tropical Ecological Systems. Trends in Terrestrial and Aquatic Research*. pp. 223-250. Springer-Verlag, Nueva York.
- Sarukhán, J. 1968. Los tipos de vegetación arbórea en la zona cálido-húmeda de México. En: Pennington T.D. y J. Sarukhán. *Árboles Tropicales de México. Manual para la Identificación e Campo de los Principales*. pp. 3-46. Instituto Nacional de investigaciones Forestales y FAO, Roma.
- Siebe, C., Jahn, R. y K. Stahr. 1996. *Manual para la Descripción Ecológica de Suelos en Campo*. Publicación Especial 4. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C., Chapingo, Edo. de México.
- Silva, J.F. 1996. Biodiversity and stability in tropical savannas. En: Solbrig, O.T., E. Medina y J.F., Silva (eds). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Proceses*. pp.161-171. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Singh, H. y B.M. Johri. 1972. Development of gymnosperm seeds. En: Kozlowski, T.T. (ed.). *Seed Biology. Volume I*. pp. 22-69. Academic Press, Nueva York.
- Singh, J.S. y M.C. Joshi, 1979. Primary production. En: K.C. Misra (Subed.). Part IV. Tropical Grasslands. Coupland, R.T. (ed.). *Grassland Ecosystems of the World: Analysis of Grassland and Their Uses*. pp. 197-218. Cambridge University Press, Cambridge.

- Singh, J.S., D.G. Milchunas y W.K. Lauenroth. 1998. Soil water dynamics and vegetation patterns in a semiarid grassland. *Plant Ecology* 134:77-89.
- Sluyter, A. 2001. Ganadería española y cambio ambiental en las tierras bajas tropicales de Veracruz. En: Hernández, L. (ed.). *Historia Ambiental de la Ganadería en México*. pp. 25-40. Instituto de Ecología A.C., Xalapa.
- Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva. 1996. Biodiversity and tropical savanna properties: a global view. En: Mooney, H., J. Cushman, E. Medina, O. Sala y E. Schulze (eds.). *Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective*. pp.185-211. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Solbrig, O.T. 1998. Ecological constraints in savannas. En: Solbrig, O.T. (ed.). *The World's Savannas*. UNESCO. París.
- SPP. 1981. *Atlas Nacional del Medio Físico*. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F.
- SPP-INEGI. 1985. Juchitán E15-10 D15-1. Carta de Efectos Climáticos Regionales Mayo-Octubre 1:250,000. Secretaria de Pogramación y Presupuesto – Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.
- SPP-INEGI. 1985. Juchitán E15-10 D15-1. Carta de Efectos Climáticos Regionales Noviembre-Abril 1:250,000. Secretaria de Pogramación y Presupuesto – Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.
- Van der Hammen, T. 1983. The paleoecology and palaeogeography of savannas. En: Bourlière, F. (ed.). *Tropical Savannas*. pp. 19-35. Elsevier, Amsterdam.
- Van Tongeren, O.F.R. 1995. Cluster analysis. En: Jongman, R.H.G., C.J.F. ter Braak y O.F.R. van Tongeren (eds.). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. pp. 174-212. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vázquez, A., R. Cuevas, T. Cochrane, H. Itis, F. Santana y L. Guzmán. 1995. *Flora de Manantlán*. Universidad de Guadalajara – IMECBIO/University of Wisconsin-Madison, Guadalajara.
- Vázquez-Yanes, C. 1974. *Estudios sobre Ecofisiología de la Germinación en una Zona Cálido Húmeda de México*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Vázquez-Yanes, C. y J.R. Toledo. 1989. El almacenamiento de semillas en la conservación de especies vegetales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 49:61-69.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4ª ed., Prentice Hall, Upper Saddle River.

APÉNDICE I

Valores de Importancia Relativa (VIR), cobertura y frecuencia de las especies encontradas en los sitios de pastizal artificial. La nomenclatura de las familias esta acorde con la utilizada por Pérez-García et al. (2001) para la flora de Nizanda.

Especie	Familia	F (%)	C (m ²)	VIR
<i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B.K.Simon et S.W.C.Jacobs	Poaceae	60	43.3909	33.135
Poaceae sp01	Poaceae	40	13.6210	11.436
<i>Desmodium glabrum</i> Mill.	Leguminosae	53.33	12.1124	11.037
Asteraceae sp01	Asteraceae	53.33	11.2641	10.447
<i>Antigonon flavescens</i> S.Watson	Polygonaceae	53.33	8.2047	8.317
<i>Tithonia tubiformis</i> (Jacq.) Cass.	Asteraceae	46.67	4.8442	5.652
<i>Mentzelia aspera</i> L.	Loasaceae	60	2.3787	4.587
<i>Melochia tomentosa</i> L.	Sterculiaceae	40	3.6081	4.466
Desconocida sp04	Desconocida	66.67	1.4577	4.272
<i>Coursetia caribaea</i> (Jacq.) Lavin	Leguminosae	66.67	1.4235	4.248
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	Leguminosae	13.33	4.5140	3.794
<i>Setaria grisebachii</i> E.Fourn.	Poaceae	53.33	1.4700	3.629
Fabaceae sp01	Leguminosae	60	0.8408	3.517
<i>Callisia multiflora</i> (M.Martens et Galeotti) Standl.	Commelinaceae	60	0.7991	3.488
<i>Urochloa fasciculata</i> (Sw.) R.D.Webster	Poaceae	40	1.9178	3.289
<i>Aeschynomene americana</i> L.	Leguminosae	33.33	2.2863	3.220
Desconocida sp02	Desconocida	46.67	1.3384	3.212
<i>Turnera ulmifolia</i> L.	Turneraceae	26.67	2.7373	3.208
<i>Acalypha pseudalopecuroides</i> Pax	Euphorbiaceae	46.67	1.0668	3.023
<i>Rhynchosia minima</i> (L.) DC.	Leguminosae	46.67	0.8521	2.873
<i>Boerharvia coccinea</i> Mill.	Nyctaginaceae	33.33	1.7781	2.866
<i>Waltheria indica</i> L.	Sterculiaceae	46.67	0.3107	2.496
<i>Melochia</i> aff. <i>nodiflora</i> Sw.	Sterculiaceae	46.67	0.0980	2.348
<i>Rhynchelitrum repens</i> (Willd.) C.E.Hubb.	Poaceae	13.33	2.4193	2.335
<i>Merremia quinquefolia</i> (L.) Halier f.	Convolvulaceae	33.33	0.7886	2.178
<i>Adenophyllum aurantium</i> (L.) Strother	Asteraceae	40	0.3111	2.171
<i>Polanisia viscosa</i> (L.) DC.	Capparaceae	40	0.2938	2.159
Desconocida sp09	Desconocida	26.67	1.2136	2.148
Acanthaceae sp01	Acanthaceae	13.33	2.0341	2.067
<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S.Irwin et Barneby	Leguminosae	20	1.2865	1.873
<i>Ipomoea lutea</i> Hemsl.	Convolvulaceae	26.67	0.5827	1.709
<i>Melochia pyramidata</i> L.	Sterculiaceae	26.67	0.4721	1.632
<i>Abutilon</i> sp01	Malvaceae	26.67	0.3574	1.552
<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier	Convolvulaceae	20	0.7121	1.473
Poaceae sp02	Poaceae	13.33	1.0765	1.401
<i>Panicum parcum</i> Hitchc. et Chase	Poaceae	6.67	1.3804	1.287
<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. et Arn.) K.Schum.	Apocynaceae	20	0.4159	1.267
<i>Gronovia scandens</i> L.	Loasaceae	20	0.3537	1.223

