



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Heterogeneidad del banco de semillas en campos
agrícolas de la región de Nizanda (Oaxaca), México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

CLAUDIA FLORES RODRÍGUEZ



**FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL
CASTILLO**

2008



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.

DEDICATORIAS

A mi mamá por cobijarme siempre con su cariño incondicional, por ser una luz en mi camino, por su dedicación, lucha, apoyo, tiempo y amistad.

A mi papá por su fortaleza, ideas y principios, por enseñarme a trabajar y seguir siempre adelante.

A Gloria por su protección, ayuda y por siempre estar conmigo.

A Arturo por ser mi mejor amigo y por caminar junto a mí.

A mis abuelos, aunque ya no están conmigo, por todas sus enseñanzas y su sabiduría.

A las familias Flores Ilescas y Rodríguez Flores por que no tendría historia sin ellos.

A Lizzette y Alejandra por la enorme sorpresa de su amistad, y por mostrarme el verdadero significado de esa palabra.

A Liliana, Janette, Linda y Kahorik por no soltar mi mano aún en los tiempos difíciles.

A mis amigos Alfredo, Gaby Magui, Carlos, Lalo, Itzel, Billy, Gerardo, Abril, Mónica, Cony, Tania, Gaby y Xico por hacerme el camino más leve y divertido.

A Rufo, Pomposo, Pelusa, Camilo y Lucas por esperarme siempre con una gran sonrisa y por llenarme de alegría.

A Nizada ne Nexicho guixhi sicaru.

AGRADECIMIENTOS

AL Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por aceptar dirigir esta tesis, por su paciencia y ayuda, por darme una nueva oportunidad, por permitirme formar parte de su equipo de trabajo, y sobre todo por inculcarme el amor a las plantas y a la ecología.

A mis sinodales, los Drs., Zenón Cano, Silvia Castillo, Eduardo Pérez y Alicia Brechu por sus correcciones y sugerencias que permitieron enriquecer esta tesis.

A Edwin Lebrija por ser el autor intelectual de este trabajo.

Al equipo de trabajo del Laboratorio de Ecología. Especialmente agradezco a Marco Romero por su enorme paciencia y su infinita ayuda en los asuntos de cómputo, a Oswaldo Núñez por su orientación con el levantamiento en campo de los suelos. También agradezco a Edgar, Hugo, Yuriana y Marcela sus comentarios, orientación y ayuda.

A Alejandra Mena por sus incontables ocurrencias que hicieron toda la realización de la tesis una experiencia invaluable.

A Alberto Gallardo por acompañarme desde el inicio hasta la conclusión de este trabajo, de tal forma que me es difícil imaginar su realización sin la presencia de él.

A la familia Reyes Manuel por su hospitalidad en Nizanda. Particularmente a Clau por su calidez y por hacerme sentir como en casa.

A los Srs. Juan Toledo, Gaspar Toledo, Antonio Morales, Gildardo Núñez, Julián Ríos, Antonio de León, Marcelo Cruz, Severino Gómez, Ricardo Moya, Isafas Cruz y Bartolino Reyes por permitirnos trabajar en sus campos agrícolas.

A Gerardo Cervantes, Iván Hernández, Omar Becerra, Rodrigo González y Gerardo Reyes por su ayuda en el trabajo en campo.

Al Dr. Héctor Benavides por su amabilidad al permitirnos trabajar en uno de los invernaderos del INIFAP, así como al Ing. Francisco Camacho por el apoyo brindado y la supervisión en el trabajo de germinación en dicho invernadero.

A Lizzette, Abril, Rochi, Billy, Gaby, Carlos, Itzel, Armando y Vicente por sus múltiples contribuciones en este trabajo.

A Eduardo Pérez, Beatriz González y Ramiro Valencia por la determinación taxonómica de las plantas encontradas en el banco de semillas.

La Dirección General de Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México otorgó financiamiento para la realización de este estudio a través de los proyectos PAPIIT IN221503-3 e IN216007-3, incluyendo una beca para la terminación de estudios, así como una beca para la realización de la tesis. El estudio también recibió apoyo financiero del CONACYT a través del proyecto CONACYT-SEMARNAT-2002-C01-0267.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Presentación del estudio	1
1.2 Sucesión secundaria	2
1.3 Banco de semillas	3
1.3.1 Definición y dinámica del banco de semillas	3
1.3.2 Estrategias en el banco de semillas	5
1.4 Banco de semillas en campos agrícolas	8
1.5 Planteamiento del problema e hipótesis	10
1.6 Objetivos	11
II. ZONA DE ESTUDIO	12
2.1 Localización y descripción geográfica	12
2.2 Agroecosistemas	13
2.3 Vegetación secundaria derivada de SBC	14
III. MÉTODOS	15
3.1 Selección de los sitios de muestreo	15
3.2 Muestreo	16
3.3 Germinación	17
3.4 Análisis de datos	18
3.4.1 Composición florística	18
3.4.2 Diversidad y dominancia	18
3.4.3 Comparación entre sitios con suelo diferente y entre épocas de muestreo	19
3.4.4 Similitud entre distintos campos agrícolas	19
3.4.5 Clasificación	19

IV. RESULTADOS	20
4.1 Comparación de los sitios	20
4.2 Descripción general del banco de semillas en los campos agrícolas	22
4.3 Comparación del banco de semillas entre sitios con distinto tipo de suelo	24
4.4 Patrón temporal de la germinación durante los experimentos	31
4.5 Comparación del banco de semillas entre épocas de muestreo	33
4.6 Comparación del banco de semillas entre sitios con distinto tipo de suelo y época de muestreo	38
4.7 Similitud entre los campos agrícolas	38
4.8 Clasificación de los campos con la integración de los datos de ambos muestreos	40
4.9 Tiempo de uso vs. características del banco de semillas	42
V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	44
5.1 Patrón temporal de la germinación	44
5.2 Tamaño y composición del banco de semillas	44
5.3 Formas de crecimiento	45
5.4 Heterogeneidad del banco de semillas	46
5.4.1 Efecto del tipo de suelo	46
5.4.2 Efecto del tiempo de uso de los campos	47
5.5 Cambios temporales del banco de semillas durante la época de secas	48
5.6 Conclusiones	49
LITERATURA CITADA	51
APÉNDICE I	57
APÉNDICE II	60

Resumen

El sistema de roza, tumba y quema utilizado en las actividades agrícolas elimina la vegetación original del lugar, por lo cual el banco de semillas puede ser un mecanismo de regeneración importante al inicio de la sucesión. A partir de estudios en varias localidades se ha sugerido que el tipo de suelo de los campos agrícolas es un factor determinante de las características del banco de semillas. En este estudio se analizó el efecto de la heterogeneidad ambiental (edáfica) sobre la composición y el tamaño del banco de semillas, así como el efecto temporal (entre la época de lluvias y la época de secas) en las características del banco de semillas en campos agrícolas de una región tropical estacionalmente seca del sur de México. Se hicieron dos muestreos de suelo, al final de la época de lluvias y en la época de secas. Los campos agrícolas estudiados difieren en sus condiciones edáficas: cuatro presentan suelos arenosos con alta pedregosidad, cuatro son limosos (suelos negros) y cuatro son arcillosos (suelos rojos). Se recolectaron 20 muestras de suelo por campo (8 cm de diámetro × 4.5 cm de profundidad). Para promover la germinación de las semillas las muestras de suelo se colocaron en charolas en un invernadero. En total se registraron 4,522 plántulas de 40 morfoespecies. Las especies más abundantes fueron *Melanthera nivea*, *Rhynchelytrum repens*, *Waltheria indica*, *Amaranthus scariosus*, *Digitaria bicornis* y *Cenchrus pilosus*. Las hierbas fueron la forma de crecimiento predominante (> 80% de la riqueza total). El patrón de variación del banco de semillas no mostró ninguna relación con las características edáficas de los campos agrícolas. Por el contrario, las características de este banco parecen estar determinadas por el tiempo de uso de los campos agrícolas, variable que no fue controlada en el estudio. La riqueza específica del banco de semillas de los campos fue mayor en la época de seca que en la de lluvias, pero la época del año no afectó significativamente la densidad ni el índice de diversidad (H'); sin embargo, se observó una mayor acumulación de semillas y un aumento de la diversidad durante la época de seca. Estos resultados indican que en el banco de semillas se presenta un aumento en su densidad y riqueza, así como en la diversidad, durante la época de seca, justo antes de que inicie la época propicia para la germinación.

Abstract

In tropical dry forest the slash-and-burn system used in agricultural activities eliminates the original vegetation of the place, thus the seed bank is potentially an important regeneration mechanism at early sucesional stages. Previous studies have suggested that soil type of agricultural fields determines to a large extent seed bank characteristics. In this study the effect of the edaphic and temporal heterogeneity on seed bank's composition and density in agricultural fields in a seasonally dry tropical region of southern Mexico was analyzed. Soil samples were taken for the rainy and the dry seasons, with the objective to evaluate the changes occurring in the seed bank from tome of harvest to the moment when the successional process would begin. The studied agricultural fields differed in edaphic conditions: four sites had sandy soils with large stoniness, four had limy (black) soils, and four had soils with a high clay content (red soils). Twenty samples were taken by field (8 cm in diameter \times 4.5 cm deep). Samples from each season were placed in a greenhouse to promote seed germination. A total of 4,522 seedlings representing 40 species were recorded. The most abundant species were *Melanthera nivea*, *Rhynchelytrum repens*, *Waltheria indica*, *Amaranthus scariosus*, *Digitaria bicornis* and *Cenchrus pilosus*. Herbs were the prevailing growth form (> 80% of total species). No clear pattern of variation in the seed bank related to the edaphic characteristics in the studied fields was observed. Inversely, seed bank characteristics appear to be associated to the duration of field utilization, a variable that was not controlled in the study. Species richness of the seed bank was larger in the dry season, but seed density and diversity did not vary significantly between seasons. However, a larger seed accumulation and increment in diversity were observed in the dry season. These results suggest that seed bank increases in size, composition and diversity of some species in the dry season, just before the onset of the favorable season for seed germination.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del estudio

La selva baja caducifolia (*sensu* Miranda y Hernández-X., 1963), o bosque tropical caducifolio (*sensu* Rzedowski, 1978), es un tipo de vegetación tropical que se caracteriza por la pérdida de follaje en la estación seca del año, la cual dura entre cinco y ocho meses. Por definición, el intervalo de altura del dosel para las comunidades vegetales de este tipo es de 5 a 15 m. En México este bosque se presenta entre 0 y 1,900 m de altitud (Walter, 1977; Rzedowski, 1978; Vickery, 1987). A la selva baja caducifolia (SBC) corresponde más de 40% del área tropical del mundo (Murphy y Lugo, 1986) y alrededor de 60% en México (Trejo y Dirzo, 2000). Se estima que originalmente este tipo de vegetación ocupaba alrededor de 14% del territorio nacional; a inicios del siglo XXI sólo 23% de la extensión original de la SBC queda intacta, lo que equivale a 3.5% de la superficie total del país (Trejo y Dirzo, 2000).

Las comunidades de SBC del país han sido alteradas por diversas actividades humanas, principalmente por la ganadería y la agricultura. El aumento en las poblaciones humanas y su necesidad de producir alimentos han tenido como consecuencia una enorme apertura de campos agrícolas en las regiones de SBC (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998). Otros factores que parecen influir en la conversión de SBC a campos agrícolas son la baja estatura de los árboles, lo cual facilita el aclareo, además de que las malezas que suelen competir con los cultivos agrícolas son menos agresivas en bosques secos que en bosques húmedos (Murphy y Lugo, 1986). Algunos campos agrícolas son abandonados al cabo de uno o varios ciclos de prácticas agrícolas de roza, tumba y quema, de acuerdo con la productividad de éstos. El abandono se debe a la pérdida de nutrientes por la erosión del suelo, principalmente de carbono, calcio, nitrógeno, fósforo, potasio, magnesio y sodio (Ewel *et al.*, 1981; Maass *et al.*, 1988). Una vez que un campo es abandonado por lo general ocurre un proceso de sucesión secundaria.

En Nizanda (Oaxaca), sitio de estudio del presente trabajo, se desarrolla un proyecto de investigación encaminado a analizar la sucesión secundaria por medio de una cronosecuencia que cubre un periodo de más de 40 años. Entre los resultados de este proyecto se encontró que los campos agrícolas derivados de SBC y con distinto tiempo de abandono podrían tener diferentes rutas sucesionales (Lebrija-Trejos, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Es posible que estas diferencias en la regeneración existan desde el principio del proceso sucesional. Como las

distintas prácticas agrícolas llevadas a cabo en los campos de cultivo generalmente eliminan la vegetación original del lugar, incluyendo raíces y tocones, el banco de semillas podría jugar un papel importante al inicio de la sucesión (Skoglund, 1992; Kennard *et al.*, 2002). El planteamiento de este trabajo es que las diferencias en las rutas regenerativas de los sitios sucesionales podrían estar asociadas por la heterogeneidad del contenido de semillas en el suelo. Debido a que esta heterogeneidad puede estar asociada a las diferentes condiciones edáficas, se analizó la variabilidad del banco de semillas de campos agrícolas con distinto tipo de suelo. También se estudiaron los cambios en el banco de semillas desde la cosecha del cultivo en los campos agrícolas, hasta el momento en que podrían germinar las semillas del banco si los campos fueran abandonados.

1.2 Sucesión secundaria

La sucesión es un proceso de cambios en la vegetación que ocurren de forma unidireccional en respuesta a una alteración natural o humana (Odum, 1959, 1969; Horn, 1974; Gómez-Pompa y Ludlow, 1976; Krebs, 1978). Los ecólogos reconocen dos tipos de sucesión, de acuerdo con las condiciones iniciales, conocidos como sucesión primaria y sucesión secundaria (Odum, 1959; Drury y Nisbet, 1973; Krohne, 1998; Stiling, 2002). La sucesión primaria por lo general se lleva a cabo cuando un sitio carece totalmente de suelo y de propágulos de plantas, por lo que el establecimiento de la vegetación se da después de que se haya desarrollado el sustrato, normalmente después de un período de tiempo largo. En contraste, la sucesión secundaria es un proceso que tiene lugar en sitios que presentan suelo y elementos bióticos, a partir de los cuales se recupera la vegetación de manera más rápida relativamente.

Las rutas sucesionales que siguen las diferentes comunidades vegetales dependen de las distintas estrategias de regeneración natural de las plantas (Grime, 1982). En los campos agrícolas son comunes las siguientes estrategias regenerativas al inicio de la sucesión secundaria: (1) rebrotes a partir de tocones y raíces que sobrevivieron a la tala y la quema, que surgen después del disturbio (Miller y Kauffman, 1998; Lebrija-Trejos, 2004); (2) germinación de semillas diseminadas por el viento, el agua o los animales (lluvia de semillas; Ramírez-Marcial y González-Espinosa, 1992; Kennard *et al.*, 2002); y (3) germinación de semillas que permanecieron en el suelo después del disturbio (banco de semillas; Ewel *et al.*, 1981; Hyatt y Casper, 2000; Kennard *et al.*, 2002; Luzuriaga *et al.*, 2005). Esta última estrategia constituye el

tema de interés de este trabajo.

A causa de que los espacios alterados por las actividades humanas, como la agricultura, suelen tener extensiones considerables, se introducen factores limitantes que afectan el proceso de sucesión (Uhl *et al.*, 1988; Meli, 2003). Ejemplos de ello son el decremento en la dispersión de semillas conforme aumenta la distancia del sitio alterado a la vegetación original (Chapman y Chapman, 1999; Holl, 1999; Wijdeven y Kuzee, 2000), y la disminución en la densidad de semillas del banco de semillas conforme aumenta la distancia al bosque, haciendo que el banco de semillas esté dominado por pastos y hierbas (Wijdeven y Kuzee, 2000; Cubiña y Aide, 2001). El proceso de sucesión en sitios alterados por actividades humanas también varía con el clima, las características del suelo, la historia de uso del sitio y la vegetación circundante (Ewel *et al.*, 1981; Khurana y Singh, 2001; Meli, 2003; Burgos y Maass, 2004).

Particularmente, algunos estudios han sugerido que la germinación de semillas provenientes del banco es el mecanismo de regeneración más común en sitios sometidos al fuego intenso (Kennard, 2002) o en regiones de SBC que están perturbadas por actividades agrícolas (Skoglund, 1992), ya que generalmente en estos sitios la vegetación original es eliminada, incluyendo las raíces y los tocones. Sin embargo, también hay evidencia de que pocos individuos germinan al principio de la sucesión, ya que existen muy pocos propágulos (Uhl *et al.*, 1981) y que en las primeras etapas del proceso sucesional el banco de semillas contribuye en gran medida al establecimiento de especies herbáceas y poco al de especies leñosas (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Miller, 1999, Lemenih y Teketay, 2006). Estos hallazgos contradictorios muestran la necesidad de desarrollar más investigaciones sobre este tema.

1.3 Banco de semillas

1.3.1 Definición y dinámica del banco de semillas

Se conoce como ‘banco de semillas’ al conjunto de semillas viables que se encuentran enterradas o sobre el suelo. Estas semillas no han germinado debido a que están en un estado de reposo metabólico o de latencia (Harper, 1977; Thompson y Grime, 1979; Grime, 1982; Simpson *et al.*, 1989; Dalling, 2002). Como se revisó en el apartado anterior, el banco de semillas constituye una estrategia regenerativa a partir de la cual puede recuperarse la vegetación. El banco de semillas varía espacial y temporalmente debido a las constantes entradas y salidas de semillas (Fig. 1). Dicha dinámica controla la composición y el tamaño del banco de semillas en un momento dado

(Harper, 1977; Simpson *et al.*, 1989).

La entrada de semillas está determinada por su dispersión local, la cual ocurre principalmente de forma pasiva por medio de la liberación de las semillas, o por el fuego, el agua, el viento y los animales. Las semillas también pueden provenir de fuentes distantes; el agua, el viento y los animales son importantes medios de dispersión a larga distancia (Simpson *et al.*, 1989). La salida de semillas ocurre por la germinación de éstas en respuesta a determinados estímulos ambientales como el agua, la temperatura, la luz, el oxígeno, y a estímulos químicos. La salida de semillas del banco también es provocada por el enterramiento profundo de las semillas, la dispersión secundaria, y la muerte por senectud o a causa de depredadores y patógenos (Garwood, 1989; Simpson *et al.*, 1989; Dalling, 2002).