Especie	Familia	F (%)	C (m ²)	VIR
<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	Malvaceae	20	0.3200	1.200
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Leguminosae	20	0.2535	1.154
<i>Senna</i> sp01	Leguminosae	20	0.1549	1.085
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M.Hern.	Leguminosae	20	0.1454	1.078
Solanaceae sp02	Solanaceae	20	0.1067	1.051
Malvaceae sp01	Malvaceae	20	0.0999	1.047
Desconocida sp11	Desconocida	13.33	0.5250	1.017
Desconocida sp07	Desconocida	20	0.0300	0.998
<i>Croton pseudoniveus</i> Lundell	Euphorbiaceae	13.33	0.4265	0.948
<i>Diphysa macrophylla</i> Lundell	Leguminosae	13.33	0.3944	0.926
<i>Kallstroemia</i> sp01	Zygophyllaceae	13.33	0.3530	0.897
Desconocida sp12	Desconocida	13.33	0.3298	0.881
<i>Galactia striata</i> Jacq. (Urb.)	Leguminosae	13.33	0.3016	0.861
Asteraceae sp02	Asteraceae	6.67	0.6833	0.801
<i>Arrabidaea</i> sp01	Bignoniaceae	13.33	0.2124	0.799
<i>Herissanthia crispa</i> (L.) Brizicky	Malvaceae	13.33	0.0494	0.686
<i>Spermacoce confusa</i> Rendle	Rubiaceae	13.33	0.0321	0.674
<i>Heliotropium</i> sp01	Boraginaceae	13.33	0.0262	0.670
<i>Boerharvia erecta</i> L.	Nyctaginaceae	13.33	0.0239	0.668
<i>Brickellia difusa</i> (Vahl) A.Gray	Asteraceae	13.33	0.0179	0.664
<i>Oxalis</i> sp01	Oxalidaceae	13.33	0.0119	0.660
Desconocida sp13	Desconocida	6.67	0.2168	0.477
<i>Mansoa himenaea</i> (DC.) A.H.Gentry	Bignoniaceae	6.67	0.1976	0.463
Desconocida sp06	Desconocida	6.67	0.1910	0.459
<i>Priva lapulacea</i> (L.) Pers.	Verbenaceae	6.67	0.1824	0.453
<i>Adenocalyma inundatum</i> C.Mart. ex DC.	Bignoniaceae	6.67	0.0978	0.394
<i>Turnera diffusa</i> Willd. ex Schult.	Turneraceae	6.67	0.0965	0.393
<i>Indigofera jamaicensis</i> Spreng.	Leguminosae	6.67	0.0827	0.383
<i>Leucaena lanceolata</i> S.Watson	Leguminosae	6.67	0.0628	0.369
Fabaceae sp02	Leguminosae	6.67	0.0613	0.368
<i>Zinnia</i> aff. <i>flavicomma</i> (DC.) Olorode et A.M.Torres	Asteraceae	6.67	0.0565	0.365
Desconocida sp05	Desconocida	6.67	0.0397	0.353
<i>Manfreda pubescens</i> (Regel et Ortigies) Verh.-Will. ex Piña	Agavaceae	6.67	0.0375	0.352
Desconocida sp10	Desconocida	6.67	0.0341	0.349
<i>Capraria biflora</i> L.	Scrophulariaceae	6.67	0.0314	0.348
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	Convolvulaceae	6.67	0.0302	0.347
<i>Chamaesyce ophtalmica</i> (Pers.) D.G. Baruch	Euphorbiaceae	6.67	0.0265	0.344
<i>Jaquinia</i> sp01	Theophrastaceae	6.67	0.0173	0.343
<i>Dalechampia scandens</i> L.	Euphorbiaceae	6.67	0.0173	0.343
<i>Tabebuia</i> sp01	Bignoniaceae	6.67	0.0187	0.339
Solanaceae sp01	Solanaceae	6.67	0.0176	0.338
Desconocida sp01	Desconocida	6.67	0.0173	0.338
Asteraceae sp03	Asteraceae	6.67	0.0128	0.335
<i>Lonchocarpus</i> aff. <i>lineatus</i> Pittier	Leguminosae	6.67	0.0123	0.334
<i>Lonchocarpus</i> aff. <i>lanceolatus</i> Benth.	Leguminosae	6.67	0.0092	0.332
<i>Cyperus rotundus</i> L.	Cyperaceae	6.67	0.0173	0.331