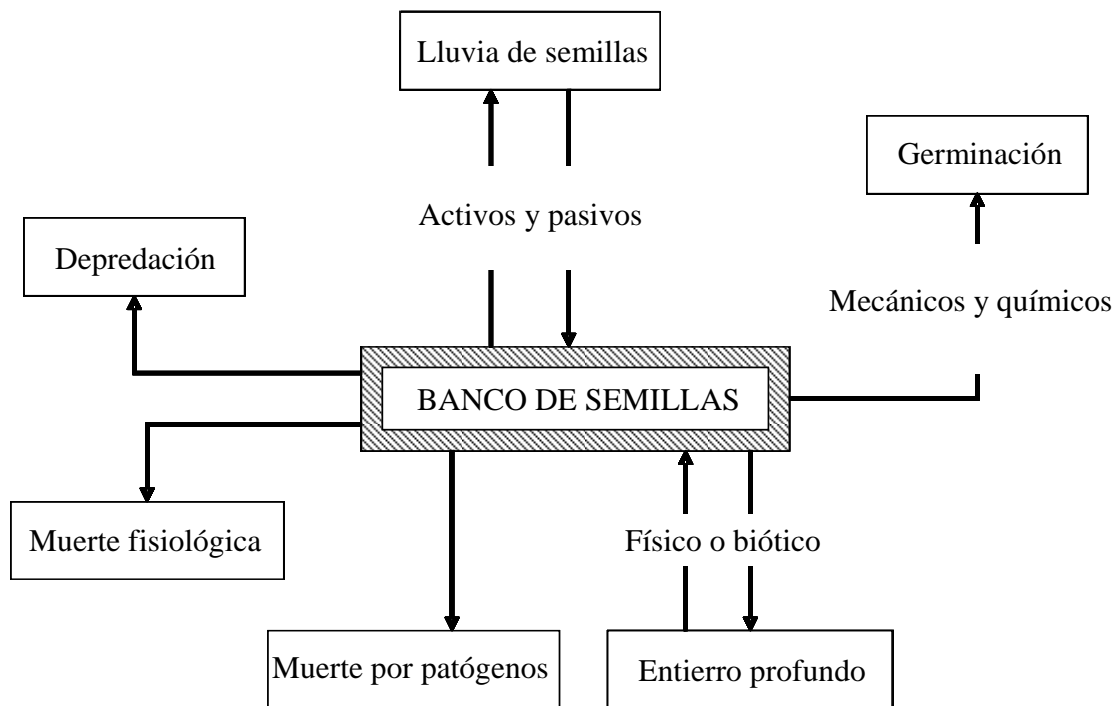


Figura 1. Dinámica del banco de semillas en el suelo. Modificado de Simpson (1989).

Los patrones temporales del banco de semillas son el resultado de la relación de las fluctuaciones ambientales con la producción de semillas, la dispersión y la germinación de las distintas especies (Parker *et al.*, 1989). Distintos autores han observado ciclos de entradas y salidas de semillas de forma estacional, registrando una mayor acumulación de semillas durante

la época seca en sistemas tropicales (Garwood, 1983; Dalling *et al.*, 1998; Pérez y Santiago, 2001). Esto puede deberse a que algunas semillas se dispersan en la estación lluviosa y permanecen latentes durante la estación seca, y aunque las semillas de otras especies son dispersadas en la época de secas, éstas no germinan y permanecen latentes hasta la época de lluvias (Garwood, 1983).

1.3.2 Estrategias en el banco de semillas

La latencia presentada por algunas semillas les permite sobrevivir durante periodos desfavorables, permaneciendo en el suelo durante mucho tiempo. Thompson y Grime (1979) clasificaron al banco de semillas en dos grupos principales:

- (a) Banco de semillas transitorio. En este tipo de banco, ninguna de las semillas que lo componen permanece viable por más de un año.
- (b) Banco de semillas persistente. Las semillas que lo componen permanecen viables por más de un año en el suelo.

Esta distinción ha sido básica para desarrollar otros esquemas sobre las estrategias del banco de semillas. Dichos esquemas se basan en la dispersión, la longevidad, la latencia y la germinación de las semillas de especies propias de un determinado tipo de vegetación (Csontos y Tamás, 2003). Sin embargo, esta clasificación tiene limitaciones porque se basa en estrategias propias de especies de vegetación templada, tales como la colonización de claros naturales y la periodicidad de la germinación de semillas. Por esta razón, en este estudio se utilizó el esquema propuesto por Garwood (1989) debido a que se adapta mejor a las variaciones estacionales del banco de semillas propio de sistemas tropicales.

Garwood (1989) definió cinco tipos de estrategias en el banco de semillas para los suelos tropicales (Fig. 2), basándose en el período de dispersión, el ciclo de vida y la presencia de algún tipo de latencia o germinación retardada de las distintas especies, según se expone a continuación.

- (a) Banco de semillas transitorio. Está formado por especies que tienen ciclos de vida cortos, carecen de latencia y son dispersadas durante un periodo corto del año (Fig. 2a). Algunas especies que tienen un ciclo de vida largo y cuyas semillas carecen de latencia no forman un banco de semillas, sino que tienden a formar bancos de plántulas (Fig. 2b).
- (b) Banco de semillas persistente. Lo componen malezas y especies con ciclos de vida cortos, que son dispersadas durante un periodo del año que puede ser corto o largo. Presentan

latencia facultativa, la cual es un rasgo característico de semillas de plantas asociadas a bosques perturbados que pueden permanecer enterradas por largos períodos de tiempo, y su germinación está regulada por la luz y la temperatura (Fig. 2c; Simpson, 1989; Dalling, 2002). Las especies con semillas en un banco persistente también pueden presentar una latencia impuesta estacional (Fig. 2d), que es común en bosques estacionales, sobre todo en semillas dispersadas al final de la época de lluvia o durante secas y que germinan hasta la siguiente estación lluviosa, cuando pueden absorber agua del suelo (Dalling, 2002).

- (c) Banco de semillas pseudopersistente. Lo forman malezas y especies de vida corta que carecen de latencia y que son dispersadas continuamente a través del año. Si la dispersión es frecuente, pero no continua, el banco de semillas presentará fluctuaciones (Fig. 2e).
- (d) Banco de semillas transitorio estacional. Las especies que lo componen presentan semillas con longevidad intermedia que son dispersadas por periodos de tiempo cortos o largos, y tienen una latencia estacional (Fig. 2f).
- (e) Banco de semillas transitorio retardado. Está compuesto por especies de bosques primarios o de etapas sucesionales avanzadas. Dichas especies presentan semillas con una germinación retardada, es decir, tienen impedimentos físicos para germinar; por ejemplo, presentan testas duras impermeables al agua (Fig. 2g).

Debido a que el banco de semillas está formado por distintas especies, se pueden encontrar estos cinco tipos de estrategias en el banco de semillas de una comunidad. Para poder identificar las distintas estrategias se deben conocer los cambios estacionales en el banco de semillas, la estacionalidad del periodo de dispersión, y la latencia estacional o facultativa que presentan las semillas (Garwood, 1989).

1.4 Banco de semillas en campos agrícolas

Entre los primeros estudios sobre el banco de semillas en campos agrícolas se encuentra el realizado por Brenchley y Warington (1930) en una región templada. Estos autores encontraron que la densidad y la composición del banco de semillas varían dependiendo del periodo en que se llevó a cabo el cultivo, ya que la germinación de algunas semillas puede darse sólo a partir del cumplimiento de un ciclo estacional, es decir, ellas presentan requerimientos de una periodicidad definida antes de germinar.

Hasta la fecha se han hecho pocos estudios sobre el banco de semillas de campos agrícolas en regiones de SBC (p.ej., Rico-Gray y García-Franco, 1992; Miller, 1999), en comparación con los realizados en regiones tropicales húmedas (p.ej., Kellman, 1974; Uhl *et al.*, 1981; Uhl y Clark, 1983; Quintana-Ascencio *et al.*, 1996; Guevara *et al.*, 2005). Esta diferencia dificulta hacer generalizaciones sobre el banco de semillas en campos agrícolas ubicados en regiones de SBC. En las últimas décadas algunas investigaciones se han enfocado en el efecto que tienen las condiciones de uso del campo agrícola sobre el banco de semillas (Dalling, 2002), entre las que se encuentran el tiempo de uso, la vegetación circundante, las prácticas agrícolas y las condiciones del suelo, las cuales se revisan a continuación:

Tiempo de uso. El tiempo de cultivo de los campos agrícolas puede determinar las características del banco de semillas. Generalmente el tamaño y la riqueza específica del banco de semillas son menores en campos con poco tiempo de uso (Ewel *et al.*, 1981; Pickett y Mc Donnell, 1989). Kellman (1974) y Guevara *et al.* (2005) reportaron que en los campos cultivados por primera vez existe una composición más pobre y una densidad de semillas menor en comparación con sitios cultivados por más tiempo. Por el contrario, Lemenih y Teketay (2006) no encontraron un patrón en la composición y tamaño del banco de semillas con respecto al tiempo de uso de los campos, lo que puede deberse a que el campo con menos tiempo de cultivo que estudiaron tenía siete años, y no un año, como los campos de los estudios antes mencionados.

Vegetación circundante. Se ha sugerido que la densidad y la composición del banco de semillas varían de acuerdo con la vegetación circundante (Dalling, 2002). Por ejemplo, los sitios rodeados por otros campos de cultivo o bosque secundario tienden a presentar una densidad más alta de semillas en comparación con sitios rodeados por bosque primario (Quintana-Ascencio *et al.*, 1996; Guevara *et al.*, 2005).

Prácticas agrícolas. Se ha reportado que las prácticas de roza, tumba y quema reducen y

simplifican la composición del banco de semillas, debido a que algunas semillas no están adaptadas a las altas temperaturas provocadas por el fuego, por lo que éstas mueren (Ewel *et al.*, 1981; Uhl y Clark 1983; Miller, 1999; Kennard *et al.*, 2002; Lemenih y Teketay, 2006). Por otro lado, en los campos agrícolas pueden dominar algunas semillas de especies herbáceas adaptadas al fuego (Rico-Gray y García-Franco, 1992).

Condiciones del suelo. Las características del suelo de los campos agrícolas son factores determinantes del banco de semillas (Cavers y Benoit, 1989). Por ejemplo, se ha sugerido que el pH aumenta en la superficie del suelo cuando éste es sometido a prácticas de tumba y quema (Ewel, 1981), lo cual provoca una disminución en la riqueza y el tamaño del banco de semillas. Al estudiar la viabilidad de semillas de campos agrícolas y su relación con las condiciones del suelo, Kellman (1974) encontró una relación del pH del suelo con la riqueza específica de los sitios, ya que al aumentar la acidez de los suelos el número de especies decrecía.

Se ha encontrado también que la textura de los distintos suelos (arenosa, arcillosa o limosa) influye en la germinación y, consecuentemente, en la abundancia relativa de las especies en el banco de semillas. La textura del suelo influye sobre la probabilidad de entrada o de permanencia de las semillas en la superficie del suelo. Por ejemplo, en suelos arenosos la incorporación de semillas al suelo es relativamente fácil y de hecho llega a provocar un enterramiento demasiado profundo, mientras que en suelos arcillosos se dificulta la integración de las semillas (Wild, 1993; Baskin y Baskin, 1998). Asimismo, la textura de los suelos asociada a su drenaje determina la germinación de las semillas: en suelos pobremente drenados la germinación es alta, mientras que en suelos bien drenados las semillas tienden a permanecer en latencia (Paatela y Erviö, 1971; Vincent y Cavers, 1977; Colosi *et al.*, 1988). En sistemas estacionales esto puede no ocurrir, ya que algunas semillas presentan germinación tardía debido a la falta de agua; por lo que una vez que llueve las semillas germinan, y la presencia de este factor garantiza el crecimiento de las plántulas hasta la siguiente estación seca (Dalling, 2002).

Otras características estructurales del suelo, como el contenido de agregados, también afectan la germinación de las semillas. Los suelos que contienen un mayor número de agregados retienen menor humedad entre los espacios libres y tienen una alta aireación, factores que facilitan la germinación. En el caso de las malezas, éstas quedan atrapadas fácilmente en los agregados del suelo, los cuales contienen una alta humedad y bajos niveles de oxígeno, lo que las conduce a una situación de latencia más que a la germinación (Pareja y Staniforth, 1985).

1.5 Planteamiento del problema e hipótesis

En la región de SBC en Nizanda (Oaxaca), en el sur de México, misma región en la que se llevó a cabo el presente estudio, se está realizando una investigación sobre sucesión secundaria (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). En dicho estudio se identificaron los patrones de desarrollo de la comunidad y la dinámica de especies individuales, así como el efecto de los rebrotes en estos patrones, usando una cronosecuencia que abarca un periodo sucesional de un poco más de 40 años. Se ha observado que los sitios que conforman esta cronosecuencia parecieran haber seguido distintas rutas sucesionales, es decir, las etapas serales ocurren más rápido o más lento en las distintas parcelas.

Una posibilidad para explicar las divergencias en las rutas sucesionales observadas en la cronosecuencia es que éstas se deban a la existencia de diferentes condiciones iniciales (Marod *et al.*, 2002). Como se mencionó, el banco de semillas es una fuente importante de propágulos al inicio de la sucesión a partir de campos agrícolas abandonados, donde las otras estrategias regenerativas han sido eliminadas (Skoglund, 1992; Kennard, 2002). Por lo tanto, es razonable pensar que la heterogeneidad del banco de semillas pueda influir en el establecimiento y desarrollo de la vegetación (Garwood, 1989; Gravados y López, 2001).

En particular, la literatura sugiere que el suelo afecta las características del banco de semillas (Cavers y Benoit, 1989), debido a que la dinámica de la incorporación de semillas a éste y su salida es afectada por la textura y la estructura del suelo (Paatela y Erviö, 1971; Vincent y Cavers, 1977; Pareja y Staniforth, 1985; Colosi *et al.*, 1988). La heterogeneidad del contenido de semillas en distintos tipos de suelo llevó a plantear la hipótesis de que el suelo tiene un efecto sobre el banco de semillas y, consecuentemente, afecta el punto inicial de la sucesión. Para evaluar esta hipótesis primero comparamos los distintos suelos reconocidos en la región en términos de sus características edáficas, y después analizamos su efecto sobre las características del banco de semillas.

De manera colateral, se compararon las características del banco de semillas en el momento que corresponde al final del ciclo agrícola (después de la cosecha, fin de la temporada de lluvias), con las que presenta el banco que existe en estos sitios al momento en que podría iniciar la germinación de las semillas si los sitios fueran abandonados (fin de la temporada seca, o sea, justo antes de que comience a llover en la región). Si bien el banco podría aumentar, decrecer o permanecer sin cambios durante la época seca, la literatura sugiere que el tamaño y la

composición del banco de semillas aumentan en el período de secas (Garwood, 1983; Dalling *et al.*, 1998; Pérez y Santiago, 2001), por lo que se esperaba encontrar un enriquecimiento del banco durante esta estación. Una posible consecuencia de este proceso es que en los bancos de semillas de los distintos campos agrícolas presentaran convergencias o divergencias en sus características, dejándolos en condiciones distintas o similares al inicio de la sucesión.

1.6 Objetivos

En el presente estudio se intentó responder a la siguiente pregunta: ¿Cuál es la variabilidad en el banco de semillas entre campos agrícolas con distintas características edáficas en la región de Nizanda, Oaxaca?

Los objetivos de este trabajo fueron:

(1) Analizar el efecto del tipo de suelo sobre la variabilidad del tamaño y de la composición del banco de semillas en campos agrícolas.

(2) Evaluar los cambios que ocurren en la densidad, la riqueza y la diversidad del banco de semillas de los distintos campos desde el momento de la cosecha hasta el momento en que podría comenzar el establecimiento de la vegetación, si se abandonara el campo agrícola.

II. ZONA DE ESTUDIO

2.1 Localización y descripción geográfica

El presente estudio se llevó a cabo en la región de Nizanda, localizada en el Istmo de Tehuantepec y perteneciente al Municipio de Asunción Ixtaltepec ($16^{\circ}39'N$, $95^{\circ}00'O$), Distrito de Juchitán, Oaxaca, México (Fig. 3).

El clima de la región es cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw). La temperatura media anual es de $25^{\circ}C$ y la precipitación promedio anual es de alrededor de 1,000 mm; Se distingue una marcada época de seca que se extiende de noviembre a mayo. Los vientos alisios provenientes del Golfo de México que pasan por el Istmo de Tehuantepec provocan el constante impacto de vientos en la región (Rodrigo-Álvarez, 1994).

La altitud de la región varía desde alrededor de 100 m s.n.m. en las partes más bajas a casi 800 m en la cima del cerro Naranjo, que es el más alto de la región. Sin embargo, predominan lomeríos bajos con altitudes que oscilan alrededor de 250 m s.n.m. (Pérez-García *et al.*, 2001). El presente estudio se concentró en la zona agrícola, donde las altitudes varían entre 100 y 150 m s.n.m..

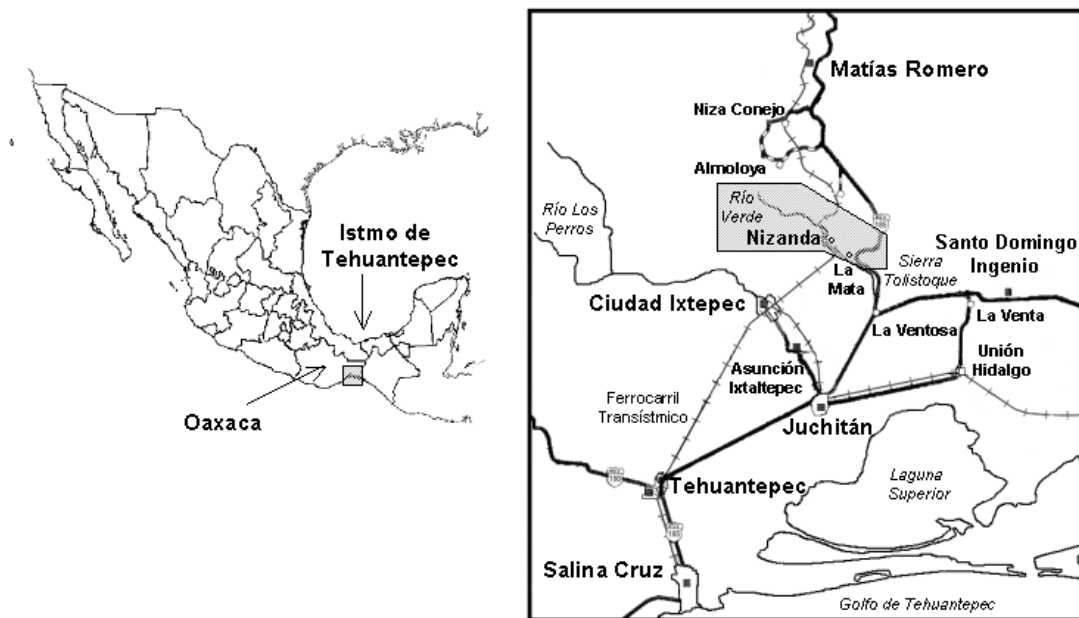


Figura 3. Ubicación geográfica de la zona de estudio. Tomado de Pérez-García *et al.* (2001).

Las rocas de la región (esquistos y rocas calizas) se originaron principalmente en el Mesozoico. Los suelos predominantes son litosoles, aunque también hay feozems háplicos y regosoles éutricos (Anónimo, 1981). En las lomas de esquistos los suelos son someros y pedregosos, mientras que en las planicies los suelos están más desarrollados y tienden a ser arenosos. En los afloramientos de roca caliza los suelos van de profundos y con un gran contenido de arcillas, hasta muy someros o sitios con la roca expuesta (Pérez-García y Meave, 2004).

En la región se presentan distintos tipos de vegetación primaria como resultado de la variación topográfica y de los diferentes sustratos edáficos. Pérez-García *et al.* (2001) diferenciaron los siguientes tipos de vegetación: selva mediana subperenifolia y subcaducifolia, selva baja caducifolia, bosque de galería, sabana, matorral espinoso, matorral xerófilo y vegetación acuática y subacuática. Se ha registrado un total de 920 especies de plantas vasculares en la región (Pérez-García, 2008).

2.2 Agroecosistemas

Además de los tipos de vegetación antes mencionados, los agroecosistemas también forman parte del paisaje en la zona de estudio. Los campos agrícolas generalmente tienen un tamaño menor que 0.5 ha (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Éstos se localizan principalmente en las riberas de los arroyos y en los piedemontes. El cultivo predominante es el de maíz mezclado con calabaza, aunque también hay plantaciones de ajonjolí y cacahuete (Lebrija-Trejos, 2001). Los campos agrícolas seleccionados en este trabajo son derivados de SBC, que es el tipo de vegetación predominante de Nizanda, y en todos ellos se cultivó maíz y calabaza en el ciclo agrícola inmediato anterior al estudio.