Especie	Familia	F(%)	C (m ²)	VIR
Desconocida sp03	Desconocida	6.67	0.0060	0.330
<i>Haplophyton cimidium</i> A.DC.	Apocynaceae	6.67	0.0047	0.329
<i>Cordia inermis</i> (Mill.) I.M.Johnst.	Boraginaceae	6.67	0.0035	0.328
Desconocida sp08	Desconocida	6.67	0.0028	0.328
Asclepiadaceae sp01	Asclepiadaceae	6.67	0.0022	0.327
<i>Krameria revoluta</i> O. Berg	Krameriaceae	6.67	0.0021	0.327
Desconocida sp14	Desconocida	6.67	0.0016	0.327
<i>Commelina rufipes</i> Seub.	Commelinaceae	6.67	0.0014	0.327
Asteraceae sp04	Asteraceae	6.67	0.0011	0.326

APÉNDICE II

Valores de Importancia Relativa (VIR), cobertura y frecuencia de las especies encontradas en los sitios de sabana (Datos tomados de López-Olmedo, 2001). La nomenclatura de las familias esta acorde con la utilizada por Pérez-García et al. (2001) para la flora de Nizanda.

Especie	Familia	F (%)	C (m ²)	VIR
<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	Poaceae	95	101.1389	53.27
<i>Chamaechrista hispidula</i> (Vahl) H.S.Irwin et Barneby	Leguminosae	90	6.8526	6.04
<i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth. ex S.Watson	Poaceae	15	10.9000	5.88
<i>Calea urticifolia</i> (Mill.) DC.	Asteraceae	80	6.6965	5.67
<i>Bouteloua repens</i> (Kunth) Scribner et Merr.	Poaceae	75	6.5582	5.46
<i>Bulbostylis vestita</i> (Kunth) C.B.Clarke	Cyperaceae	75	5.1100	4.74
<i>Turnera diffusa</i> Willd. ex Schult.	Turneraceae	100	2.9360	4.38
<i>Oxalis</i> sp. 01	Orchidaceae	100	0.4028	3.11
<i>Rhynchospora colorata</i> (L.) H.Pfeiffer	Cyperaceae	65	2.3200	3.05
<i>Polygala variabilis</i> Kunth	Polygalaceae	95	0.5549	3.04
<i>Borreria suaveolens</i> G. Mey.	Rubiaceae	80	1.3799	3.02
<i>Tephrosia nitens</i> Benth.	Leguminosae	65	2.2492	3.02
<i>Calliandra juzepczukii</i> Standl.	Leguminosae	40	3.6635	2.99
<i>Paspalum pectinatum</i> Nees	Poaceae	25	4.4456	2.95
<i>Stylosanthes humilis</i> Kunth	Leguminosae	60	2.1147	2.80
<i>Zornia megistocarpa</i> Mohlenbr.	Leguminosae	90	0.2746	2.76
Fabaceae sp. 31	Leguminosae	80	0.7457	2.70
<i>Polygala serpens</i> S.F.Blake	Polygalaceae	85	0.3261	2.64
Malvaceae sp. 07	Malvaceae	85	0.0758	2.51
<i>Schizachyrium brevifolium</i> (Sw.) Nees ex Buse	Poaceae	70	0.8003	2.44
<i>Metastelma multiflorum</i> S.Watson	Asclepiadaceae	65	1.0110	2.40
<i>Thrasya robusta</i> Hitch. et Chase	Poaceae	55	1.5500	2.38
<i>Aeschynomene paniculata</i> Willd. ex Vogel	Leguminosae	75	0.3734	2.37
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Malpighiaceae	40	1.9416	2.13
Campanulaceae sp. 01	Campanulaceae	65	0.3824	2.08
Asclepiadaceae sp. 07	Asclepiadaceae	15	3.2086	2.04
Convolvulaceae sp. 04	Convolvulaceae	65	0.2037	1.99
<i>Eriosema crinitum</i> (Kunth) G.Don	Leguminosae	50	1.0528	1.98
<i>Borreria</i> sp01	Rubiaceae	60	0.4651	1.98
<i>Chamaechrista serpens</i> (L.) Greene	Leguminosae	15	2.8325	1.85
<i>Oxalis</i> sp. 02	Oxalidaceae	60	0.1641	1.83
<i>Krameria revoluta</i> O.Berg	Krameriaceae	25	1.9477	1.70
<i>Chamaesyce ophtalmica</i> (Pers.) D.G.Baruch	Euphorbiaceae	35	1.1508	1.59

Especie	Familia	F(%)	C (m ²)	VIR
Boraginaceae sp. 04	Boraginaceae	45	0.5405	1.58
<i>Ageratum</i> sp. 01	Asteraceae	35	1.1101	1.57
<i>Pseudosmodingium multifolium</i> Rose	Anacardiaceae	10	2.4976	1.54
<i>Macroptilium gracile</i> (Poepp. ex Benth.) Urb.	Leguminosae	35	1.0149	1.53
<i>Diodia teres</i> Walter	Rubiaceae	40	0.6163	1.47
<i>Polygala longicaulis</i> Kunth	Polygalaceae	45	0.0889	1.35
<i>Chamaechrista flexuosa</i> (L.) Greene	Leguminosae	30	0.9004	1.32
<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B.Clarke	Cyperaceae	40	0.2560	1.29
<i>Digitaria hitchcockii</i> (Chase) Stuck.	Poaceae	15	1.7050	1.29
<i>Galactia argentea</i> Brandegee	Leguminosae	25	1.0413	1.25
<i>Bulbostylis juncoides</i> (Vahl) Kük. ex Osten	Cyperaceae	35	0.4500	1.24
<i>Waltheria indica</i> L.	Sterculiaceae	25	0.9943	1.22
Polygalaceae sp. 02	Polygalaceae	40	0.0484	1.19
<i>Pectis saturejoides</i> (Mill.) Sch.Bip.	Asteraceae	30	0.6028	1.17
<i>Psidium</i> sp. 01	Myrtaceae	30	0.4920	1.12
<i>Borreria verticilata</i> (L.) G.Mey.	Rubiaceae	35	0.1761	1.11
<i>Alophia drummondii</i> (Graham) R.C.Foster	Iridaceae	35	0.0267	1.03
<i>Crotalaria pumila</i> Ortega	Leguminosae	30	0.2604	1.00
<i>Tephrosia nicaraguensis</i> Oerst.	Leguminosae	20	0.7343	0.95
<i>Mimosa goldmanii</i> B.L.Rob.	Leguminosae	20	0.7030	0.93
Leguminosae sp. 32	Leguminosae	10	1.2186	0.90
<i>Aristida adscensionis</i> L.	Poaceae	20	0.6105	0.89
<i>Wedelia acapulcencis</i> Kunth var.				
<i>tehuantepecana</i> (B.L.Turner) Strother	Asteraceae	20	0.5446	0.85
<i>Porophyllum punctatum</i> (Mill.) S.F.Blake	Asteraceae	25	0.1813	0.82
<i>Andropogon cirratus</i> Hack.	Poaceae	25	0.1700	0.81
Leguminosae sp. 35	Leguminosae	5	1.2346	0.76
Desconocida sp. 66	Desconocida	25	0.0130	0.73
<i>Crotalaria sagitalis</i> L.	Leguminosae	20	0.2928	0.73
<i>Zornia reticulata</i> Sm.	Leguminosae	20	0.0898	0.63
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	Convolvulaceae	20	0.0464	0.61
Acanthaceae sp. 01	Acanthaceae	10	0.6180	0.60
Desconocida sp. 70	Desconocida	20	0.0185	0.59
<i>Polygala leptocaulis</i> Torr. et Gray	Polygalaceae	20	0.0075	0.59
<i>Paspalum centrale</i> Chase	Poaceae	10	0.5500	0.57
<i>Mimosa skinneri</i> Benth.	Leguminosae	10	0.4597	0.52
Asteraceae sp. 15	Asteraceae	10	0.4236	0.50
<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray	Boraginaceae	15	0.1157	0.49
<i>Waltheria conzantii</i> Standl.	Sterculiaceae	15	0.0938	0.48
<i>Buchnera pusilla</i> Kunth	Scrophulariaceae	15	0.0690	0.47
Desconocida sp. 74	Desconocida	15	0.0651	0.47
Asclepiadaceae sp. 06	Asclepiadaceae	15	0.0336	0.45
Desconocida sp. 77	Desconocida	5	0.5027	0.40

Espece	Familia	F(%)	C (m ²)	VIR
<i>Chamaesyce villifera</i> (Scheele) Small	Euphorbiaceae	10	0.1486	0.37
<i>Zephyranthes nelsonii</i> Greenm.	Amaryllidaceae	5	0.3682	0.33
<i>Russelia</i> sp. 01	Scrophulariaceae	10	0.0518	0.32
<i>Infigofera lezpedezioides</i> Kunth	Leguminosae	10	0.0469	0.32
<i>Panicum parcum</i> Hitchc. et Chase	Poaceae	10	0.0450	0.31
Leguminosae sp. 38	Leguminosae	10	0.0419	0.31
<i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.	Poaceae	10	0.0400	0.31
Desconocida sp. 72	Desconocida	5	0.3153	0.30
<i>Aristida jorullensis</i> Kunth	Poaceae	10	0.0156	0.30
<i>Polygala paniculata</i> L.	Polygalaceae	10	0.0132	0.30
<i>Ipomoea capillacea</i> (Kunth) G.Don	Convolvulaceae	10	0.0116	0.30
<i>Diphysa</i> sp. 01	Leguminosae	10	0.0071	0.30
Leguminosae sp. 34	Leguminosae	10	0.0033	0.29
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Bixaceae	10	0.0017	0.29
<i>Cuphea</i> sp01	Lytraceae	10	0.0008	0.29
Polygalaceae sp. 05	Polygalaceae	10	0.0015	0.29
<i>Zinnia</i> sp. 01	Asteraceae	5	0.1576	0.22
<i>Sida aggregata</i> C.Presl	Malvaceae	5	0.1429	0.22
Leguminosae sp. 33	Leguminosae	5	0.1418	0.22
Malvaceae sp. 10	Malvaceae	5	0.1305	0.21
<i>Melampodium sericeum</i> Lag.	Asteraceae	5	0.1028	0.20
Poaceae sp. 01	Poaceae	5	0.1000	0.20
<i>Croton repens</i>	Euphorbiaceae	5	0.0822	0.19
<i>Zamia loddigesii</i> Miq. var. <i>spartea</i> (A.DC.) Schuster	Zamiaceae	5	0.0800	0.19
<i>Croton yucatanensis</i> Lundell	Euphorbiaceae	5	0.0796	0.19
Polygalaceae sp. 04	Polygalaceae	5	0.0708	0.18
Desconocida sp. 71	Desconocida	5	0.0559	0.17
<i>Hackelochloa granularis</i> (L.) Kuntze	Poaceae	5	0.0550	0.17
<i>Bulbostylis paradoxa</i> (Spreng.) Lindm.	Cyperaceae	5	0.0500	0.17
<i>Chamaesyce blodgettii</i> (Engelm. ex Hitchc.) Small	Euphorbiaceae	5	0.0518	0.17
<i>Espejoa mexicana</i> DC.	Asteraceae	5	0.0457	0.17
<i>Mimosa albida</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	Leguminosae	5	0.0377	0.16
Desconocida sp. 78	Desconocida	5	0.0342	0.16
<i>Hibiscus</i> sp. 01	Malvaceae	5	0.0329	0.16
<i>Urochloa mollis</i> (Sw.) Morrone et Zuloaga	Poaceae	5	0.0300	0.16
Desconocida sp. 73	Desconocida	5	0.0298	0.16
Rubiaceae sp. 01	Rubiaceae	5	0.0297	0.16
Leguminosae sp. 36	Leguminosae	5	0.0259	0.16
<i>Rhynchosia minima</i> (L.) DC.	Leguminosae	5	0.0229	0.16
<i>Metastelma lanceolatum</i> Schltr.	Asclepiadaceae	5	0.0169	0.15
<i>Heliotropium falax</i> I.M.Johnst.	Boraginaceae	5	0.0108	0.15
<i>Melocactus ruestii</i> K.Schum.	Cactaceae	5	0.0113	0.15