En la región se realizan cultivos anuales, aunque también se han observado cultivos de invierno (E.A. Pérez-García, com. pers.). En los campos estudiados sólo se realizaron cultivos anuales; al igual que en otros agroecosistemas, en ellos el primer paso para la apertura es la preparación del terreno para sembrar. Para tal fin, los propietarios realizan prácticas de roza, tumba y quema. Posteriormente, los campos son preparados con un arado de hierro, tirado por animales, o alternativamente de forma manual por medio de una coa. Finalmente, los campesinos siembran maíz y calabaza. El ciclo agrícola se termina cosechando en octubre. Después, a principios de abril del año siguiente, los agricultores vuelven a preparar los campos para el

próximo cultivo, aunque las actividades de quema ya no son tan intensas como cuando recién se abre el campo.

2.3 Vegetación secundaria derivada de SBC

En la vegetación secundaria derivada de SBC dominan las familias Asteraceae, Malvaceae y Poaceae (Pérez-García *et al.*, 2001). En el último recuento florístico publicado para la región, Pérez-García *et al.* (2005) reportan la cifra de 92 especies para la vegetación secundaria de Nizanda. Este número de especies supera al encontrado en el matorral xerófilo (74 especies) y es menor que el correspondiente en el matorral espinoso (130 especies). Más adelante, en el curso del estudio de la sucesión secundaria en la cronosecuencia, se encontró un total de 141 especies de plantas pertenecientes a 46 familias (Lebrija-Trejos, 2004). Estos datos indican que la vegetación secundaria alberga a una proporción de especies considerable en la región.

Como suele ser el caso en estos sistemas, la familia mejor representada en la cronosecuencia fue Leguminosae (*sensu lato*), distribuida en Mimosaceae (14 especies), Fabaceae (12 especies) y Caesalpiniaceae (7 especies). Durante las primeras etapas de la sucesión (en los sitios de 0 a 1 año de abandono), la forma de vida predominante fue la arbustiva. La segunda etapa de sucesión estuvo dominada por árboles sucesionalmente tempranos de la familia Mimosaceae (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008).

III. MÉTODOS

3.1 Selección de los sitios de muestreo

En la zona agrícola los campesinos reconocen tres tipos de suelo: suelo cascajo, suelo negro y suelo rojo. Los campos agrícolas con suelo cascajo se caracterizan por presentar una alta pedregosidad y estar ubicados en terrenos inclinados con pendientes moderadas, la tierra para el cultivo se prepara con coa o arado. Los campos con suelo negro se encuentran en zonas sin pendiente pronunciada, no son tan pedregosos como los suelos cascajo, pero al igual que en éstos la preparación de la tierra puede ser por medio de coa o arado. Finalmente, los sitios con suelo rojo tampoco son tan pedregosos como los suelos cascajo, se ubican en terrenos sin pendiente y su extensión es mayor en comparación con los sitios de suelo cascajo y negro; debido a estas características, los campos que se establecen en estas áreas son más propicios para utilizar el arado. Para el estudio se seleccionaron 12 campos agrícolas, cuatro de cada tipo de suelo (Tabla 1).

Tabla 1. Características de los campos agrícolas al inicio del estudio. 0° = terrenos planos.

Tipo de suelo	Campo agrícola	Técnica de siembra	Pendiente y orientación
Cascajo	C1	Arado	29° (NE)
	C2	Arado	17° (SE)
	C3	Arado	36° (SE)
	C4	Coa	39° (SE)
Negro	N1	Coa	0°
	N2	Arado	0°
	N3	Coa	0°
	N4	Arado	0°
Rojo	R1	Arado	0°
	R2	Arado	0°
	R3	Arado	0°
	R4	Arado	0°

En los 12 sitios se llevó a cabo un levantamiento en campo (descripción en campo de algunas características del suelo), para obtener información sobre la posible correlación entre las características edáficas del horizonte superficial (aprox. 0 a 40 cm de profundidad) de los campos agrícolas, y la composición y densidad de semillas en el suelo. Para ello se usó el método sugerido por Siebe *et al.* (1996). (1) La textura se determinó a través de la “prueba al tacto” de la fracción fina del suelo (< 2mm), observando características de moldeado, consistencia y

granulosidad. (2) La pedregosidad se reportó como el porcentaje del volumen ocupado por este material, así como el tipo y tamaño de las partículas gruesas. (3) El color se obtuvo por medio de muestras de suelo húmedas que fueron comparadas con Tablas Munsell. (4) El pH se midió con papel indicador. (5) La humedad actual (pF) en campo se estimó tomando una muestra de suelo, observando si al manipularla ésta se compactaba y si al humedecerla se oscurecía. (6) La estructura se obtuvo por medio de la descripción de la forma y el tamaño de los agregados. (7) La estabilidad de agregados del suelo se evaluó colocando 10 agregados aproximadamente en un bote con agua. Posteriormente, el recipiente se rotó para evaluar el grado de desintegración de los agregados. (8) La densidad aparente se evaluó de forma semi-cuantitativa, registrando la dificultad para introducir un cuchillo en el horizonte superficial del suelo.

3.2 Muestreo

En cada campo agrícola se realizaron dos muestreos de suelo. El primero se hizo en noviembre de 2005, justo en el momento en que terminó la cosecha y finalizó la temporada de lluvias de ese año. El registro del banco de semillas en esta época representa la conformación inicial del banco de semillas posterior al disturbio. El segundo muestreo se realizó en marzo de 2006, durante la época seca, con el objetivo de detectar los cambios en el banco de semillas antes de que iniciara la germinación de las semillas del banco, si el campo agrícola fuera abandonado. Además, fue importante hacer el segundo muestreo antes de que los campos fueran quemados como parte de la preparación del terreno. A partir de aquí serán referidas como época de lluvias y época de secas la primera y segunda fecha de muestreo, respectivamente.

En cada campo agrícola se trazaron cuatro líneas de 20 m de largo, con una separación de 7 m entre ellas. Se recolectó una muestra de suelo cada 5 m a lo largo de las cuatro líneas, lo que produjo en total 5 muestras por línea y 20 muestras por cada campo agrícola (Fig. 4). En los campos que todavía presentaban las marcas del arado se trazaron las cuatro líneas cruzando perpendicularmente los surcos del arado, tomando la primera muestra en el surco, la segunda en la cresta y así sucesivamente, hasta recolectar cuatro muestras por línea; la quinta muestra se recolectó entre la cresta y el surco. En total se recolectaron 20 muestras por sitio, siguiendo la recomendación de Benoit *et al.* (1989) de tomar muchas muestras pequeñas en vez de pocas muestras grandes, debido a la heterogeneidad de la distribución de las semillas en el suelo.

Debido a que está bien establecido que a mayor profundidad del suelo la abundancia de

semillas y la riqueza de especies decrece (Dalling *et al.*, 1998; Luzuriaga *et al.*, 2005; Lemenih y Teketay, 2006), las muestras se tomaron con un nucleador de 8 cm de diámetro y 4.5 cm de profundidad. Así, cada muestra tuvo un área de 50.24 cm² y un volumen de 226.08 cm³.

Las muestras de cada línea se homogenizaron, lo que produjo un total de cuatro muestras combinadas por sitio; este procedimiento fue necesario debido al espacio disponible en el invernadero. Cada muestra conjunta recibió una clave correspondiente al número de campo agrícola y al número de línea de muestreo. Las muestras se depositaron en bolsas de papel estraza cerradas con ligas y se guardaron en cajas de cartón para su transporte y almacenamiento. El periodo de almacenamiento para las muestras de las dos épocas fue menor a cuatro meses.

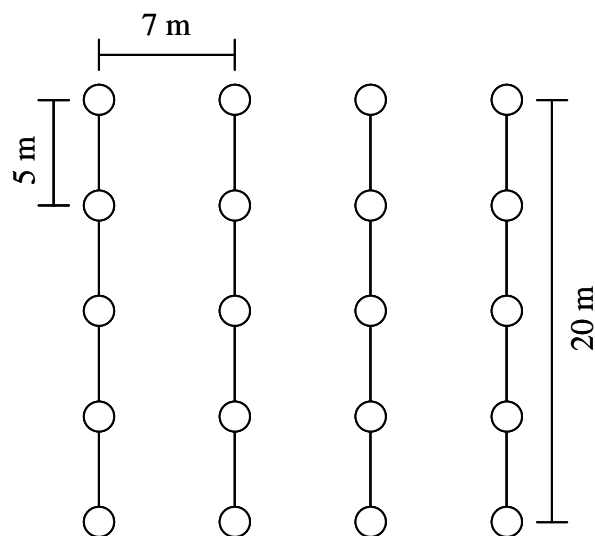


Figura 4. Diseño de muestreo de suelo de los campos agrícolas para el estudio del banco de semillas.

3.3 Germinación

Debido a la dificultad que representa la determinación de las especies del banco de semillas de forma directa, se optó por usar el método de germinación de una fracción equivalente a 80% del volumen de cada muestra conjunta de suelo. La fracción restante (20%) estaba destinada a una revisión directa, pero dicha actividad todavía no fue realizada.

La germinación de las semillas contenidas en las muestras de suelo se realizó en un invernadero facilitado por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), y tuvo una duración de 18 semanas para cada muestreo. Cada muestra conjunta se tamizó para retirar piedras y restos orgánicos (ramas, hojas y raíces), después fue

puesta en una charola de 26 × 52 cm. Las muestras de suelo se colocaron encima de una capa de agrolita y vermiculita (en una proporción 2:1) de 2.5 cm de profundidad, con el objetivo de mantener un medio húmedo y neutro. Las charolas se acomodaron con un diseño aleatorio en cuatro bloques, en cada uno de los cuales se colocaron las 12 muestras con la misma numeración (1 a 4) provenientes de los distintos campos agrícolas. Adicionalmente se colocaron cuatro charolas con vermiculita y agrolita en las esquinas del invernadero con el fin de controlar la contaminación de semillas ajenas a las muestras. Se aplicó riego a las muestras con un aspersor cada tercer día. Semanalmente y durante 18 semanas se hizo un registro de las plántulas nuevas y éstas se marcaron para identificar a cada una, utilizando cuentas de color insertadas en palillos que a su vez se enterraron en el sustrato.

3.4 Análisis de datos

3.4.1 Composición florística

Para su determinación, cada semana algunas plántulas se transfirieron a contenedores individuales y se llevaron al invernadero de la Facultad de Ciencias (UNAM) para que crecieran hasta lograr su identificación. La determinación taxonómica se realizó por comparación con ejemplares de la colección de referencia de la región de estudio, resguardada en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias. Cuando este procedimiento no permitió encontrar la identidad de las especies, éstas fueron determinadas por taxónomos de la misma institución.

3.4.2 Diversidad y dominancia

La diversidad del banco de semillas de los distintos campos se evaluó por medio del índice de Shannon, cuya fórmula es (Magurran, 2004):

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

donde p_i corresponde a la proporción de individuos de la especie i , calculada como el cociente n/N , n es el número de individuos de la especie i , y N es el número total de individuos.

La dominancia se evaluó por medio de dos índices. El primero fue el de Simpson calculado como (Magurran, 2004):

$$D = \sum p_i^2$$

donde p_i es la proporción de individuos de la especie i . Este índice y el de Shannon se calcularon por medio del paquete de cómputo EstimateS (Colwell, 2006).

El segundo índice usado para medir la dominancia fue el de Berger-Parker (Magurran, 2004):

$$D = (N_{m\acute{a}x}/N)$$

donde $N_{m\acute{a}x}$ es el número de individuos de la especie más abundante y N es el número total de individuos. El cálculo de este índice se hizo de forma manual.

3.4.3 Comparación entre sitios con suelo diferente y entre épocas de muestreo

Se realizaron análisis de varianza de dos vías para evaluar los efectos de la condición edáfica y la estacionalidad sobre la densidad de semillas, la riqueza específica y la diversidad de Shannon (H') del banco de semillas. Los datos se transformaron con la raíz cuadrada del valor, más 0.5. Se probó la normalidad de los datos con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y de Lilliefors (Zar, 1999). Se utilizó el paquete de cómputo Statistica (StatSoft Inc., 2001).

3.4.4 Similitud entre distintos campos agrícolas

La similitud entre sitios basada en datos de presencia/ausencia se evaluó con el índice de Jaccard (Chao *et al.*, 2005):

$$S_j = j / (a + b - j)$$

donde j corresponde al número de especies en común entre sitios, a es el número de especies en el sitio A, y b es el número de especies en el sitio B.

Con base en la abundancia de las especies que componen el banco de semillas, se calculó la similitud entre sitios con la versión cuantitativa del índice de Sørensen (Magurran, 2004):

$$C_N = 2jN / (N_a + N_b)$$

donde N_a corresponde al número de individuos en el sitio A, N_b es el número de individuos en el sitio B, y jN es la menor de las dos sumas de las abundancias de las especies compartidas entre ambos sitios. Para calcular los dos índices de similitud se usó el paquete de cómputo EstimateS (Colwell, 2006).

3.4.5 Clasificación

Los 12 campos agrícolas se clasificaron con el objetivo de buscar una agrupación con base en datos de composición (presencia/ausencia de especies) y abundancia (proporción de semillas por especie) de especies contenidas en el banco de semillas de los distintos sitios. La clasificación se realizó por medio del método de Ward, también conocido como método de varianza mínima, y usando distancias euclidianas (Kent y Coker, 1992). Para llevar a cabo la clasificación se utilizó el programa STATISTICA (StatSoft Inc., 2001).

IV. RESULTADOS

4.1 Comparación de los sitios

Las características edáficas de los campos agrícolas, determinadas a partir de levantamientos en campos para el horizonte superficial de los suelos, mostraron que los tres tipos de suelo fueron muy similares en términos de pH, humedad actual, densidad aparente, forma y estabilidad de agregados; por el contrario, mostraron diferencias marcadas en la textura y la pedregosidad (Tabla 2).

Los suelos de tipo cascajo fueron predominantemente franco arenosos, su pH fue de muy ligeramente ácido a neutro (6 a 7), su humedad actual fue de seca a muy seca (pF de 4 a 5) y su densidad aparente fue de mediana a alta, es decir, son suelos compactos. Estos suelos presentaron agregados en forma de terrones, propios de ambientes perturbados, y cuya estabilidad fue de baja a moderada. Además, presentaron piedras angulares (63 a 200 mm) que ocuparon entre 30 y 50% del volumen del suelo. Por su parte, los suelos negros tuvieron predominantemente una textura franco limosa, su pH fue neutro (7), tuvieron una humedad actual de seca a muy seca (pF de 4 a 5) y su densidad aparente fue alta, lo que de igual forma indica que son suelos muy compactados. En ellos se observaron agregados en forma de terrones, cuya estabilidad fue de baja a moderada. Presentaron cantos de finos a gruesos (2 a 63 mm), a los cuales correspondió entre 2 y 5% de volumen del suelo. Finalmente, los suelos rojos fueron predominantemente franco arcillosos; su pH fue de muy ligeramente ácido a neutro (6 a 7), su humedad fue de seca a muy seca (pF de 4 a 5), y tuvieron una densidad aparente de mediana a alta. En estos suelos también se observaron agregados en forma de terrones y fragmentos con una estabilidad de baja a muy baja (se registró la desintegración total de los agregados). Estos suelos presentaron cantos gruesos (20 a 63 mm), a los que correspondió una proporción de entre 1 y 10% del volumen del suelo.

Además de las características edáficas, se registraron diferencias en la historia de uso y las prácticas agrícolas de los sitios (Tablas 1 y 2). En todos los casos, los campos agrícolas con suelo cascajo estuvieron localizados en terrenos inclinados; uno de los campos fue preparado con coa y el resto con arado. Con respecto al tiempo de uso, dos campos habían sido cultivados una vez, mientras que los otros dos sitios se habían usado durante 10 y 65 años. Finalmente, dos campos estuvieron rodeados por vegetación secundaria y milpas, mientras que los otros dos sitios estaban circundados por vegetación secundaria y por SBC. Por su parte los campos con suelos

Tabla 2. Características edáficas del horizonte superficial de los campos agrícolas. C = cascajo, N = negro, R = rojo. Prof. = Profundidad (cm). CLg = Franco limosa gruesa, AC = Arenosa franca, CRA = Franco arcillo arenosa, CA = Franco arenosa, CLf = Franco limosa fina, RA = Arcillo arenosa, CRL = Franco arcillo limosa, CR = Franco arcillosa. Estab. agreg. = Estabilidad de agregados: B = baja, M = moderada, Mb = muy baja. Pedregosidad (forma): Pa = piedras angulares, Cf = cantos finos, Cm = cantos medianos, Cg = cantos gruesos. SBC = selva baja caducifolia, VS = vegetación secundaria derivada de SBC, M = milpa.

Campo	Prof. (cm)	Color	Textura	pH	Humedad pF	Densidad aparente	Estab. agreg.	Estructura de agreg.	Pedregosidad			Tiempo de uso (años)	Vegetación circundante
									Forma	Volumen de roca (%)			
C1	30	3/4 10YR	CLg	7	5	Mediana	B	Terrones	Pa	50	10	SBC, VS	
C2	30	4/4 7.5YR	AC	7	5	Alta	M	Terrones	Pa	40	65	VS, M	
C3	33	4/4 7.5YR	CRA	7	4	Alta	B	Terrones	Pa	40	1	VS, M	
C4	30	4/4 7.5YR	CA	6	5	Alta	M	Terrones	Pa	30	1	SBC, VS	
N1	30	3/2 10YR	CLf	7	4	Alta	B	Terrones	Cf	2	1	VS, M	
N2	30	2.5/2 5YR	CLf	7	5	Alta	B	Terrones	Cm	5	50	VS	
N3	40	3/2 7.5YR	RA	7	4	Alta	M	Terrones	Cg	2	1	VS	
N4	35	3/1 10YR	CRL	7	5	Alta	B	Terrones	Cg	5	60	VS	
R1	30	3/4 2.5YR	CR	6	4	Alta	Mb	Fragmentos	Cg	1	1	SBC, M	
R2	30	4/4 5YR	CRL	6	5	Alta	B	Fragmentos	Cg	1	10	VS, M	
R3	30	3/5 2.5YR	CR	7	4	Mediana	B	Terrones	Cg	10	45	SBC, VS	
R4	30	4/4 7.5YR	CR	7	5	Mediana	Mb	Terrones	Cg	3	45	SBC, VS	

negro estuvieron distribuidos en terrenos planos; dos de ellos habían sido preparados con coa y los otros dos fueron arados. Además, dos sitios fueron usados por primera vez justo antes de realizar este estudio, mientras que los otros dos habían sido cultivados durante 50 y 60 años, respectivamente. Los cuatro campos de este tipo estaban rodeados por vegetación secundaria. Finalmente, los campos agrícolas con suelo rojo estaban ubicados en terrenos más grandes en comparación con los sitios de suelos cascajo y negro. Los de suelo rojo se ubican en zonas planas, razón por la cual en todos ellos se había utilizado arado para la siembra; dos de ellos habían sido usados con fines agrícolas durante 45 años, mientras que los otros dos se habían usado por 1 y 10 años, respectivamente. Al momento del estudio, dos sitios estaban rodeados por SBC y vegetación secundaria, otro sitio estaba circundado por SBC y milpas, y el último estaba rodeado por vegetación secundaria y milpas.