Especie	Familia	F(%)	C (m ²)	VIR
Leguminosae sp. 37	Leguminosae	5	0.0094	0.15
<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	Rubiaceae	5	0.0090	0.15
<i>Dalea zimapanica</i> S.Schauer	Leguminosae	5	0.0072	0.15
Desconocida sp. 69	Desconocida	5	0.0071	0.15
Desconocida sp. 79	Desconocida	5	0.0079	0.15
<i>Lantana aff. hirta</i> Graham	Verbenaceae	5	0.0068	0.15
<i>Chamaechrista nictitans</i> (L.) Moench	Leguminosae	5	0.0053	0.15
Desconocida sp. 68	Desconocida	5	0.0055	0.15
Poaceae sp. 02	Poaceae	5	0.0050	0.15
<i>Setaria grisebachii</i> E.Fourn.	Poaceae	5	0.0050	0.15
Desconocida sp. 67	Desconocida	5	0.0020	0.15
<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr.	Poaceae	5	0.0011	0.15
Desconocida sp. 65	Desconocida	5	0.0003	0.15
Desconocida sp. 75	Desconocida	5	0.0002	0.15
Desconocida sp. 76	Desconocida	5	0.0008	0.15
<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	Leguminosae	5	0.0009	0.15
<i>Habenaria trifida</i> Kunth	Orchidaceae	5	0.0003	0.15
<i>Schistophragma pusilla</i> Benth.	Scrophulariaceae	5	0.0007	0.15

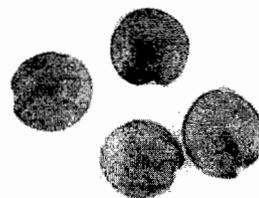
APÉNDICE III

Descripción de las diásporas de especies recolectadas en campo y de las extraídas del material de colección de referencia, tanto de sabana (S) como de pastizal artificial (PS).

ACANTHACEAE

Ruellia inundata Kunth

Semilla escutiforme de contorno obloide de 0.28 ± 0.29 cm de diámetro. Color amarillo a café claro liso, sin ornamentaciones. Rafe ligeramente excrescente que va del hilo, por el margen, casi hasta el lado opuesto del hilo terminando con una protuberancia transparente en forma triangular. (S)



AGAVACEAE

Manfreda pubescens (Regel et Ortgies) Verh.-Will. ex Piña

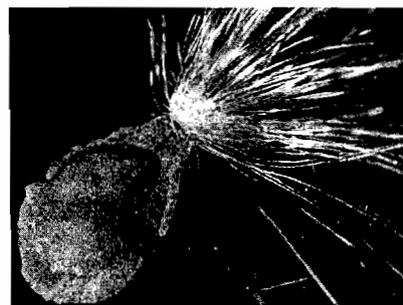
Semilla deltoide con una de las aristas redondeada de 0.48 ± 0.06 cm de ancho y 0.53 ± 0.05 de largo, fuertemente comprimida, color negra, superficie lustrosa con rugosidades, hilo situado en la muesca de una de las aristas. (S)



ASCELPIADACEAE

Marsdenia coulteri Hemsl.

Semilla obovada comprimida de 0.62 ± 0.02 cm de ancho y 0.73 ± 0.02 cm de largo, con un surco medio longitudinal conspicuo hasta la mitad de la longitud total de la semilla, con un ala de 1 mm de ancho que circunda toda la periferia de la semilla haciéndose más ancha en la región del hilo, color café cobrizo. Coma blanca de 1 cm de largo. (PA)

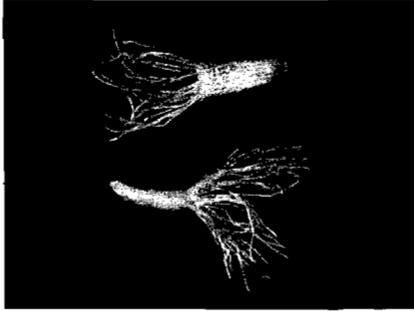


ASTERACEAE

Ageratum microcephalum. Hemsl.

Aquenio obcónico de ápice cuadrado redondeado, de 0.06 ± 0.01 cm de ancho y 0.19 ± 0.02 cm de largo, color café obscuro, con estriaciones lineares a lo largo del aquenio. Vilano anular casi rudimentario de color amarillento. (S)





Brickellia oliganthes Less. (A.) Gray

Aquenios oblanceolados de 0.06 ± 0.02 cm de ancho y 0.28 ± 0.04 cm de largo, ápice obloide, con pubescencia, color crema a café claro con líneas a lo largo. Vilano conformado por pelos blanquecinos y caedizos. (S)



Calea urticifolia (Mill.) DC.

Aquenio obcónico a obpiramidales de ápice ampliamente elíptico de color café obscuro de 0.10 ± 0.02 cm de ancho y 0.28 ± 0.05 cm de largo, cubierto de un indumento piloso poco denso, vilano coroniforme con escamas ligeramente aserradas de color amarillo. (S)



Tithonia tubiformis (Jacq.) Cass.