4.2 Descripción general del banco de semillas en los campos agrícolas

En todo el estudio se registraron en total 4,522 plántulas; éstas representaron 40 morfoespecies distribuidas en 18 familias (Apéndices I y II). La densidad de semillas germinadas (a partir de aquí referidas sólo como semillas; \pm I.C. 95%; para todos los promedios presentados en esta sección se calculó el intervalo de confianza de 95%) en el banco de semillas de los campos agrícolas estudiados fue de $2,344 \pm 1,706/m^2$. De las 40 morfoespecies, 33 se determinaron a nivel de especie, dos a nivel de género, una a nivel de familia y sólo cuatro permanecieron como desconocidas, es decir, sin asignación taxonómica a ningún nivel. La familia Poaceae fue la más rica en especies (ocho), seguida por Fabaceae (cuatro). Las siete familias que presentaron más de una especie constituyeron 62.5% de la riqueza total, mientras que las 11 familias representadas por una especie conformaron sólo 27.5% de la riqueza (Fig. 5).

La forma de crecimiento predominante fue la herbácea, ya que estuvo representada por 82.5% (35 especies) del total de las especies registradas. La fracción restante (17.5%) correspondió a cuatro especies arbustivas (*Desmanthus virgatus*, *Sida aggregata*, *Senna uniflora* y *Corchorus orinocensis*), una especie arbórea (*Acacia cochliacantha*) y dos especies cuya forma de crecimiento no pudo ser identificado (Fig. 6).

Las especies más abundantes fueron *Melanthera nivea*, *Rhynchelytrum repens*, *Waltheria indica*, *Amaranthus scariosus*, *Digitaria bicornis* y *Cenchrus pilosus*, en dicho orden (Fig. 7). Estas seis especies representaron 63% del total de semillas germinadas. A su vez, las especies con

mayor frecuencia fueron *Rhynchelytrum repens* (10 sitios), *Waltheria indica* (10) y Caryophyllaceae sp01 (9); ninguna especie fue registrada en los 12 sitios. *Melanthera nivea*, *Amaranthus scariosus* y *Cenchrus pilosus* se distribuyeron en los tres tipos de suelo; además, sus abundancias aumentaron notablemente en la estación seca.

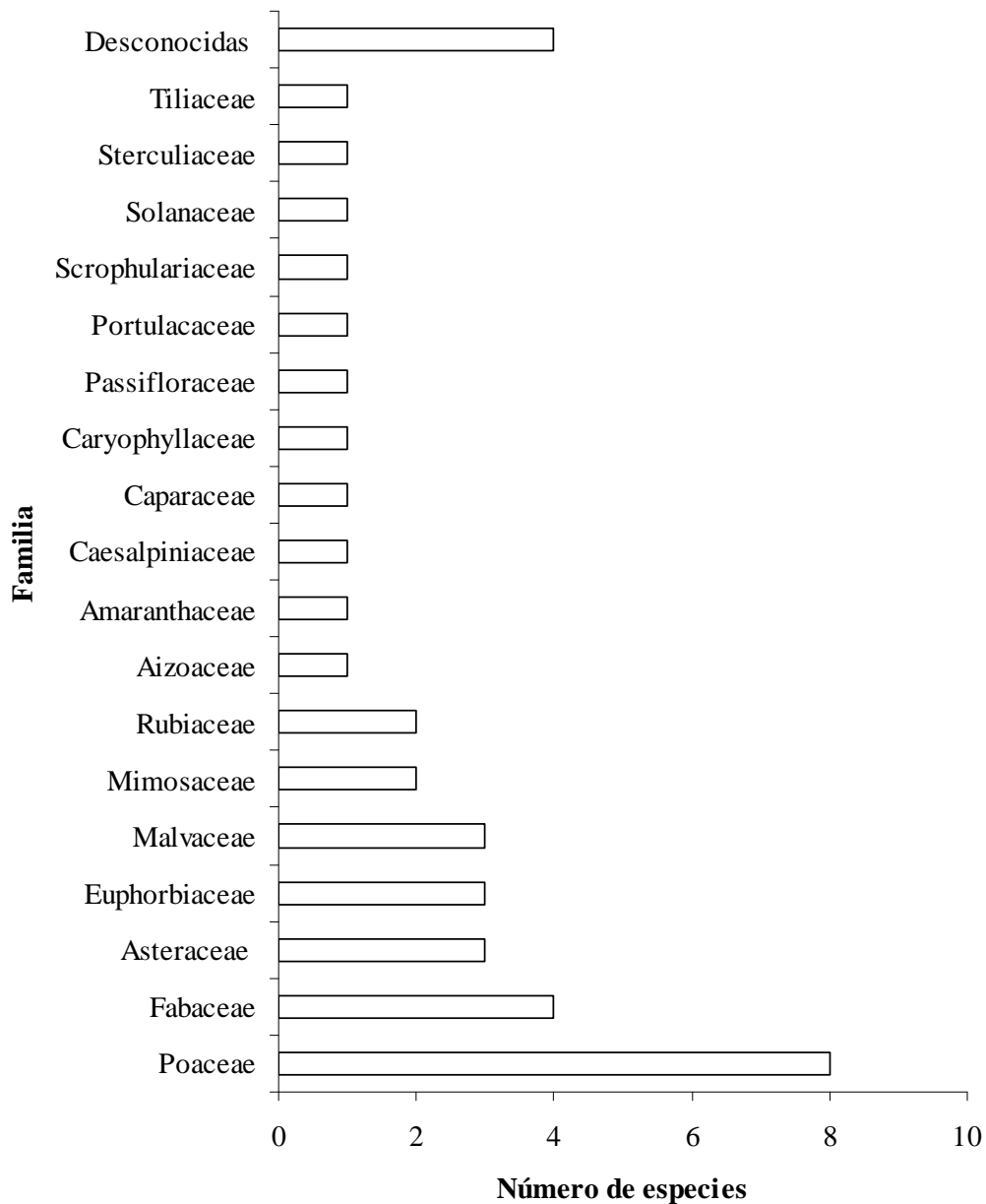


Figura 5. Distribución de las especies en las 18 familias encontradas en el banco de semillas de los 12 campos agrícolas.

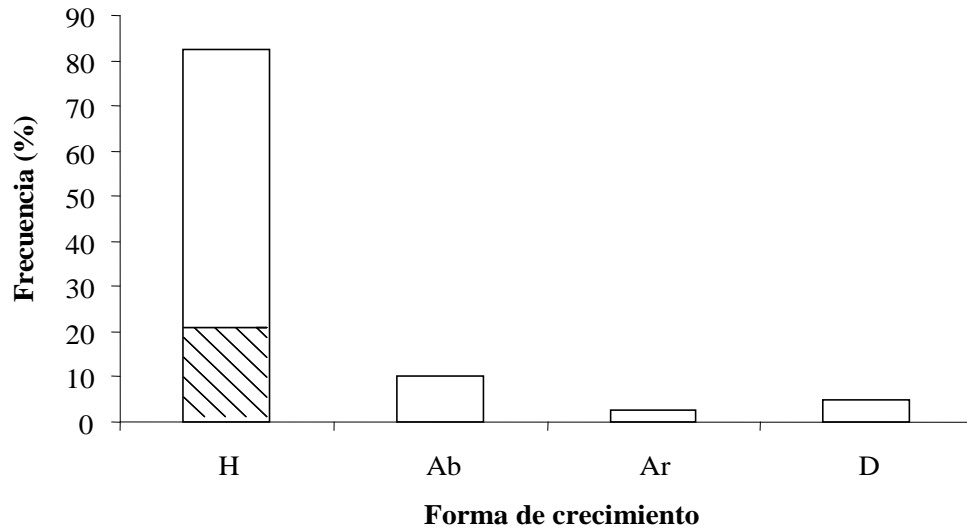




Figura 6. Espectro de formas de crecimiento, representadas en el banco de semillas de los 12 campos agrícolas. H = hierba, Ab = arbusto, Ar = árbol, D = desconocida. La columna de las hierbas (H) se subdivide en:  gramíneas y  forbias. S = 40.

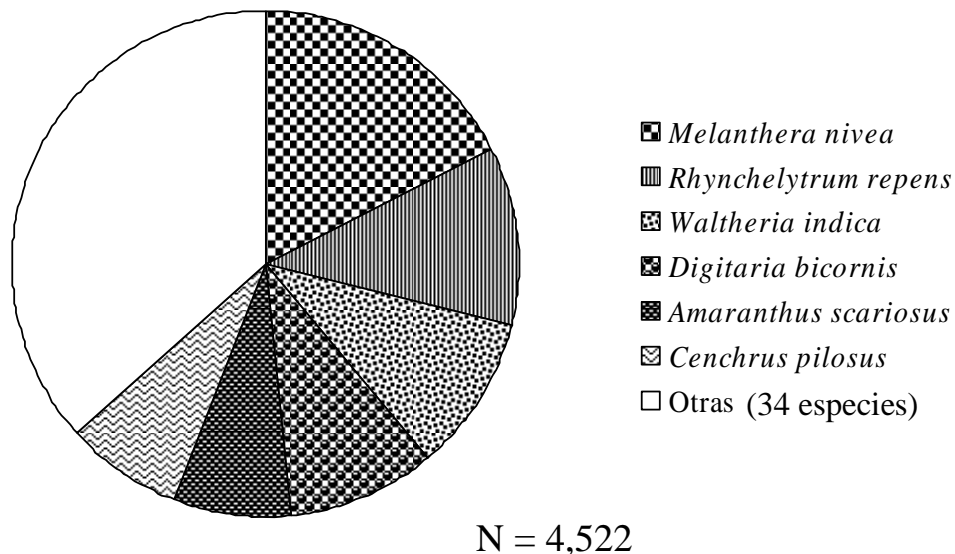


Figura 7. Proporción de semillas por especie en función del número total de semillas germinadas en el banco de semillas de los 12 campos agrícolas.

4.3 Comparación del banco de semillas entre sitios con distinto tipo de suelo

La densidad de semillas en los campos con suelo cascajo fue de $3,316 \pm 3,428/m^2$. Se registraron 32 especies en el banco de semillas de este tipo de suelo. La forma de crecimiento herbácea representó 81.2% de las especies (26), mientras que el porcentaje restante (18.8%) estuvo

representado por las cinco especies leñosas y se registró una especie de forma de crecimiento desconocida (Fig. 8a). La especie más abundante fue *Rhynchelytrum repens*, seguida por *Melanthera nivea*, *Waltheria indica* y *Mitracarpus hirtus*. Dichas especies representaron 69.5% del número total de plántulas (2,133; Fig. 9a). Las especies más frecuentes (cuatro sitios) fueron *Cenchrus pilosus*, *Malvastrum americanum* y *Waltheria indica*. El valor promedio del índice de diversidad (H') fue de 1.19 ± 0.52 .

La densidad de semillas de los campos con suelo negro fue de $1,533 \pm 2,497/\text{m}^2$. En este tipo de suelo se registraron 32 especies. Las hierbas representaron 87.2% de las especies del banco de semillas (28 especies); además, se registraron tres arbustos (9.5%), quedando una especie sin determinación de su forma de crecimiento (3.2%; Fig. 8b). Las especies más abundantes fueron *Amaranthus scariosus*, *Trianthema portulacastrum*, *Melanthera nivea* y *Urochloa fasciculata*. En conjunto, estas cuatro especies fueron equivalentes a 64.7% de las semillas germinadas en este tipo de suelo (986 plántulas; Fig. 9b). Las especies *Amaranthus scariosus*, *Tragus berteronianus*, *Tripsacum lanceolatum*, *Urochloa fasciculata* y *Rhynchelytrum repens* fueron las únicas registradas en los cuatro sitios. El valor promedio de H' fue de 1.38 ± 0.70 .

El banco de semillas de los sitios con suelo rojo tuvo una densidad de semillas intermedia: $2,183 \pm 1,895/\text{m}^2$. Además, se registraron allí 27 especies. Las hierbas representaron 93% de las especies (25) y el resto estuvo representado por dos especies arbustivas (Fig. 8c). Las especies más abundantes fueron *Digitaria bicornis*, *Cenchrus pilosus*, *Melanthera nivea* y *Euphorbia heterophylla*, debido a que juntas representaron 67.8% de las plántulas registradas (1,403; Fig. 9c). Sólo *Waltheria indica* se encontró en los cuatro sitios. El valor promedio de H' fue de 1.44 ± 0.24 .

La densidad de semillas no varió significativamente de acuerdo con el tipo de suelo de los sitios (Tabla 3). Sin embargo, como ya se indicó, la densidad tendió a ser mayor en el suelo cascajo, seguido por el suelo rojo y en último lugar por el suelo negro (Fig. 10b). La riqueza específica no varió por efecto del tipo de suelo de los campos (Tabla 4); la riqueza específica fue muy parecida entre los tres tipos de suelo; ésta fue de 9.87 ± 5.76 en el suelo cascajo, 9.37 ± 7.06 en el suelo negro y 9.62 ± 3.40 en el suelo rojo (Fig. 11b). El valor de H' no varió significativamente por efecto del tipo de suelo (Tabla 5); además, como se observó en las descripciones anteriores, su valor promedio fue muy similar en los tres tipos de suelo (Fig. 12b).

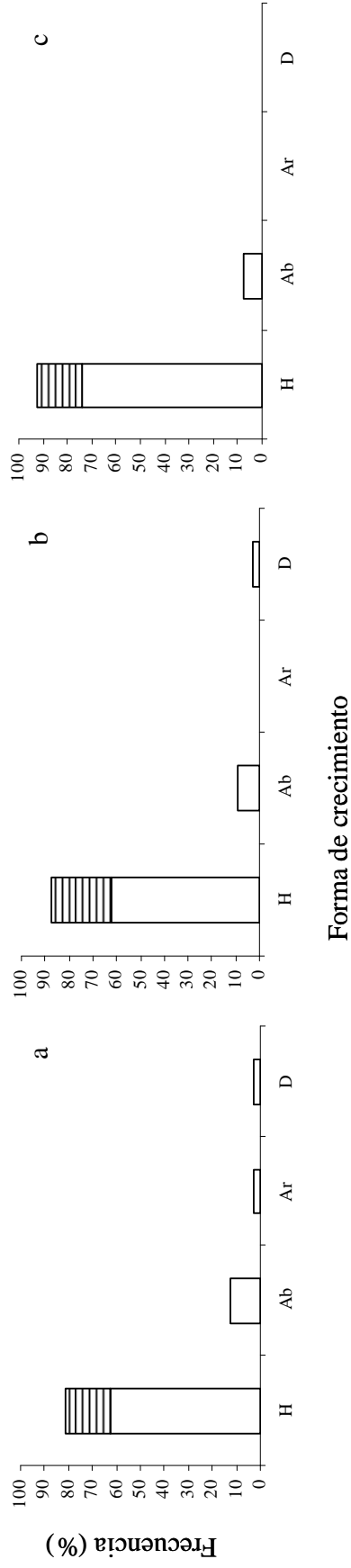




Figura 8. Frecuencia de especies de cada forma de crecimiento, obtenido de las 32, 32 y 27 especies encontradas en el banco de semillas de los suelos cascajo, (a), de los suelos negros (b) y de los suelos rojos (c), respectivamente. H = hierba, Ab = arbusto, Ar = árbol, D = desconocida. Las columnas de las hierbas (H) se subdividen en:  gramíneas y  forbias.

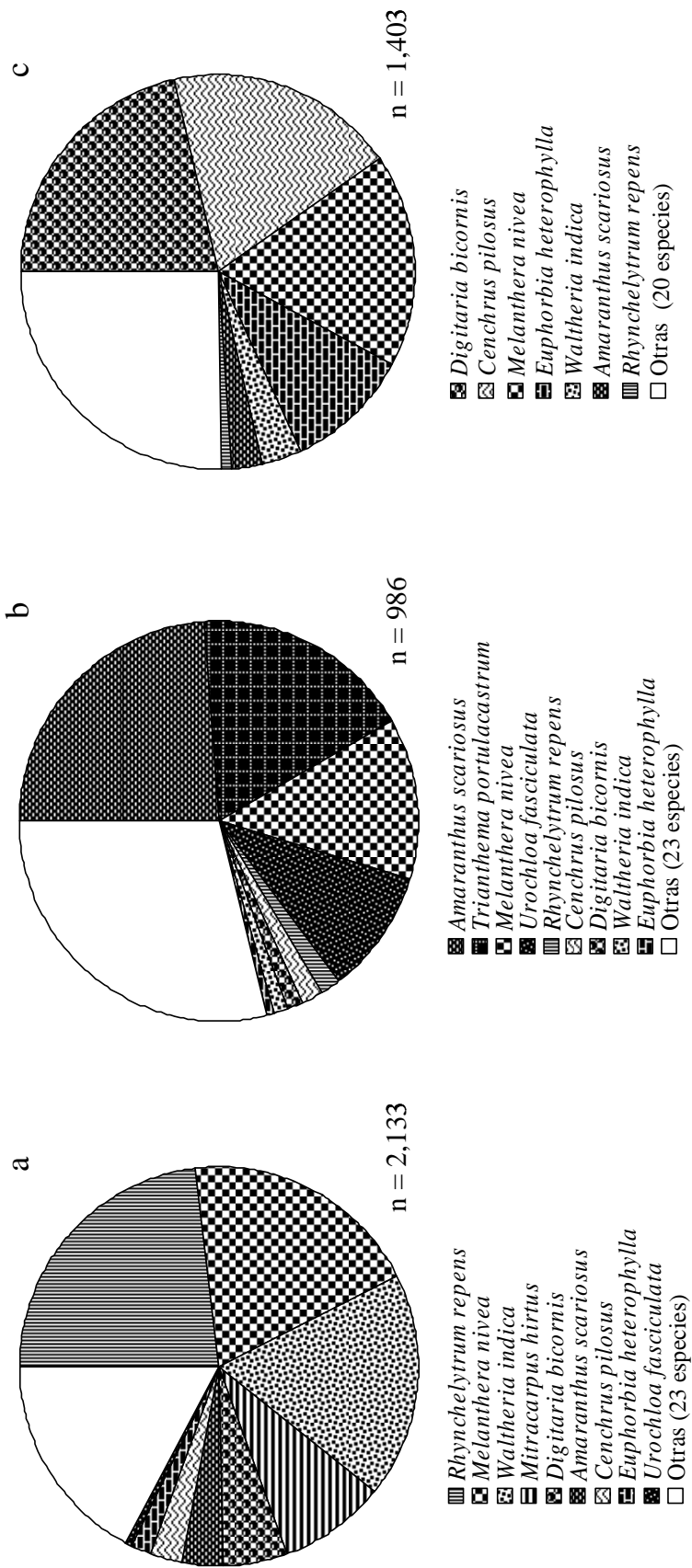


Figura 9. Proporción de semillas por especie en función del número total de semillas germinadas en el banco de semillas (a) de los suelos cascajo, (b) suelos negros y (c) suelos rojos.

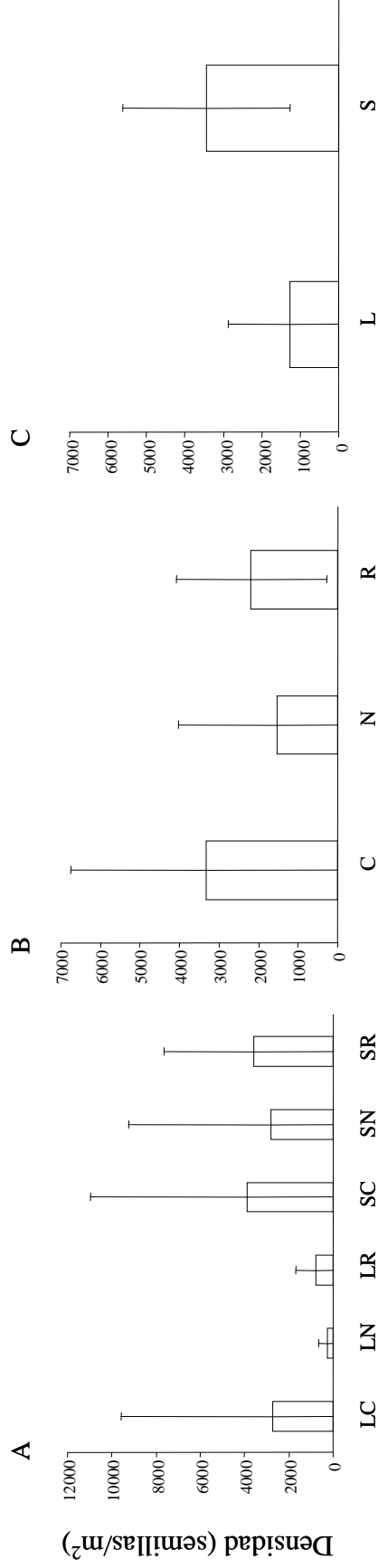


Figura 10. Densidad de semillas (\pm I.C. 95%) del banco de semillas (A) por grupo, (B) por tipo de suelo (C) y por época de muestreo. L = época de lluvias, S = periodo de secas. C = suelo cascajo, N = suelo negro, R = suelo rojo.

Tabla 3. ANDEVA de dos vías para determinar el efecto del tipo de suelo y la estación sobre la densidad de semillas del banco. Suelo = tipo de suelo (cascajo, negro y rojo). Estación = época de muestreo (lluvias o secas). n.s = no significativo.

Fuente	g.l.	CM	F	P
Suelo (S)	2	645.36	0.66	n.s
Estación (E)	1	3404.80	3.48	n.s
S \times E	2	181.34	0.19	n.s
Error	18	979.73	-	-

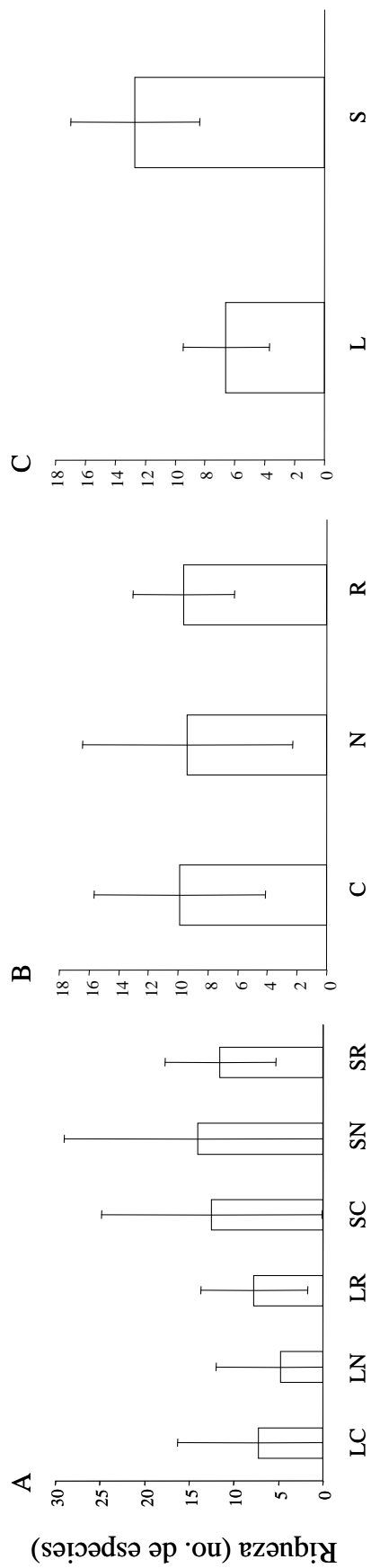


Figura 11. Riqueza específica (\pm I.C. 95%) del banco de semillas (A) por grupo, (B) por tipo de suelo (C) y por época de muestreo. L = lluvias, S = secas. C = suelo cascajo, N = suelo negro, R = suelo rojo.

Tabla 4. ANDEVA de dos vías para determinar el efecto del tipo de suelo y la estación sobre la riqueza de especies del banco de semillas. Suelo = tipo de suelo (cascajo, negro y rojo). Estación = época de muestreo (periodo de lluvias o periodo de secas). n.s = no significativo.

Fuente	g.l.	CM	F	P
Suelo (S)	2	0.17	0.15	n.s
Estación (E)	1	6.00	5.15	<0.05
S \times E	2	0.45	0.38	n.s
Error	18	1.16	-	-

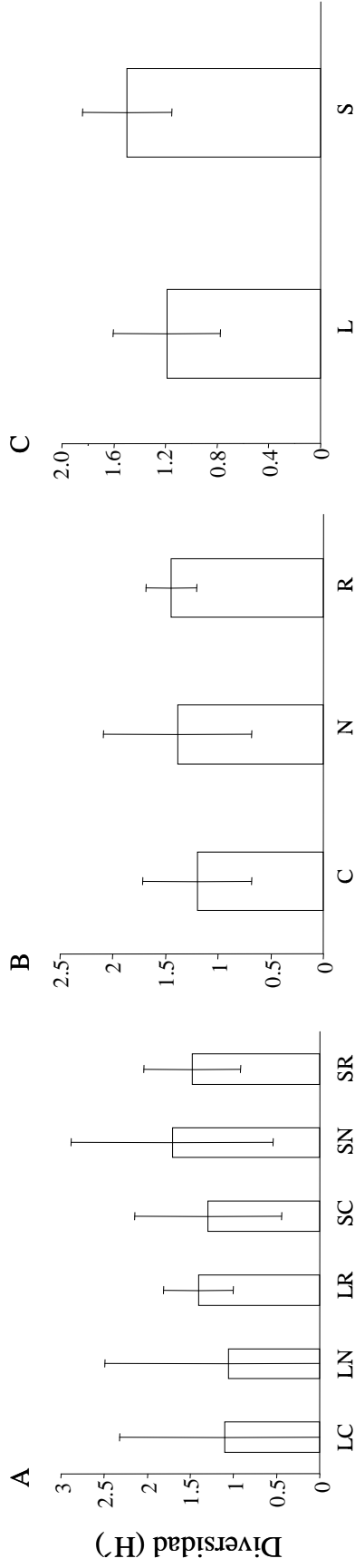


Figura 12. Valores de H' (\pm I.C. 95%) del banco de semillas (A) por grupo, (B) por tipo de suelo (C) y por época de muestreo. L = lluvias, S = secas. C = suelo cascajo, N = suelo negro, R = suelo rojo.

Tabla 5. ANDEVA de dos vías para determinar el efecto del tipo de suelo y la estación sobre el valor de H' del banco de semillas. Suelo = tipo de suelo (cascajo, negro y rojo). Estación = época de muestreo (lluvias o secas). n.s = no significativo.

Fuente	g.l.	CM	F	P
Suelo (S)	2	0.03	0.37	n.s
Estación (E)	1	0.10	1.44	n.s
S \times E	2	0.03	0.44	n.s
Error	18	0.07	-	-

4.4 Patrón temporal de la germinación durante los experimentos

Durante la germinación de las semillas presentes en las muestras de suelo recolectadas en la época de lluvias, el mayor número de plántulas (263) se alcanzó al cumplirse el primer mes de riego. Por el contrario, en la décima semana se registró el número más bajo de plántulas (ocho) y a partir de dicha semana el número de semillas germinadas continuó siendo bajo (Fig. 13a). A partir de la décimo primera semana el número de plántulas (969) tendió a estabilizarse (Fig. 13b).

En cuanto a la germinación de las semillas de las muestras de suelo de la época seca, el mayor número (1,024) se registró en la segunda semana. Un segundo pico mucho menor ocurrió en la séptima semana (300), a partir del cual la germinación disminuyó (Fig. 14a). Alrededor de la décimo primera semana el número de plántulas se mantuvo muy bajo (Figura 14b).

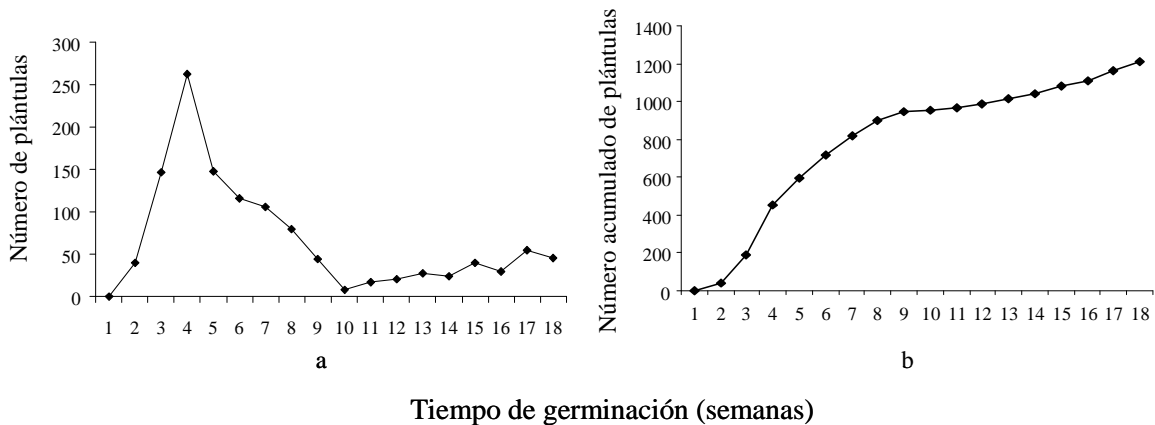


Figura 13. (a) Número y (b) número acumulado de plántulas registradas en 18 semanas, debidas a la germinación de semillas contenidas en las muestras de suelo recolectadas en lluvias.

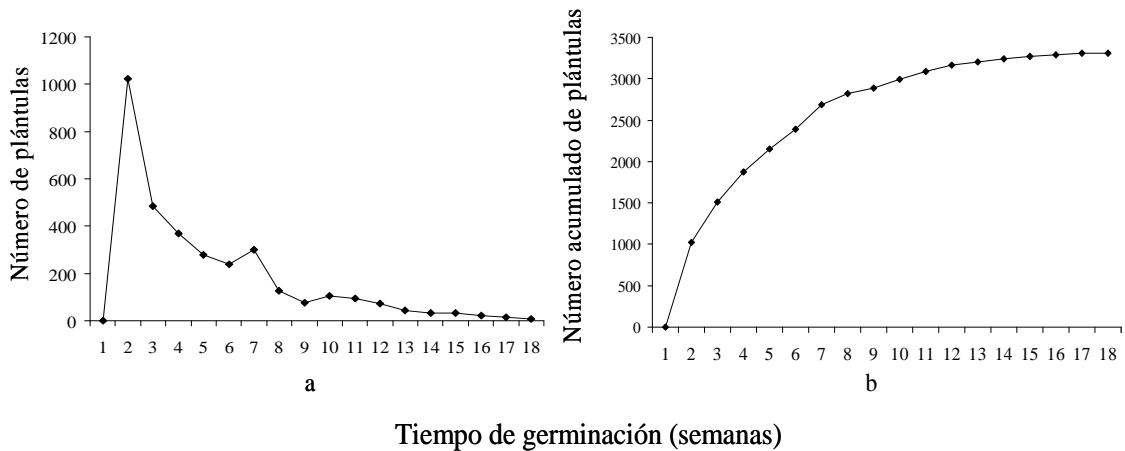


Figura 14. (a) Número y (b) número acumulado de plántulas registradas en 18 semanas, debidas a la germinación de semillas contenidas en las muestras de suelo recolectadas en la época seca.

El mayor número de especies (20) se registró en la séptima semana de germinación de las semillas de las muestras recolectadas en la época de lluvias (Fig. 15a). El número de especies distintas (25) se estabilizó a partir de la décimo tercera semana (Fig. 15b).

En las muestras de suelo de la época seca, el número más alto de especies (34) fue registrado al cabo de la segunda semana de germinación. Un segundo pico fue registrado en la décima semana (Fig. 16a). El número de especies distintas (37) se estabilizó a partir de la quinta semana de germinación (Fig. 16b).

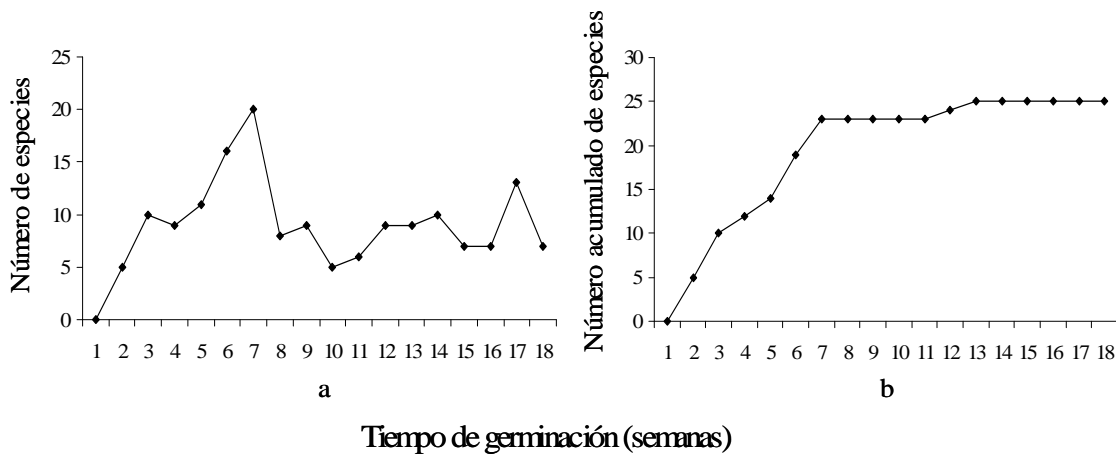


Figura 15. (a) Número y (b) número acumulado de especies registradas en 18 semanas, debidas a la germinación de las semillas contenidas en las muestras de suelo colectadas en la época de lluvias.

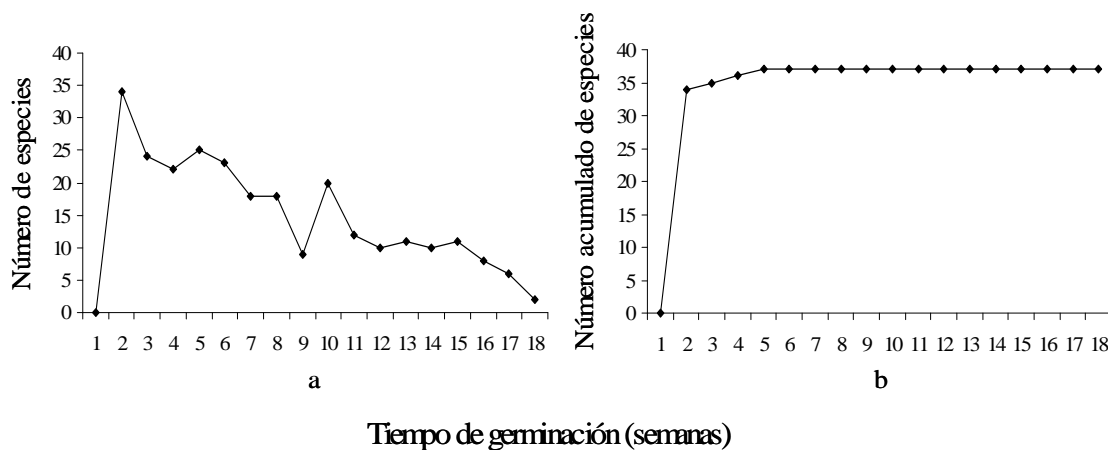


Figura 16. (a) Número y (b) número acumulado de especies registradas en 18 semanas a través de la germinación de las semillas contenidas en las muestras de suelo recolectadas en la época de secas.

4.5 Comparación del banco de semillas entre épocas de muestreo

La densidad de semillas de la época de lluvias fue de $1,253 \pm 1,610/m^2$. Se registraron 25 especies en total. Las hierbas representaron 88% de las especies registradas (22), mientras que los arbustos y los árboles contribuyeron con 8% y 4%, respectivamente, al banco de semillas (Fig. 17a). La especie más abundante fue *Rhynchelytrum repens*, seguida por *Waltheria indica*, *Melanthera nivea*, *Euphorbia heterophylla* y *Cenchrus pilosus*. Estas cinco especies representaron 73% de las semillas germinadas (1,209; Fig. 18a). Las especies con mayor frecuencia fueron *Waltheria indica*, *Rhynchelytrum repens* y *Cenchrus pilosus*, debido a que fueron registradas en siete campos. Las especies *Acacia cochliacantha* y *Mitracarpus hirtus* fueron exclusivas del campo C1. Las especies *Leptochloa mucronata*, *Desmanthus virgatus* y *Crotalaria incana* fueron exclusivas de los campos N1, C2 y R3, respectivamente (Apéndice I).

La densidad de semillas más alta se registró en el campo C1 ($9,104/m^2$), mientras que el campo N2 tuvo la densidad de semillas más baja, debido a que ninguna semilla germinó en dicho sitio (Tabla 6). El sitio C1 presentó la mayor riqueza específica (13 especies), mientras que la menor riqueza se registró en el campo N2 (0; Tabla 7).

En el muestreo realizado en la época de lluvias el valor promedio de H' del banco de semillas fue de 1.18 ± 0.41 (Tabla 7). El campo agrícola N1 presentó el valor más alto de H' , debido a que presentó diez especies y ninguna de éstas fue dominante. El sitio con menor dominancia según el índice de Simpson fue N1; a partir del índice de Berger-Parker, el sitio R2 tuvo la menor dominancia. Los sitios N2 y C3 tuvieron los valores más bajos de la diversidad de Shannon (0). El sitio C3 presentó el valor de dominancia más alto de acuerdo con los índices de Simpson y Berger-Parker. En el campo agrícola N2 no germinó ni una semilla en la estación lluviosa, por lo cual éste presentó un valor de cero para todos los índices calculados.

En el muestreo realizado en la época de secas la densidad de semillas fue de $3,435 \pm 2,183/m^2$. En ese conjunto se registraron 37 especies. Las hierbas conformaron 86.5% de las especies (32), los arbustos representaron 8% del total de especies, y la forma de crecimiento de las especies restantes permaneció desconocida (5.5%; Fig. 17b). Las especies más abundantes fueron *Melanthera nivea*, *Digitaria bicornis*, *Amaranthus scariosus*, *Cenchrus pilosus* y *Waltheria indica*; estas cinco especies suman 56.6% del número total de plántulas (3,313; Fig. 18b). Las especies más frecuentes fueron *Malvastrum americanum*, *Waltheria indica*, *Melanthera nivea*, *Capraria biflora* y Caryophyllaceae sp. 01, ya que fueron registradas en ocho

sitios cada una. Las especies *Galactia* sp., *Simsia lagascarformis* y Desconocida sp. 01 fueron exclusivas del sitio N2. Las especies *Senna uniflora* y *Spermacoce confusa* fueron únicas del sitio C1. *Phaseolus* sp., Desconocida sp. 02 y Desconocida sp. 04 fueron especies exclusivas de los sitios R1, N4 y C3, respectivamente (Apéndice I).