Aquenio obpiramidal cuadrangular a obcónico de ápice elíptico de 0.30 ± 0.01 cm de ancho y 0.64 ± 0.11 cm de largo; de color café claro a café muy obscuro con ornamentaciones de color contrastante que pueden ser manchas o bandas. Vilano coroniforme que cae con la dificultad al frotar, compuesto por escamas simples y un par de escamas aristadas, superficie del fruto cubierta por indumento setoso de color dorado que cae al frotar. (PA)



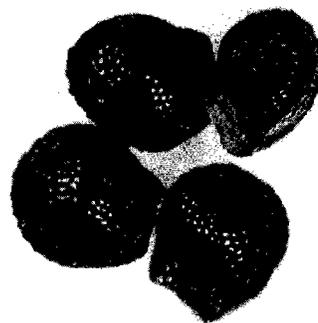
Wedelia acapulcensis Kunth

Aquenio oblanceolado cuadrangular a cilíndrico de 0.14 ± 0.02 cm de ancho y 0.38 ± 0.05 de largo, de color café oscuro de superficie lisa a pilosa, con dos alas a los costados que se ensanchan hacia el ápice formando dos salientes angulares, de color café lisas a pilosas. Vilano formando una cabezuela coroniforme con aristas dos de ellas prominentes. (S/PA)

CACTACEAE

Melocactus ruestii K.Schum.

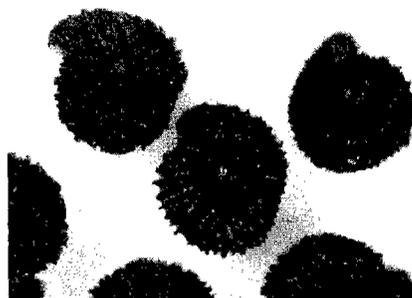
Semillas de contorno obovado, la región del hilo achatada, ligeramente globosas de 0.16 ± 0.02 cm de ancho y 0.16 ± 0.02 cm de ancho, de color negro brillante, superficie con ornamentaciones globulares. (S)



CAPPARACEAE

Polanisia viscosa (L.) DC.

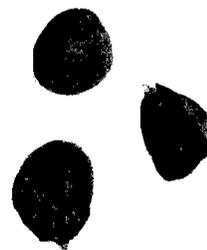
Semillas de contorno circular, obovoide, de 0.18 ± 0.02 cm de ancho y 0.18 ± 0.02 cm de largo; ligeramente comprimidas; de color pardo a café oscuro. Superficie ornamentada con costillas transversales. La semilla puede verse como un cuerpo que se dobla cerca de su eje transversal hasta que sus puntas se tocan. (PA)



CONVOLVULACEAE

Evolvulus sericeus Sw.

Semilla obovada de 0.18 ± 0.02 cm de ancho y 0.24 ± 0.06 cm de largo, comprimida, color liso café claro a oscuro, con una pequeña protuberancia hialina en la región del hilo, superficie lisa con pequeñas excrecencias. (S/PA)



Merremia quinquefolia (L.) Hallier f.

Semilla de contorno obovado a muy ampliamente obovado de 0.34 ± 0.06 cm de ancho y 0.44 ± 0.03 cm de largo, con dos caras casi planas y una convexa, a comprimida por caras formadas por depresiones, superficie con indumento escamoso-reticulado color café claro que cae con dificultad al frotar, sin indumento la semilla se ve café oscura lisa. (PA)





CYPERACEAE

Bulbostylis vestita (Kunth) C.B. Clarke

Aquenios de contorno obovado de 0.07 ± 0.01 cm de ancho y 0.1 ± 0.01 de ancho, con cuatro caras planas a cóncavas o convexas, angosto hacia la base con callo, indumento blanquecino reticular adherido a la semilla, sin indumento color blanquecino hialino, superficie lisa. (S)



Cyperus odoratus L.

Aquenios de contorno obovado o fusiforme de 0.1 ± 0.01 cm de ancho y 0.21 ± 0.07 cm de largo, sección transversal triangular con las caras cóncavas, base con callo poco conspicuo, ápice con una pequeña punta, superficie lisa color café. (PA)



Rhynchospora colorata (L.) H. Pfeiffer

Aquenios de contorno obovado de 0.15 ± 0.02 cm de ancho y 0.26 ± 0.03 de ancho, con cuatro caras planas a cóncavas o convexas, angosto hacia la base con callo, indumento blanquecino reticular adherido a la semilla, sin indumento color blanquecino hialino, superficie lisa. (S)



EUPHORBIACEAE

Croton yucatanensis Lundell

Semillas de contorno obovado de 0.26 ± 0.02 cm de ancho y 0.37 ± 0.03 cm de largo, con dos caras cóncavas divididas por una línea, y una cara amplia convexa, base con un callo blanquecino, color café, superficie rugosa y lustrosa. (S/PA)

LAMIACEAE

Hyptis tomentosa Poit.

Semilla oblonga de 0.1 ± 0.01 cm de ancho y 0.16 ± 0.03 de largo, con dos caras planas y una convexa, base con punta blanquecina, ápice con redondeado, color café claro, superficie coliculada. (S)



LOGANIACEAE

Spiguellia anthelma L.

Semilla de contorno obovado ligeramente deprimido de 0.12 ± 0.01 cm de ancho y 0.19 ± 0.03 cm de largo, con una perforación al centro de la cara ventral y una serie de perforaciones menores alrededor de la perforación central, color café oscuro, superficie acuelada. (S)



LEGUMINOSAE

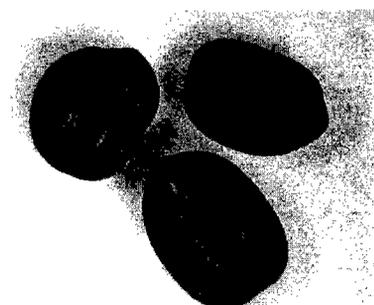
Acacia farnesiana (L.) Willd.

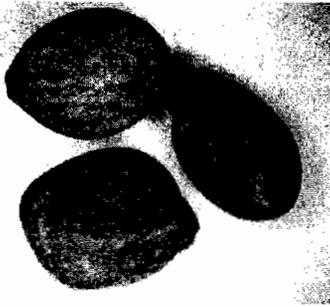
Semillas de contorno obovado u oval de 0.48 ± 0.02 cm de ancho y 0.73 ± 0.07 cm de largo, comprimidas, de color café liso, superficie lisa lustrosa. (PA)



Acacia villosa (Sw.) Willd.