La mayor densidad de semillas se registró en C1 (9,428/m²), mientras que la densidad más baja se registró en N1 (75/m²; Tabla 6). El campo N1 también presentó la menor riqueza específica (dos especies), y de forma completamente contrastante respecto al primer muestreo, el campo N2 tuvo el mayor número de especies (25; Tabla 7).

El valor de H' en la época seca fue de 1.49 ± 0.34 (Tabla 7). El sitio N3 tuvo el valor más alto de H' debido a que estuvo conformado por 15 especies, de las cuales ninguna fue dominante. El sitio menos diverso, de acuerdo con este índice, fue N1, lo cual parece estar relacionado con el hecho de que allí se encontraron únicamente dos especies. Los sitios C2 y R4 presentaron los valores más altos de los índices de Simpson y Berger-Parker; el sitio C2 estuvo dominado por *Melanthera nivea* y el sitio R4 por *Digitaria bicornis*. De acuerdo con estos índices, los sitios N3 y C1 presentaron los valores más bajos de dominancia.

La densidad de semillas no varió significativamente con la época de muestreo (Tabla 3); sin embargo, como se hizo notar en las descripciones anteriores, la densidad de semillas de la época seca casi triplicó la densidad de la época lluviosa (Fig. 10c). La riqueza específica del banco de semillas varió significativamente ($F = 5.15$; g.l. 1, 2; $P < 0.05$) por efecto de la época de muestreo (Tabla 4); la riqueza de especies en la época de secas casi alcanzó el doble de la riqueza de la época de lluvias (12.67 ± 4.30 y 6.58 ± 2.86 , respectivamente; Fig. 11c). El banco de semillas de los campos agrícolas presentó una alta heterogeneidad en su diversidad y dominancia de especies, tanto en la época de lluvias como la de secas; el valor de H' no varió significativamente por efecto de la época de muestreo (Tabla 5); sin embargo, el valor de H' promedio tendió a ser más bajo en lluvias que en secas (Fig. 12c).

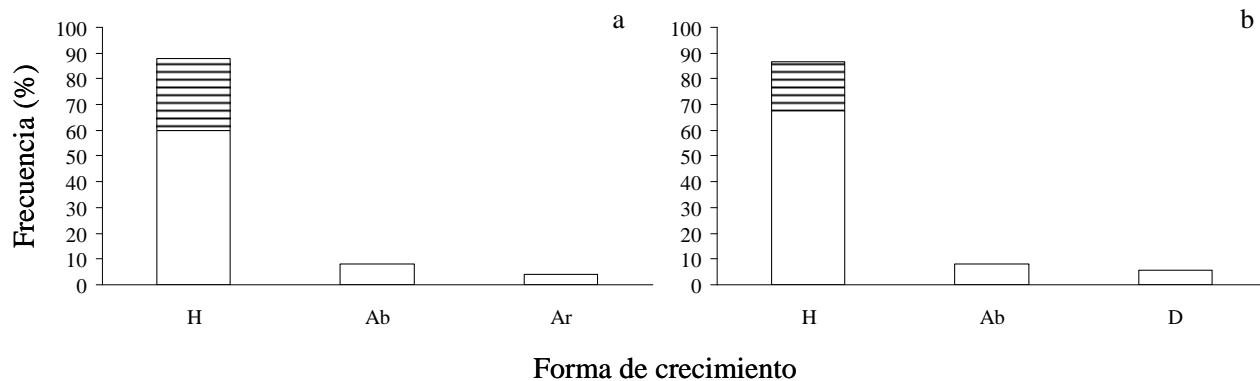




Figura 17. Porcentaje de especies por forma de crecimiento, representadas en el banco de semillas de los 12 campos agrícolas, encontradas en la época lluviosa (a; S = 25) y seca (b; S = 37). H = hierba, Ab = arbusto, Ar = árbol, D = desconocida. Las columnas de las hierbas (H) se dividen en:  gramíneas y  forbias.

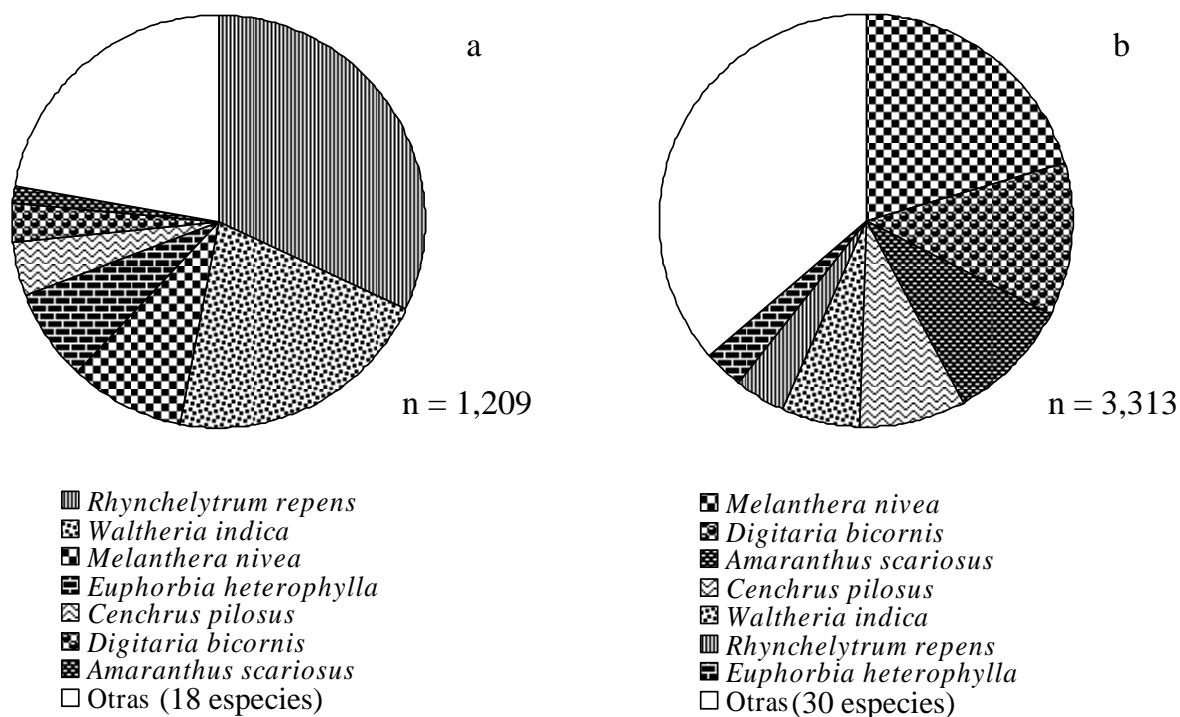


Figura 18. Proporción de semillas por especie en función del número total de semillas germinadas en el banco de semillas (a) en la época de lluvias y (b) en la época de secas, en los 12 campos agrícolas.

Tabla 6. Densidades de semillas germinadas/m² (\pm I.C. 95%) en los doce campos agrícolas en la época de lluvias y en la época de secas.

Número de campo agrícola	Final de la época de lluvias		Época de secas	
	Total de plántulas	Semillas germinadas/ m ²	Total de plántulas	Semillas germinadas/ m ²
C1	732	9104	758	9428
C2	131	1630	447	5560
C3	2	25	43	548
C4	12	149	7	87
Promedio		2726 \pm 6862		3906 \pm 7061
N1	36	448	6	75
N2	0	0	704	8756
N3	3	37	41	510
N4	38	473	158	1965
Promedio		239 \pm 128		2827 \pm 6419
R1	4	50	16	199
R2	65	808	509	6331
R3	115	1430	280	3470
R4	71	883	345	4291
Promedio		793 \pm 903		3573 \pm 4058
Promedio global		1253 \pm 1610		3435 \pm 2183

Tabla 7. Valores de los índices de diversidad y dominancia (\pm I.C. 95%) de las semillas germinadas en los 12 campos agrícolas al final de la época lluviosa, y en la época seca. Riqueza específica (S). Índice de diversidad de Shannon (H'). Índices de dominancia de Simpson (D) y Berger-Parker (d).

Campo agrícola	Época de lluvias				Época de secas			
	S	H'	D	d	S	H'	D	D
C1	13	1.46	0.34	0.50	22	1.22	0.13	0.19
C2	11	1.74	0.25	0.44	12	0.89	0.64	0.80
C3	1	0	1.00	1.00	13	2.07	0.16	0.34
C4	4	1.20	0.29	0.50	3	1.00	0.29	0.43
Promedio	7.25 ± 9.03	1.10 ± 1.20	0.47 ± 0.54	0.61 ± 0.41	12.50 ± 12.35	1.30 ± 0.85	0.30 ± 0.35	0.44 ± 0.41
N1	10	1.97	0.16	0.33	2	0.64	0.47	0.67
N2	0	0	0	0	25	2.04	0.19	0.32
N3	2	0.64	0.33	0.67	15	2.31	0.11	0.27
N4	7	1.62	0.20	0.32	14	1.85	0.22	0.31
Promedio	4.75 ± 7.27	1.05 ± 1.43	0.17 ± 0.19	0.33 ± 0.45	14 ± 14.98	1.71 ± 1.17	0.24 ± 0.22	0.39 ± 0.28
R1	3	1.04	0.17	0.50	6	1.63	0.17	0.31
R2	7	1.54	0.24	0.31	12	1.46	0.32	0.50
R3	12	1.45	0.42	0.64	15	1.83	0.21	0.34
R4	9	1.60	0.29	0.49	13	1.00	0.58	0.75
Promedio	7.75 ± 6	1.41 ± 0.40	0.28 ± 0.16	0.48 ± 0.22	11.5 ± 6.16	1.48 ± 0.56	0.32 ± 0.28	0.47 ± 0.32
Promedio global	6.58 ± 2.86	1.18 ± 0.41	0.31 ± 0.22	0.48 ± 0.22	12.67 ± 4.30	1.49 ± 0.34	0.29 ± 0.16	0.44 ± 0.19

4.6 Comparación del banco de semillas entre sitios con distinto tipo de suelo y época de muestreo

La densidad de semillas no fue afectada significativamente por efecto de la interacción tipo de suelo \times época de muestreo (Tabla 3). No obstante, la densidad tendió a ser más alta en la época de secas en los tres tipos de suelo (Fig. 10a). En el suelo cascajo la densidad de semillas fue de $2,726 \pm 6,862/m^2$ en lluvias y de $3,906 \pm 7,061/m^2$ en secas; en el suelo negro fue de $239 \pm 406/m^2$ en lluvias y $2,827 \pm 6,419/m^2$ en secas, y en el suelo rojo fue de $793 \pm 903/m^2$ en lluvias y $3,573 \pm 4,058/m^2$ en secas. La riqueza específica tampoco varió significativamente en función del tipo de suelo \times época de muestreo (Tabla 4). Sin embargo, en los tres tipos de suelo la riqueza tendió a ser mayor en la época de secas (Fig. 11a): la riqueza específica del suelo cascajo fue de 7.25 ± 9.03 en lluvias y 12.50 ± 12.35 en secas, en el suelo negro fue de 4.75 ± 7.27 en lluvias y 14.00 ± 14.98 en secas, y en el suelo rojo fue de 7.75 ± 6 en lluvias y 11.50 ± 6.16 en secas. Finalmente, el valor de H' del banco de semillas tampoco varió significativamente por efecto del tipo de suelo \times época de muestreo (Tabla 5), pero éste tendió a aumentar en la época de secas en los tres tipos de suelo (Fig. 12a): en el suelo cascajo fue de 1.10 ± 1.22 en lluvias y 1.30 ± 0.85 en secas, en el suelo negro fue de 1.05 ± 1.43 en lluvias y 1.71 ± 1.17 en secas, y en el suelo rojo fue de 1.41 ± 0.40 en lluvias y 1.48 ± 0.56 en secas.

4.7 Similitud entre los campos agrícolas

Es importante notar que la mayoría de los pares de campos con similitud alta no pertenecían al mismo tipo de suelo (a excepción de N1 y N4 en lluvias, y de R3 y R4 en secas). Además, ningún par de campos tuvo una similitud alta en ambas estaciones. De acuerdo con el índice de Jaccard (Tabla 8), los campos C2, N4 y R3 mantuvieron una mayor similitud entre el periodo de lluvias y el periodo de secas (53, 50 y 50%, respectivamente). De acuerdo con el índice de Sørensen, los sitios con mayor similitud fueron C1 y R3, con 48% de similitud para ambos casos (Tabla 9).

Los pares de sitios que compartieron más especies en la época de lluvias, de acuerdo con el índice de Jaccard, fueron N4 y R2 (55%), y C2 y R4 (54%) (Tabla 8). Con base en los valores del índice de similitud de Sørensen (Tabla 9), los campos agrícolas más similares fueron N1 y N4 (43%), y N4 y R2 (37%). Con base en el índice de similitud de Jaccard, los sitios que compartieron más especies en la época de secas fueron R3 y R4 (56%), C3 y N3 (47%), y C1 y N2 (47%); (Tabla 8). De acuerdo con los valores generados a partir del índice de similitud de

Sørensen (Tabla 9), los campos que compartieron especies con abundancias similares en la época seca, fueron: C3 y N3 (35%), C2 y R3 (36%), y N4 y R3 (39%).

Tabla 8. Valores del índice de similitud de Jaccard entre los 12 campos agrícolas en lluvias (parte superior derecha) y en secas (parte inferior izquierda). Los **porcentajes de la diagonal** representan la comparación del banco de semillas entre la época lluviosa y seca del mismo sitio.

Sitios	C1	C2	C3	C4	N1	N2	N3	N4	R1	R2	R3	R4
C1	40	14	8	31	44	0	7	11	23	25	39	22
C2	36	53	9	15	11	0	0	29	17	20	35	54
C3	40	19	0	25	0	0	0	14	0	14	8	0
C4	9	7	14	17	27	0	0	22	40	38	14	18
N1	9	8	15	25	9	0	9	21	30	21	22	19
N2	47	37	41	12	8	0	0	0	0	0	0	0
N3	42	17	47	13	13	38	6	13	0	29	17	0
N4	33	24	29	13	0	35	38	50	11	56	36	14
R1	17	20	12	13	0	19	11	5	13	11	15	33
R2	31	26	25	25	17	32	29	30	20	36	36	14
R3	42	29	27	6	6	33	30	38	11	35	50	24
R4	40	39	24	0	7	27	27	17	19	32	56	38

Tabla 9. Valores del índice de similitud de Sørensen cuantitativo entre los 12 campos agrícolas en lluvias (parte superior derecha) y en secas (parte inferior izquierda). Los **porcentajes de la diagonal** representan la comparación del banco de semillas entre lluvias y secas del mismo sitio.

Sitios	C1	C2	C3	C4	N1	N2	N3	N4	R1	R2	R3	R4
C1	48	9	1	3	6	0	0	2	1	4	6	4
C2	4	36	3	7	8	0	0	14	4	28	30	30
C3	9	7	0	29	0	0	0	5	0	6	3	0
C4	2	0	16	11	25	0	0	28	25	13	8	17
N1	2	0	12	31	5	0	5	43	20	5	16	19
N2	26	17	6	2	1	0	0	0	0	0	0	0
N3	8	20	35	25	13	6	5	10	0	9	5	0
N4	5	19	9	2	0	23	12	34	5	37	16	26
R1	2	4	10	9	0	4	11	1	10	3	5	11
R2	7	18	4	2	2	16	3	32	2	21	20	21
R3	9	36	6	1	1	23	8	39	2	26	48	17
R4	28	16	10	0	1	13	5	17	5	12	19	29

4.8 Clasificación de los campos con la integración de los datos de ambos muestreos

En la clasificación basada en la presencia de especies se encontraron dos grupos a un umbral de corte de 5 (Fig. 19a). El primero incluyó a los campos R3, N4, R2, R1, C4, N3, N1 y C3, los cuales no tuvieron ninguna especie común a todos ellos. El segundo grupo estuvo formado por los sitios R4, C2, N2 y C1, los cuales sí albergaron cinco especies en común.

En cuanto a la clasificación basada en la abundancia de las especies, a una distancia de disimilitud de 560 se distinguieron dos grupos, además de que el campo C1 quedó separado (Fig. 19b). El campo agrícola C1 estuvo compuesto por 25 especies, entre las que *Digitaria bicornis*, *Waltheria indica*, *Euphorbia heterophylla*, *Tithonia tubiformis* y *Tripsacum lanceolatum* fueron dominantes. El primer grupo estuvo conformado por los sitios R4, R2, N2 y C2 que compartieron tres especies, de las cuales *Cenchrus pilosus* fue muy abundante. El segundo grupo presentó a los sitios R3, N4, N1, N3, R1, C4 y C3, los cuales no tuvieron especies en común.

En general, la clasificación de los campos agrícolas, basada tanto en datos de presencia-ausencia como en la abundancia de las especies que conformaron el banco de semillas, no mostró ninguna relación con las categorías naturales de tipo de suelo. Sin embargo, en los resultados se encontró una tendencia al relacionar los años de uso de los campos agrícolas (Tabla 2) con la formación de grupos en la clasificación realizada con la integración de datos de ambos muestreos.

En la clasificación de presencia/ausencia de especies (Fig. 19a), como ya se mencionó, se observaron dos grupos. En el primero de ellos quedaron incluidos cuatro campos agrícolas con tiempos de cultivo de entre 10 y 65 años de cultivo. El otro grupo se pudo dividir, a su vez, en tres subgrupos (a una distancia de 4); el primero incluyó a los sitios N4 y R3, los cuales tenían 45 y 60 años de cultivo, respectivamente; el segundo subgrupo estuvo formado por los sitios R2, R1 y C4, los cuales tenían un año de uso, a excepción del sitio R2, que tenía 10 años bajo este uso; finalmente, el tercer subgrupo incluyó a los sitios N3, N1 y C3, éstos tenían un año de que comenzaron a ser cultivados.

En cuanto a la clasificación basada en los datos de abundancias (Fig. 19b), como se dijo arriba, se reconocieron dos grandes grupos: el primero incluyó sitios con un año de uso, con dos excepciones (R3 y N4, con 45 y 60 años de uso, respectivamente). En el segundo grupo quedaron incluidos sitios que tenían entre 10 y 65 años de cultivo.