Semillas de contorno obovado u oval de 0.33 ± 0.03 cm de ancho y 0.41 ± 0.06 cm de largo, comprimidas, de color crema a café oscuro, con manchas irregulares. Superficie lisa con una ligera excrescencia en forma de herradura que se abre hacia la zona del hilo. (S)





Calliandra juzepczukii Standl.

Semillas de contorno obovado u oval con algunos ángulos redondeados, de 0.5 ± 0.09 cm de ancho y 0.65 ± 0.05 de largo, comprimidas, de color café claro a café oscuro, con manchas irregulares. Superficie lisa con una ligera excrescencia en forma de herradura que se abre hacia la zona del hilo. (S)



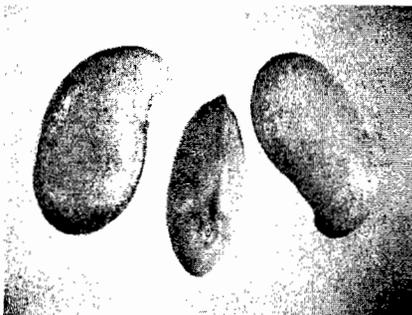
Crotalaria pumila Ortega

Semilla reniforme asimétrica de 0.21 ± 0.01 cm de ancho y 0.18 ± 0.01 cm de largo, fuertemente comprimida con una depresión en cada cara, zona del hilo de contorno en forma de gancho, superficie punticulada lustrosa de color café. (S)



Dalea cartaginensis (Jacq.) J.F. Macbr.

Semilla reniforme asimétrica de 0.2 ± 0.01 cm de ancho y 0.18 ± 0.01 cm de largo, comprimida, contorno de la zona del hilo a manera de muesca con una pequeña hendidura, superficie punticulada lustrosa color verdoso. (S)

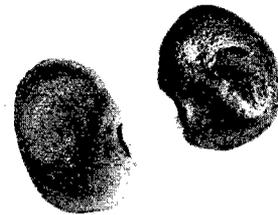


Diphyssa humilis Oerst.

Semilla reniforme asimétrica de 0.63 ± 0.05 cm de ancho y 0.36 ± 0.05 cm de largo, con luna ligera muesca en la zona del hilo de color blanquecino, superficie lustrosa de color amarillento. (S)

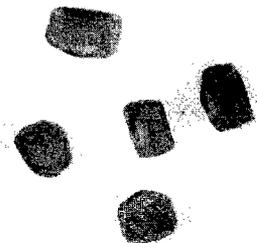
Galactia striata (Jacq.) Urb.

Semilla reniforme de 0.3 ± 0.06 cm de ancho y 0.21 ± 0.03 cm de largo, zona del hilo de color negro con contorno a manera de muesca, de color café a café rojizo, superficie punctulada. (S/PA)



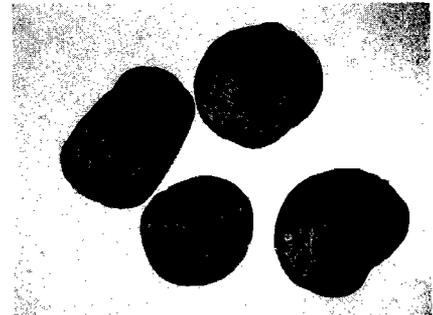
Indigofera lespedezioides Kunth

Semillas globosas a poligonales con algunas de sus caras cóncavas, la región del hilo se encuentra en una de las aristas. De color verde, lisas, sin ornamentaciones, a veces con algunas ligeras manchas color café. (S)



Mimosa goldmanii B.L.Rob.

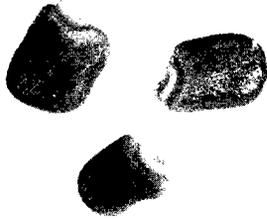
Semillas de contorno obovado u oval de 0.37 ± 0.02 cm de ancho y 0.46 ± 0.08 cm de largo, comprimidas, de color café claro a café oscuro lisas. Superficie punctulada con una ligera excrescencia en forma de herradura que se abre hacia la zona del hilo. (S)



Poiretia punctata (Willd.) Desv.

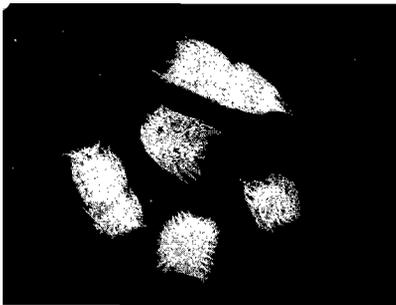
Semilla reniforme a ovalada de 0.14 ± 0.02 cm de ancho y 0.20 ± 0.01 cm de largo, con luna ligera muesca en la zona del hilo de color ámbar, superficie lustrosa punctulada de color verde. (S)





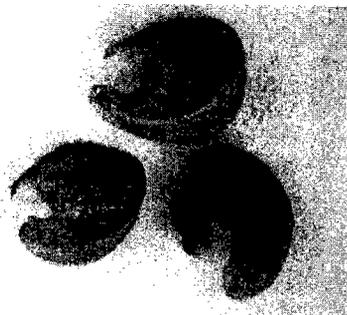
Tephrosia nitens Benth.

Semilla oblonga de 0.18 ± 0.03 cm de ancho y 0.23 ± 0.01 cm de largo, en la base, zona del hilo con un callo blanco, ápice redondeado, color verde, superficie lisa opaca. (S)



Zornia megistocarpa Mohlenbr.

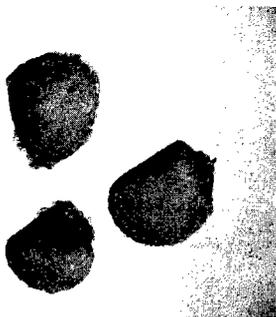
Vaina con lóculos septados que al separarse dan origen a diásporas, conformadas por una sola semilla cubierta de la vaina que difícilmente se quita al frotar, de forma oblongadas con los ángulos redondeados. La diáspora es escamoso de color crema, de 0.20 ± 0.03 cm de largo y 0.24 ± 0.04 cm de ancho. (S)



MALVACEAE

Malvastrum americanum (L.) Torr.