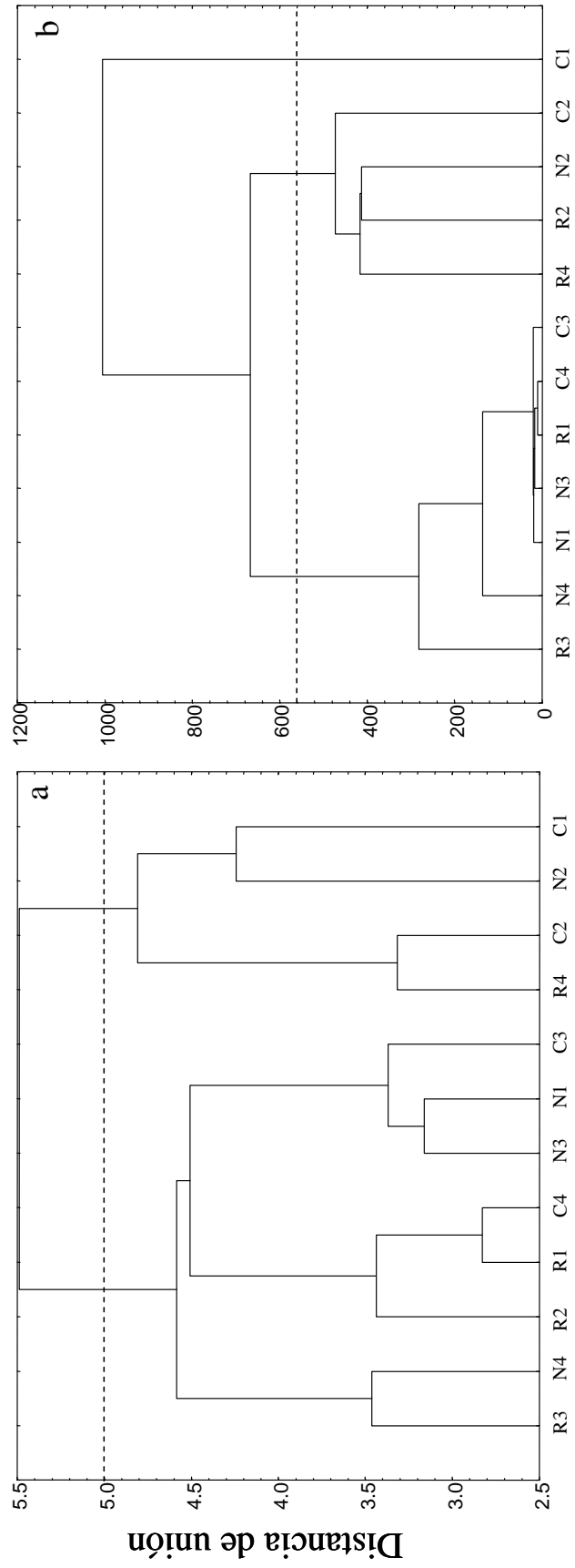


Figura 19. Clasificación de los 12 campos agrícolas (a) con base en presencia-ausencia de especies, (b) con base en la abundancia de las especies. Obtenidas con el método de Ward y usando distancias euclidianas.

4.9 Tiempo de uso vs. características del banco de semillas

Los resultados de la sección anterior permitieron apreciar la tendencia de agrupación de los sitios de acuerdo con el tiempo de uso. Por lo tanto, se procedió a analizar la posible correlación entre los años de uso de los campos agrícolas y las características del banco de semillas (valor de H' , densidad de semillas y riqueza específica) por medio de correlaciones no paramétricas de Spearman (Fig. 20).

El tiempo de uso de los campos agrícolas se relacionó significativa y positivamente con la densidad total de semillas/m² ($r = 0.71$, $P < 0.01$; Fig. 20a), así como con la densidad de semillas/m² de la época de secas ($r = 0.67$, $P < 0.05$; Fig. 20c). La densidad de semillas tendió a aumentar conforme al tiempo de uso. El tiempo de uso no se correlacionó significativamente con la riqueza específica del banco de semillas (Figs. 20d, e y f). Sin embargo, la Fig. 20d muestra una tendencia de la riqueza de especies a incrementar conforme aumenta el tiempo de uso de los campos. El valor de H' del banco de semillas tampoco se correlacionó significativamente con el tiempo de uso (Figs. 20g, h y i), pero el índice de diversidad global (Fig. 20g) y el de la época de secas (Fig. 20i) tendió a disminuir conforme aumentó el tiempo de uso de los campos.

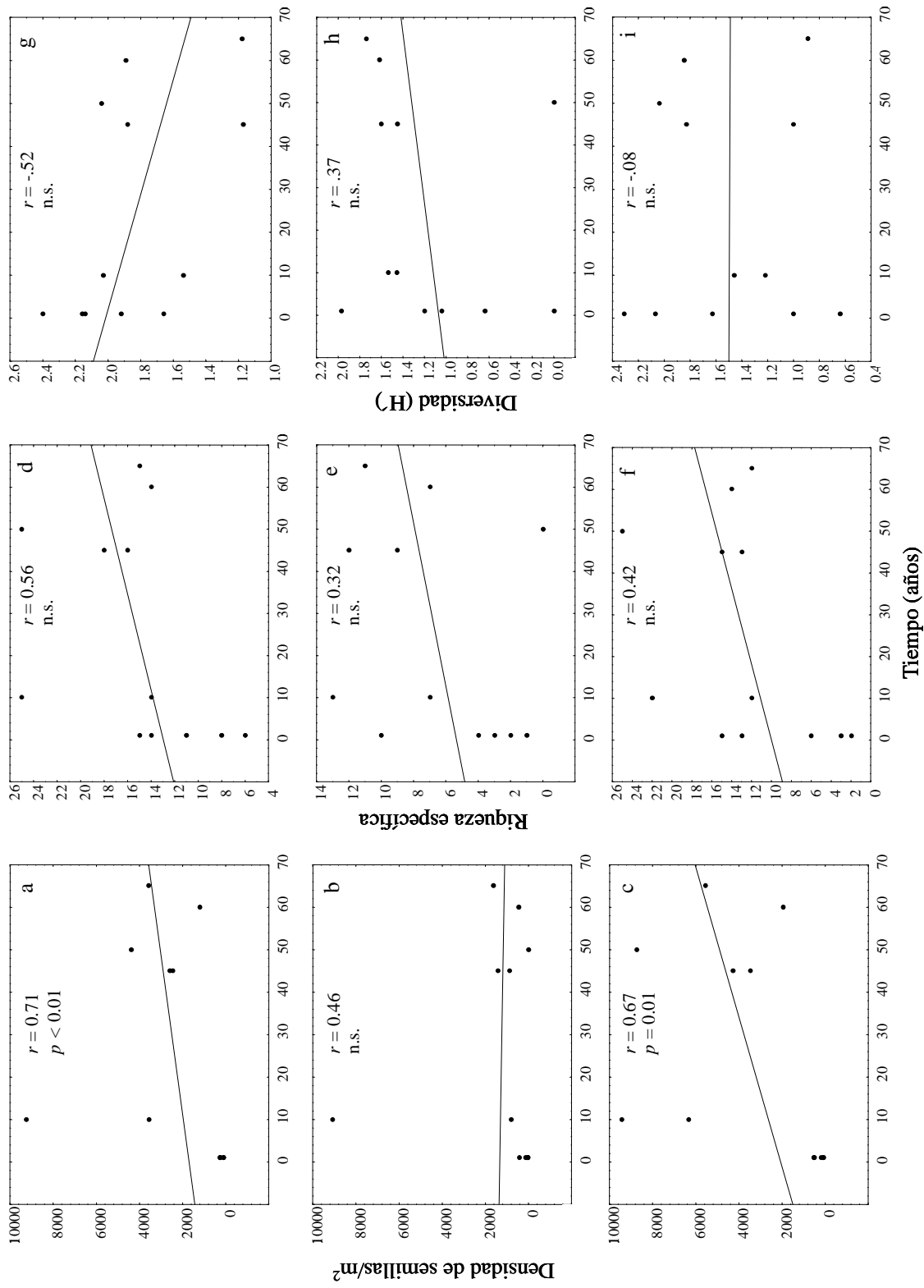


Figura 20. Correlaciones de Spearman entre el tiempo de uso de los campos agrícolas y la densidad total (datos agrupados de lluvias y secas) de semillas/m² (a), y las densidades promedio de semillas de lluvias (b) y secas (c); entre el tiempo de uso y la riqueza específica total (d), de lluvias (e) y secas (f); y entre el tiempo de uso y el valor de H' total (g), de lluvias (h) y secas (i).

V.- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 Patrón temporal de la germinación

La germinación de las semillas en el invernadero tuvo una duración de cuatro meses y medio para cada uno de los muestreos. Tanto el número de semillas germinadas como el número acumulado de especies en el banco de semillas se estabilizaron o tendieron a estabilizarse entre el segundo y tercer mes de riego. Esto indica que el tiempo de germinación fue suficiente para representar la composición y el tamaño del banco de semillas estudiado. Puede inferirse también que las semillas germinarían en la siguiente época lluviosa, debido a que éstas fueron sometidas a riego constante, además de que germinaron sin ningún tratamiento adicional.

5.2 Tamaño y composición del banco de semillas

Tanto la densidad total de semillas (2,344/m²) que pudieron germinar, como el número de especies (40) representadas en ellas, son valores intermedios respecto a otros reportados para campos agrícolas en regiones tropicales secas. Lemenih y Teketay (2006) encontraron 1,425 semillas/m² pertenecientes a 66 especies en el banco de semillas de campos agrícolas en un bosque tropical afromontano seco en Etiopía. En el banco de semillas de sitios sometidos a roza, tumba y quema en dos regiones de SBC, una en Yucatán y otra en Jalisco, Rico-Gray y García-Franco (1992) y Miller (1999) reportaron 1,815 semillas/m² representantes de 29 especies y 3,503 semillas/m² pertenecientes a 13 especies, respectivamente.

Entre las especies más abundantes de este estudio están *Melanthera nivea* (Asteraceae), *Rhynchelytrum repens* (Poaceae) y *Waltheria indica* (Sterculiaceae). Estas tres especies representan 39% del total de semillas germinadas. Dichas especies han sido reportadas como malezas en México (Villaseñor y Espinosa, 1998). El numeroso aporte de malezas en el banco de semillas puede modificar la flora del bosque original (Quintana-Ascencio *et al.*, 1996), debido a que estas plantas pueden ser poderosas competidoras gracias al rápido crecimiento de sus plántulas y a las altas tasas de crecimiento de sus poblaciones (Zimdahl, 1999). Sin embargo, también es posible que estas especies tengan efectos positivos, ya que podrían proporcionar microhábitats necesarios para el establecimiento de especies de etapas sucesionales más avanzadas (Uhl *et al.*, 1981).

En el estudio realizado en la misma región por Lebrija-Trejos *et al.* (2008) se encontró que *Waltheria indica* fue la especie dominante en los sitios sucesionales más jóvenes: en el sitio recién abandonado tuvo una abundancia relativa de 67%, y de 19% en el sitio con un año de abandono. Como ya se mencionó en este trabajo, *Waltheria indica* fue una de las especies dominantes y tuvo una abundancia relativa de 10%. Esto significa que la estructura y la composición de los sitios donde se inicia la sucesión en la región de Nizanda recibe un aporte importante del banco de semillas.

Fue posible observar que el banco de semillas de los campos agrícolas no contiene prácticamente nada del germoplasma de la SBC o de los principales tipos de vegetación de la región. Este estudio pone de manifiesto la necesidad de conservar el bosque nativo porque sus especies no pueden permanecer en los campos de cultivo.

5.3 Formas de crecimiento

Para campos agrícolas en bosques tropicales secos se ha reportado que las hierbas son la forma de crecimiento más común en el banco de semillas. Rico-Gray y García-Franco (1992) encontraron que 86% de las especies del banco de semillas correspondían a hierbas. Lemenih y Teketay (2006) reportaron un valor de 87% de especies de hierbas en el banco de semillas que estudiaron. En este estudio las hierbas fueron la forma de crecimiento predominante del banco de semillas, pues representaron 82.5% del total de especies. Esta proporción revela un alto aporte de las hierbas en el banco de semillas al inicio de la sucesión en los campos estudiados.

La dominancia de las hierbas en el banco de semillas de sitios alterados por actividades agrícolas puede deberse a distintos factores. El tamaño pequeño de las semillas les permite incorporarse de forma más sencilla al suelo (Zimdahl, 1999; Khurana y Singh, 2001). La reproducción anual y la rápida emergencia de sus plántulas facilitan su germinación junto con el cultivo o entre tiempos de cosecha y cultivo, incrementando su aporte de semillas a través del tiempo (Brenchley y Warington, 1930; Uhl *et al.*, 1982; Cavers y Benoit, 1989). En sitios que han sido quemados durante muchos años algunas semillas de hierbas toleran las altas temperaturas, y en algunos casos su germinación es estimulada por el fuego (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Khurana y Singh, 2001).

Entre las hierbas encontradas en el presente estudio, 62.5% fueron forbias, mientras que 20% correspondió a gramíneas. Otros autores han reportado porcentajes que varían entre 9.2 y

96.5% de gramíneas en sitios talados y quemados (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Miller, 1999). La fuente de dicho aporte puede ser el ganado que se introduce en los campos para eliminar los restos de la última siembra y en algunos casos para arar la tierra (Uhl *et al.*, 1982).

Por otro lado, el bajo número de especies leñosas en el banco de semillas puede deberse a que sus propágulos son aportados principalmente por adultos reproductivos, los cuales están ausentes en los campos agrícolas. También se puede deber a la vulnerabilidad de las semillas a la depredación al quedar expuestas, a la alta mortalidad de las semillas causada por hongos patógenos, o a la desecación por el viento, entre otros factores (Quintana-Ascencio 1996; Dalling *et al.*, 1998; Lemenih y Teketay, 2006). En esta tesis se registraron sólo cinco especies leñosas en el banco de semillas (cuatro arbustos y un árbol). Este resultado es muy similar a los de Rico-Gray y García-Franco (1992; cuatro especies) y Lemenih y Teketay (2006; seis especies), lo que permite concluir que el banco de semillas hace una contribución muy pequeña al desarrollo de este componente en la vegetación sucesional. Esto implica la necesidad de una dispersión eficiente de estos taxones hacia los rodales en sucesión.

Aunque en los sitios de menor edad de la cronosecuencia *Acacia cochliacantha* tuvo una baja abundancia relativa, los pobladores de Nizanda la han reconocido como una planta que participa en las etapas tempranas de la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Puede inferirse que esta especie forma un banco de semillas que puede estar presente desde el inicio de la sucesión, debido a que, como se mencionó en la sección anterior, fue la única especie arbórea encontrada en este estudio.

5.4 Heterogeneidad del banco de semillas

5.4.1 Efecto del tipo de suelo

Se ha sugerido que algunas características del suelo, como la textura y la estructura (contenido de agregados), afectan la dinámica del banco de semillas de campos agrícolas (Brenchley y Warrington, 1930; Paatela y Erviö, 1971; Pareja y Staniforth, 1985; Colosi *et al.*, 1986). Los tres suelos estudiados en esta tesis difirieron principalmente en su textura y pedregosidad. A pesar de esta disimilitud, no se encontraron patrones en la composición y en el tamaño del banco de semillas provocados por el tipo de suelo. Al utilizar los índices de Jaccard y Sørensen para evaluar la similitud entre sitios se encontró que los pares de sitios con similitud alta (> 40%) no

pertenecían al mismo tipo de suelo. Los análisis de clasificación mostraron que la agrupación de los sitios no correspondía al tipo de suelo que presentaban.

El análisis de varianza no detectó variación significativa sobre la diversidad, la densidad y la riqueza del banco de semillas debida al tipo de suelo. Sin embargo, los sitios con suelo cascajo tendieron a contener un número mayor de semillas: tuvieron cerca de 1,000 semillas/m² más que los sitios con suelo rojo y alrededor de 2,000 semillas/m² más que los sitios con suelo negro. Es importante notar que el intervalo de confianza del 95% fue muy grande para la densidad promedio de los tres tipos de suelo, debido a que en cada uno de los cuatro sitios representantes de cada tipo de suelo el número de semillas fue extremadamente variable. La diversidad y la riqueza promedios del banco de semillas fueron similares en los tres tipos de suelo, y no se detectó ninguna tendencia. Sin embargo, al igual que como ocurrió con la densidad, los valores de riqueza y diversidad del banco de semillas fueron muy diferentes para los 12 sitios.

Estos datos en conjunto permiten concluir que el banco de semillas de los distintos campos fue muy heterogéneo en cuanto a su riqueza, densidad y diversidad. Esta heterogeneidad, sin embargo, no está relacionada con las diferencias edáficas de los campos. La implicación de este resultado es que las diferencias edáficas entre los suelos y sus potenciales repercusiones en sus respectivos bancos de semillas no juegan un papel diferencial en la determinación del punto inicial de la sucesión y que, por lo tanto, el suelo no parece ser un factor capaz de influir en la variación de las rutas sucesionales sugeridas por la cronosecuencia.

5.4.2 Efecto del tiempo de uso de los campos

Debido a que se percibió que las características del banco de semillas podían estar influenciadas por el tiempo de uso de los sitios, se probó esta correlación. La densidad del banco de semillas se relacionó positivamente con el tiempo de uso de los campos agrícolas, en particular, la riqueza tendió a aumentar con este tiempo. Además, la dominancia también se incrementó directamente con el tiempo de uso y esto tuvo un efecto negativo sobre la diversidad. Por ejemplo, se encontró que en la época de secas los sitios C2 (65 años de uso) y R4 (45) estuvieron dominados por *Melanthera nivea* y *Digitaria bicornis*, respectivamente.

La heterogeneidad de los bancos de semillas estudiados parece deberse a que, después de que un sitio ha sido sometido a un disturbio (en este caso provocado por prácticas de roza, tumba y quema), la densidad y, por lo tanto, la riqueza del banco de semillas decrecen (Miller, 1999; Kennard, 2002; Lemenih y Teketay, 2006). Posteriormente, tanto la densidad como la riqueza del

banco de semillas aumentan con el tiempo de uso debido a que el reservorio de semillas está representado casi en su totalidad por especies sucesionales anuales; como ya se había sugerido, estas especies de plantas tienen ciclos de vida cortos adaptados a los tiempos de siembra y cosecha (Brenchley y Warington, 1930; Uhl *et al.*, 1982; Cavers y Benoit, 1989). En consecuencia, a partir de estos resultados es razonable pensar que si los sitios estudiados fueran abandonados (en realidad no se tiene el registro de si esto sucedió o no), ellos tendrían bancos de semillas diferentes, lo cual muy probablemente sería causado por el componente temporal de la historia de uso de los campos.

5.5 Cambios temporales del banco de semillas durante la época de secas

Para algunos sistemas tropicales estacionales se ha reportado un aumento en la densidad del banco de semillas durante la época seca (Garwood, 1983; Dalling *et al.*, 1997; Pérez y Santiago, 2001). Este comportamiento se ha explicado por la permanencia de algunas semillas con latencia estacional durante dicha época, porque algunas especies son dispersadas durante el periodo de secas, y porque algunas semillas pueden permanecer por largos periodos de tiempo enterradas en el suelo, ya que tienen una latencia impuesta (Garwood, 1989).

En el presente estudio el banco de semillas presentó cambios en su tamaño y composición entre temporadas. Dichos cambios consistieron en un aumento significativo de la riqueza del banco de semillas en los 12 sitios entre la época de lluvias y la de secas, así como una tendencia en el aumento de la densidad y la diversidad de semillas en la época de secas. A su vez, las características del banco de semillas de los tres tipos de suelo también tendieron a aumentar durante la época de secas. El banco de semillas, por lo tanto, se enriqueció y aumentó desde el momento de la cosecha (fin de lluvias) hasta el momento en que podrían haber germinado las semillas del banco (justo antes del comienzo de lluvias), si los campos hubieran sido abandonados.

El banco de semillas de los distintos sitios difirió entre las dos fechas de muestreo; sólo los campos C1, C2, N4 y R3 tuvieron una similitud cercana a 50% (índices de Jaccard y Sørensen). La similitud entre pares de sitios no fue igual entre ambas estaciones; en particular, los pares de sitios no mantuvieron una alta similitud durante la época de secas. Además, los intervalos de confianza del 95% de la densidad, la riqueza y la diversidad promedios del banco de semillas no se redujeron durante la época de secas sino que, por el contrario, en algunos casos

tendieron a aumentar. Si bien el banco de semillas se enriqueció y aumentó durante la época de secas, estos cambios no fueron lo suficientemente grandes como para hacer que el banco de semillas de los diferentes sitios se hiciera más parecido durante la época de secas. En otras palabras, una gran parte de las diferencias observadas entre los bancos de los sitios al final de las lluvias se mantiene hasta el final de las secas.

Es posible que en los bancos de semillas estudiados esté representada más de una estrategia de banco. Es difícil, sin embargo, determinar qué estrategias se presentaron específicamente en cada uno de los bancos de semillas, debido a que para ello haría falta conocer las características específicas de las semillas que lo componen (tipo de latencia, tiempo de dispersión, etc.). Sin embargo, a partir del comportamiento de *Melanthera nivea*, *Amaranthus scariosus* y *Cenchrus pilosus* puede inferirse que tienen una estrategia transitoria en el banco de semillas, debido a que sus semillas se distribuyeron en los tres tipos de suelo, además sus abundancias aumentaron notablemente en la estación seca (Garwood, 1989).

Finalmente, vale la pena señalar una observación realizada en el campo N2, que puede arrojar luz sobre la heterogeneidad espacial y temporal del banco de semillas. Al igual que la mayoría de los sitios estudiados, allí aumentaron la riqueza y la densidad en la época de secas. Sin embargo, en este sitio el cambio fue extraordinario, ya que en las charolas correspondientes al muestreo realizado en la época de lluvias no germinó nada en dicho campo, mientras que en el muestreo realizado en la época seca la densidad promedio fue de 8,756 semillas/m² pertenecientes a 25 especies; este valor representó la mayor riqueza de especies en la época de seca y el segundo en densidad de semillas. Esto puede deberse a que el campo fue fumigado en la última cosecha, y este factor pudo haber sido responsable de la nula germinación de semillas en el primer muestreo. Posteriormente, al rotar la tierra para el siguiente cultivo, es probable que algunas semillas que se encontraban enterradas a mayor profundidad hayan quedado en la parte de arriba y de este modo hayan estado en condiciones de germinar en el segundo muestreo de suelo.

5.6 Conclusiones

El banco de semillas tuvo un aporte numeroso de especies herbáceas. Muchas de ellas son malezas que tienden a aumentar en riqueza y densidad de semillas, pero a disminuir en diversidad, conforme avanza el tiempo de uso del campo agrícola. Las especies más abundantes

en el banco de semillas fueron *Melanthera nivea*, *Rhynchelytrum repens* y *Waltheria indica*. Estas tres especies han sido reportadas como malezas. El banco de semillas de los campos agrícolas no contuvo prácticamente nada del germoplasma de la SBC.

No se encontró un patrón de variación del banco de semillas relacionado con las características edáficas de los campos. Por lo tanto, el suelo no parece ser un factor que influya en la heterogeneidad del banco de semillas al inicio de la sucesión. Por el contrario, el tiempo de uso de los campos agrícolas parece ser uno de los factores que determina las características del banco de semillas, variable que no fue considerada al inicio del estudio. Por lo tanto, queda señalada la necesidad de incorporar variables ligadas a la actividad humana en el estudio de la configuración de los bancos de semillas en regiones tropicales estacionalmente secas.

LITERATURA CITADA

- Anónimo. 1981. Atlas Nacional del Medio Físico. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F., 223 pp.
- Baskin C.C. y J.M. Baskin. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, 666 pp.
- Benoit, D.L., N.C. Kendel y P.B. Cavers. 1989. Factor influencing the precision of soil seed bank estimates. *Canadian Journal Botany*, 67: 2833-2840.
- Brenchley, W.E. y K. Warington. 1930. The weed seed population of arable soil. I. Numerical estimation of viable seeds and observations on their natural dormancy. *Journal of Ecology*, 18: 235-272.
- Burgos, A. y J.M. Maass. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104: 475-481.
- Cavers, P.B. y D.L. Benoit. 1989. Seed banks in arable land. En: M. A. Leck, V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, pp. 309-328.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre, S.C., México, D.F., 847 pp.
- Chao, A., R.L. Chazdon, R.K. Colwell y T.-J. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8: 148-159.
- Chapman, C.A. y L.J. Chapman. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from East Africa. *Conservation Biology*, 13: 1301-1311.
- Colosi, J.C., P.B. Cavers y M.A. Bough. 1988. Dormancy and survival in buried seeds of proso millet (*Panicum miliaceum*). *Canadian Journal Botany*, 66: 161-168.
- Colwell, R.K. 2006. EstimateS, Version 8.0 Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. (Software). Freeware for Windows and MacOS.
- Csontos, P. y J. Tamás. 2003. Comparisons of soil seed bank classification systems. *Seed Science Research*, 13: 101-111.

- Cubiña, A. y T.M. Aide. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica*, 33: 260-267.
- Dalling, J.W. 2002. Ecología de semillas. En: Guariguata, M. y G. Catan (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica, pp. 345-375.
- Dalling, J.W., M.D. Swaine y N.C. Garwood. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*, 79: 564-578.
- Drury, W.H. e I.C.T. Nisbet. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*, 54: 331-368.
- Ewel, J., C. Berish, B. Brown, N. Price y J. Raich. 1981. Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. *Ecology*, 62: 816-829.
- Garwood, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53: 159-181.
- Garwood, N.C. 1989. Tropical soil seed banks. En: M.A. Leck, V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, pp. 149-209.
- Gómez-Pompa, A. y W.B. Ludlow. 1976. Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. En: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, R.S. del Amo y C.A. Butanda (eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración en Selvas Altas en Veracruz*. Continental, México, D.F., pp.11-30.
- Grime, J.P. 1982 *Estrategias de Adaptación de las Plantas y Procesos que Controlan la Vegetación*, Limusa, México, D.F, 291 pp.
- Guevara, S.S., P. Moreno-Casasola y G. Sánchez-Ríos. 2005. Soil seed banks in the tropical agricultural fields of Los Tuxtlas, Mexico. *Tropical Ecology*, 46: 219-227.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, 892 pp.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 31: 229-242.
- Horn, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 25-37.
- Hyatt, L.A. y B.B. Casper. 2000. Seed bank formation during early secondary succession in a temperate deciduous forest. *Journal of Ecology*, 88: 516-527.
- Kellman, M.C. 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. *Journal of Applied Ecology*, 11: 669-677.

- Kennard, D., K. Gould, F.E. Putz, T.S. Fredericksen y F. Morales. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 162: 197-208.
- Kent, M. y P. Coker. 1992. *Vegetation Description and Analysis: a Practical Approach*. Wiley, Chichester, 363 pp.
- Khurana, E. y J.S. Singh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation*, 28:39-52.
- Krebs, C.J. 1978. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper, Nueva York, 678 pp.
- Krohne, D.T. 1998. *General Ecology*. Wadsworth, Belmont, California, 722 pp.
- Lebrija-Trejos, E. 2001. *Análisis Estructural de la Vegetación Ribereña en la Región de Nizanda, Oaxaca, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 133 pp.
- Lebrija-Trejos, E. 2004. *Secondary Succession in a Tropical Dry Forest of Southern Mexico*. Tesis de Maestría. Wageningen University, Wageningen, Holanda, 68 pp.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. Pérez-García y J.A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, doi:10.1111/j.1744-7429.2008.00397.x
- Lemenih, M. y D. Teketay. 2006. Changes in soil seed bank composition and density following deforestation and subsequent cultivation of a tropical dry Afromontane forest in Ethiopia. *Tropical Ecology*, 47: 1-12.
- Luzuriaga, L., A. Escudero, J.M. Olano y J. Loidi. 2005. Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Ecology*, 27: 57-66.
- Maass, J.M., C.F. Jordan y J. Sarukhán. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *Journal of Applied Ecology*, 25: 595-607.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing. Oxford, 256 pp.
- Marod, D., U. Kutintara, H. Tanaka y T. Nakashizuka. 2002. The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology*, 161: 41-57.

- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia*, 28: 581-589.
- Miller P.M. 1999. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of Western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 179-188.
- Miller, P.M. y J.B. Kauffman. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 30: 538-546.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-179.
- Murphy, P. y A. Lugo. 1986. The ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 67-88.
- Odum, E.P. 1959. *Fundamentals of Ecology*. W. B. Saunders, Filadelfia, 546 pp.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- Paatela, J. y L.R. Erviö. 1971. Weed seeds in cultivated soils in Finland. *Annales Agriculturae Fenniae*, 10: 144-152.
- Pareja, M.R. y D.W. Staniforth. 1985. Seed-soil microsite characteristics in relation to weed seed germination. *Weed Science*, 33: 190-195.
- Parker, V.T., R.L. Simpson y M.A. Leck. 1989. Pattern and process in the dynamics of seed banks. En: Leck, M.A., V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, pp. 367-384.
- Pérez, E.M. y E.T. Santiago. 2001. Dinámica estacional del banco de semillas en una sabana en los llanos centro-orientales de Venezuela. *Biotropica*, 3: 435-446.
- Pérez-García, E.A. 2008. *Análisis Ecológico-Biogeográfico de la Diferenciación Florística en un Paisaje Complejo en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 215 pp.
- Pérez-García, E.A. y J.A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology*, 175: 147-163.
- Pérez-García, E.A., J.A. 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., J.A. Meave y J.A. Gallardo-Cruz. 2005. Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. En:

- G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades α , β y γ* . CONABIO, Sociedad Entomológica Aragonesa, Diversitas-México, Zaragoza, España, pp. 123-142.
- Pickett S.T. y M.J. McDonell. 1989. Seed Bank Dynamics in Temperate Deciduous Forest. En: Leck, M.A., V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, California, pp. 123-147.
- Quintana-Ascencio, P.F., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez y M. Martínez-Icó. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas. México. *Biotropica*, 28: 192-209.
- Ramírez-Marcial N. y M. González-Espinosa. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosque de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana*, 20: 59-75.
- Rico-Gray, V. y J. García-Franco. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 3: 617-624.
- Rodrigo-Álvarez, L. 1994. *Geografía General del Estado de Oaxaca*. Carteles Editores, Oaxaca, 456 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F., 432 pp.
- Siebe, C., R. Janh y K. Stahr. 1996. *Manual para la Descripción y Evaluación Ecológica de Suelos en el Campo*. Publicación especial no. 4. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C. México, D.F., 57 pp.
- Simpson, R., M.A. Leck y V.T. Parker 1989. Seed banks: General concepts and methodological Issues. En: Leck, M.A., V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, pp. 3-8.
- Skoglund, J. 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 3: 357-360.
- StatSoft, Inc. 2001. *Statistica for windows*. Tulsa.
- Stiling, P. 2002. *Ecology: Theories and Applications*. Prentice Hall, Upper Saddle River, Nueva Jersey, 403 pp.
- Thompson, K. y J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67: 893-921.

- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94: 133-142.
- Uhl, C. y K. Clark. 1983. Seed ecology of selected amazon basin successional species. *Botanical Gazette*, 3: 419-425.
- Uhl, C., R. Buschbacher y E.A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia I.- Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*, 76: 663-681.
- Uhl, C., H. Clark y K. Clark. 1982. Successional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the Upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Biotropica*, 4: 249-254.
- Uhl, C., K. Clark, H. Clark y P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the Upper Río Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 69: 631-649.
- Vickery, L.M. 1987. *Ecología de Plantas Tropicales*. Limusa, México, D.F., 232 pp.
- Villaseñor, R.J. y G.F. Espinosa. 1998. *Catálogo de Malezas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario y Fondo de Cultura Económica, México, D.F., 449 pp.
- Vincent, E.M. y P.B. Cavers. 1977. The effects of wetting and drying on the subsequent germination of *Rumex crispus*. *Canadian Journal Botany*, 56: 2207-2217.
- Walter, H. 1977. *Zonas de Vegetación y Clima*. Omega, Barcelona, 245 pp.
- Wijdeven, J.S.M. y M.E. Kuzee. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology*, 8: 414-424.
- Wild, A. 1993. *Soils and the Environment: an Introduction*. Cambridge University Press, Cambridge, 287 pp.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, Nueva Jersey, 663 pp.
- Zimdahl, R.L. 1999. *Fundamentals of Weed Science*. Academic Press, San Diego, 556 pp.

Apéndice I. Abundancias de las especies de plantas registradas en el banco de semillas de los 12 campos agrícolas. Muestreo I = lluvias (noviembre). Muestreo II = secas (marzo).

Especie	Campo														
	C1	C2	C3	C4	ΣC	N1	N2	N3	N4	ΣN	R1	R2	R3	R4	ΣR
Amaranthaceae															
<i>Amaranthus scariosus</i> Benth	11				11	4				4			4		4
Asteraceae															
<i>Melanthera nivea</i> (L.) Small		58			58			9		9		20	7	13	40
<i>Tithonia tubiformis</i> (Jacq.) Cass.	1				1								1	1	1
Caparaceae															
<i>Polanisia viscosa</i> (L.) D.C.	14	8			22	3		3		3	2		4	7	13
Caryophyllaceae															
<i>Caryophyllaceae</i> sp. 01	7				7		1			1		15	2		17
Euphorbiaceae															
<i>Chamaesyce hirta</i> (L.) Millsp.	15				15								3		3
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.		12			12			1		1		2	74		76
Fabaceae															
<i>Crotalaria incana</i> L.													1		1
<i>Galactea</i> sp.		2			2									2	2
<i>Rhynchosia minima</i> (L.) D. C.		1			1			1		1			4		4
Malvaceae															
<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	28			1	29		1			1		2			2
<i>Sida aggregata</i> C. Prels.		1			1									2	2
Mimosaceae															
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	2				2										
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.		2			2										
Poaceae															
<i>Cenchrus pilosus</i> Kunth	16	16	2	3	37			1		1		5	6		11
<i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. A Schult.		1			1									35	35
<i>Leptochloa mucronata</i> (Michx.) Kunth										1					
<i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) C. E. Hubb.	363			6	369		3		7	10	1	1		5	7
<i>Tragus berteronianus</i> Schultes	23				23		6			6					
<i>Tripsacum lanceolatum</i> Rupr. ex Benth								2		2		20	2		22
<i>Urochloa fasciculata</i> (Sw.) R. D. Webster									12	24					

Apéndice I.- Continuación

Especie	Campo														
	C1	C2	C3	C4	ΣC	N1	N2	N3	N4	ΣN	R1	R2	R3	R4	ΣR
<i>Portulaca pilosa</i> L.	1					1									
Rubiaceae															
<i>Miracarpus hirtus</i> (L.) DC.	32														
Sterculiaceae															
<i>Waltheria indica</i> L.	219	18	2	2	4	4					1	7	4		
Tiliaceae															
<i>Corchorus orinocensis</i> Kunth		12												2	

Muestreo II

Especie	Campo														
	C1	C2	C3	C4	ΣC	N1	N2	N3	N4	ΣN	R1	R2	R3	R4	ΣR
<i>Trianthema portulacastrum</i> L.	1		2		6	6	169		6	175			3		3
Amaranthaceae															
<i>Amaranthus scariosus</i> Benth	58		3	61	61	228	228	1	2	131			30		30
Asteraceae															
<i>Melanthera nivea</i> (L.) Small		357	1	358	358	69	69	1	49	119		75	95	35	205
<i>Simsia lagascariformis</i>						3	3			3					
Caesalpinaceae															
<i>Senna uniflora</i> (Mill.) H.S.Irwin et Barneby	1			1	1										
Caparaceae															
<i>Polanisia viscosa</i> (L.) D.C.	5	3		8	8	1	1			1		4	4	4	8
Caryophyllaceae															
Caryophyllaceae sp01	4		1	3	8	2	2	3	1	6	1	97			98
Euphorbiaceae															
<i>Chamaesyce hirta</i> (L.) Millsp.	28	1		29	29			11	3	14			6	3	9
<i>Chamaesyce villifera</i> (Scheele) Small	3			3	3			1		1	1	1	1	2	4
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	1	25		26	26	2	2	2	2	4			67		67
Fabaceae															
<i>Crotalaria incana</i> L.						2	2			2			1	1	2
<i>Galactea</i> sp.															
<i>Phaseolus</i> sp.											1				1
<i>Rhynchosia minima</i> (L.) D. C.								5	5	5		2	41	5	48

Apéndice I.- Continuación

Especie	Campo													Σ R					
	C1	C2	C3	C4	Σ C	N1	N2	N3	N4	Σ N	R1	R2	R3		R4				
Malvaceae																			
<i>Herissantia crispa</i> (L.) Brizicky	1		3		4			1		1									1
<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	17	1	4	3	25	2	11	7		20		1							11
<i>Sida aggregata</i> C. Prels.	1	11	1		13		6			6			5	6	4				4
Mimosaceae																			
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.		13			13		1			1	4								1
Passifloraceae																			
<i>Passiflora foetida</i> var. <i>hirsutissima</i> L.							13			13		1							253
Poaceae																			165
<i>Cenchrus pilosus</i> Kunth	14	1			15		9		6	15		253							
<i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. A Schult.	113				113		12	2		14	5		1	159					
<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) Vign. ex							15	1		16									1
<i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) C. E. Hubb.	116		9		125		1	3	2	6									70
<i>Tragus berteronianus</i> Schultes	91		1		92		83	1	8	92				1					
<i>Tripsacum lanceolatum</i> Rupr. ex Benth				1	1		1		49	50		49	21						
<i>Urochloa fasciculata</i> (Sw.) R. D. Webster		4			4		51	2	23	76									
Portulacaceae																			
<i>Portulaca pilosa</i> L.			2		2		11	5		16									5
Rubiaceae																			
<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	147				147			1	1	2		4	1						
<i>Spermacoce confusa</i> Rendle	8				8														17
Scrophulariaceae																			
<i>Capraria biflora</i> L.	21		1		22	4	2	1		7		14	1	2					
Solanaceae																			
<i>Solanum adscendens</i> Sendtn	1				1		1			1									36
Sterculiaceae																			
<i>Waltheria indica</i> L.	125	14	15		154		7			7	2	8	2	24	8				
Tiliaceae																			
<i>Corchorus orinocensis</i> Kunth	1	16			17		3			3	3	3		2					1
Desconocida sp. 01							1			1									
Desconocida sp. 02																			
Desconocida sp. 03	1	1			2				1	1									1
Desconocida sp. 04			1		1									1					1

Apéndice II

Ilustraciones de las 40 morfoespecies encontradas en el banco de semillas.



Trianthera portulacastrum



Amaranthus scariosus



Melanthera nivea



Simsia lagascarformis



Tithonia tubiformis



Senna uniflora



Polanisia viscosa



Caryophyllaceae sp. 01



Chamaesyce hirta



Chamaesyce villifera



Euphorbia heterophylla



Crotalaria incana



Galactea sp.



Phaseolus sp.



Rhynchosia minima



Herissantia crispata



Malvastrum americanum



Sida aggregata



Acacia cochliacantha



Desmanthus virgatus



Passiflora foetida



Cenchrus pilosus



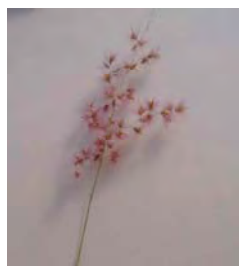
Digitaria bicornis



Eragrostis cilianensis



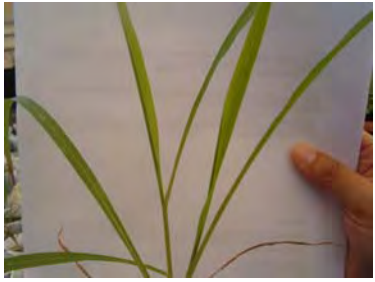
Leptochloa mucronata



Rhynchelytrum repens



Tragus berteronianus



Tripsacum lanceolatum



Urochloa fasciculata



Portulaca pilosa



Mitracarpus hirtus



Spermacoce confusa



Capraria biflora



Solanum adscendens



Waltheria indica



Corchorus orinocensis



Desconocida sp. 01



Desconocida sp. 02



Desconocida sp. 03



Desconocida sp. 04