Semillas de contorno arriñonado, aplanadas hacia el hilo y ensanchadas de lado opuesto, de 0.18 ± 0.02 cm de ancho y 0.29 ± 0.03 cm de largo. De color crema con ornamentaciones lineares que van desde la parte ensanchada hacia la región del hilo. En uno de los extremos presenta zona de pilosidad (S)



MYRTACEAE

Psidium hipoglaucum Standl.

Semilla de contorno ampliamente elíptico de 0.32 ± 0.03 cm de ancho y 0.38 ± 0.03 cm de largo, ligeramente comprimida, con una cara plana, zona del hilo con excrecencias membranosas. (S)

POACEAE

Cenchrus pilosus Kunth

Cariopsis de contorno elíptico, ligeramente comprimido, de 0.15 ± 0.01 cm de ancho y 0.23 ± 0.03 cm de largo, embrión marcado desde la base hasta la mitad del largo del fruto, ápice fusiforme, color blanquecino opaco, superficie lisa. (PA)



Digitaria sp.

Cariopsis de contorno elíptico, ligeramente comprimido, de 0.26 ± 0.02 cm de ancho y 0.17 ± 0.03 cm de largo, embrión marcado desde la base ocupando aproximadamente una cuarta parte del largo del fruto de color más oscuro que el resto del fruto, color blanquecino opaco, superficie lisa. (S)



Eragrostis hondurensis R.W.Pohl

Cariopsis de contorno elíptico, ligeramente comprimido, de 0.04 ± 0.01 cm de ancho y 0.07 ± 0.01 cm de largo, embrión marcado desde la base hasta la mitad del largo del fruto, ligeramente más oscuro que el resto del fruto, color ambar hialino, superficie lisa. (PA)



Paspalum centrale Chase

Cariopsis de contorno elíptico, en sección transversal con una cara ligeramente cóncava y el lado opuesto convexo casi formando una arista, de 0.17 ± 0.03 cm de ancho y 0.22 ± 0.02 cm de largo, callo blanquecino en la base, color café oscuro liso, superficie punticulada lustrosa. (S)





Schyzachyrium sanguineum (Retz.) Alston
Cariopsis de contorno elíptico cubierta por un velamen transparente, ligeramente comprimido, de 0.15 ± 0.01 cm de ancho y 0.23 ± 0.03 cm de largo, embrión marcado desde la base hasta la mitad del largo del fruto, ápice fusiforme, color amarillento casi hialino, superficie lisa. (S)



SCROPHULARIACEAE

Russelia retrorsa Greene

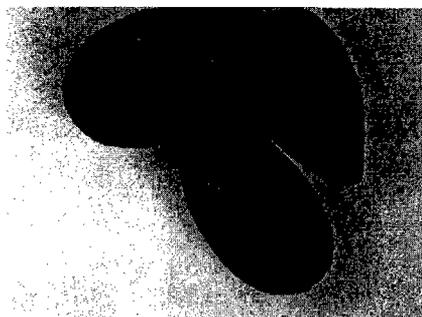
Semilla de contorno elíptico a circular, de 0.03 ± 0.01 cm de ancho y 0.03 ± 0.01 cm de largo, color café oscuro opaco, superficie rugosa. (S)



STERCULIACEAE

Melochia tomentosa L.

Semilla de contorno deltoide a casi piramidal asimétrico, base aguda, de 0.15 ± 0.01 cm de ancho y 0.22 ± 0.01 cm de largo, color café oscuro, superficie con costillas que corren a lo largo de la semilla. (S)



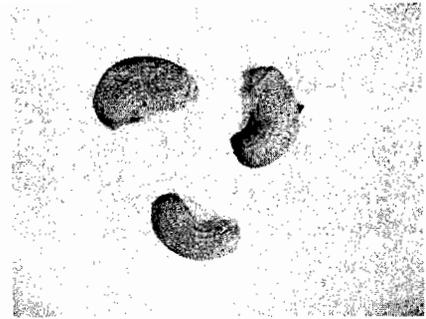
Waltheria conzatii Standl.

Semilla obovada a ovada, de 0.49 ± 0.04 cm de ancho y 0.72 ± 0.49 cm de largo, globosa, de color negro opaco. Con una fisura en la región del hilo de color blanquecino. (S/PA)

TURNERACEAE

Turnera diffusa Willd. ex Schult.

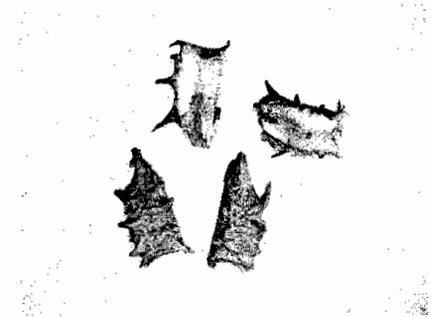
Semilla arriñonada de 0.15 ± 0.01 cm de ancho y 0.22 ± 0.02 cm de largo, zona del hilo a manera de protuberancia blanquecina, superficie reticulada en bandas que corren a lo largo de las semilla, color amarillo claro lustrosa. (S)



VERBENACEAE

Priva lapulacea (L.) Pers.

Semilla de contorno fusiforme con cuatro caras, de 0.18 ± 0.01 cm de ancho y 0.40 ± 0.03 cm de largo, una cara, color verdoso, con dos hileras de excrecencias a manera de espinas, las otras tres caras, de color blanquecino, de superficie con textura puntiforme. (PA)



Stachytarpheta albiflora DC. ex Shauer

Semillas de contorno oblanceolado, de 0.13 ± 0.01 cm de ancho y 0.6 ± 0.08 cm de largo, con una cara aplanada de color blanquecino de textura verrugosa, de la superficie de color café oscuro a casi negro. Hacia la parte más afilada con ornamentaciones a manera de ondulaciones transversales en la superficie oscura de la semilla. (S)

