



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Variación del banco de semillas a lo largo de la
sucesión secundaria en un bosque tropical
caducifolio del sur de 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 :

ALEJANDRA MENA GALLARDO



FACULTAD DE CIENCIAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Variación del banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria de un bosque tropical caducifolio del sur de México

realizado por **Mena Gallardo Alejandra** con número de cuenta **4-0301717-5** quien ha decidido titularse mediante la opción de **tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders

Propietario Dra. Patricia Balvanera Levy

Propietario Tutor Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Suplente Dra. Mariana Hernández Apolinar

Suplente Dr. Eduardo Alberto Pérez García

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Atentamente,

“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU ”

Ciudad Universitaria, D. F., a 18 de marzo de 2009

EL COORDINADOR DEL COMITÉ ACADÉMICO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

DR. PEDRO GARCÍA BARRERA

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

DEDICATORIA

A mi Mamá por su incondicional apoyo, sus consejos amorosos y su paciencia infinita.

A mi Papá por su apoyo constante y sus consejos oportunos.

A Mamá grande y Papá grande con todo mi cariño y amor.

A mi querido hermano Ricardo un ejemplo a seguir.

A la Bisha y a Gala por escucharme atentamente y brindarme su cariño en los momentos más difíciles.

A Liz por darme ánimos para seguir adelante.

A Abril, Roman, Rochi, Bob, Quique, Karla, Claudia y Lizzette, mis grandes y queridos amigos.

A la naturaleza, mi inspiración.

AGRADECIMIENTOS

A mi asesor Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por la confianza que me tuvo durante todo el proceso de la elaboración de mi tesis, desde el planeamiento de la salida al campo hasta la culminación de la misma.

A mis sinodales los Drs. Eduardo Pérez, Consuelo Bonfil, Mariana Hernández, Patricia Balvanera por sus correcciones y consejos que permitieron enriquecer mi tesis.

Al Dr. Eduardo Alberto García Pérez por su gran ayuda en la identificación de las especies y por su indudable disponibilidad para la discusión de asuntos teóricos de mi tesis.

Al Biól. Marco Antonio Romero por su gran ayuda con todo lo relacionado a cómputo, por su amable atención y sus invaluable advertencias.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por el invaluable conocimiento que me ha compartido y por su amplia diversidad que constantemente enriquece mis sueños.

Al INIFAP, específicamente al Dr. Héctor Benavides y al Ing. Francisco Camacho, por haber puesto a mi disposición un invernadero en sus instalaciones de Coyoacán donde se mantuvieron las muestras de suelo durante la germinación de las semillas. A ambos agradezco muy sinceramente, además, por su apoyo y consejos que me brindaron durante el tiempo que duró mi trabajo en el INIFAP.

A la Biól. Patricia Olgún Santos quien amablemente gestionó el uso de un espacio en el invernadero de la Facultad de Ciencias, donde fueron colocadas algunas plántulas para favorecer su crecimiento hasta poder ser determinadas.

Al la Dra. Martha Martínez Gordillo y a los Maestros en Ciencias, Ramiro Cruz Durán, Jaime Jiménez Ramírez y Beatriz González Hidalgo por su ayuda en la determinación de varias especies halladas en el banco de semillas.

Este estudio contó con apoyo financiero de los siguientes proyectos: CONACYT- SEMARNAT-2002-C01-0267, PAPIIT IN221503-3 y PAPIIT IN216007-3. A través de los dos primeros, el Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología y la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México otorgaron becas que hicieron posible la realización del estudio.

A mis padres por su invaluable apoyo y su paciencia infinita.

A Alberto Cruz Gallardo por su apoyo, sus consejos, su amistad, por las incontables pláticas sobre el quehacer científico y por haberme abierto amigablemente las puertas del laboratorio.

A mi gran amiga Claudia por su amistad, comprensión, tolerancia, perseverancia y por todos aquellos buenos momentos que atesoro en mi corazón.

A Edgar por sus incontables asesorías en estadística y su gran ayuda con los programas estadísticos.

A Rodrigo por su ayuda y compañía durante el riego de las muestras en el INIFAP.

A todos mis amigos: Claudia, Lizzette, Gerardo, Omar e Iván, por su gran ayuda con el muestreo de mi tesis.

A Nizanda por su gran amabilidad.

RESUMEN

La regeneración natural de los bosques tropicales caducifolios continúa siendo un enigma no completamente resuelto, sobre todo tratándose de la contribución relativa de las diferentes estrategias de regeneración a dicho proceso. Aunque muchas especies de estos bosques son capaces de rebrotar, el aporte del rebrote a la sucesión secundaria está casi completamente limitado a la etapa inicial del proceso, por lo que la colonización de nuevas especies en etapas posteriores depende en gran medida del banco de semillas y de la lluvia de semillas. El objetivo de este estudio fue conocer el papel del banco de semillas en la regeneración a lo largo de la sucesión secundaria de un bosque tropical caducifolio del sur de México. Se tomaron 16 muestras de suelo (8 cm de diám. × 4.5 cm de profundidad) en 17 parcelas derivadas de campos agrícolas abandonados que forman una cronosecuencia sucesional (0 a *ca.* 60 años y un sitio de bosque maduro). Las muestras, obtenidas al final de las temporadas lluviosa (noviembre) y seca (abril), fueron extendidas en charolas sobre un sustrato de agrolita/vermiculita, dispuestas en cuatro bloques dentro de un invernadero, y regadas periódicamente. Cada semana, durante cuatro meses, se hizo un registro de las plántulas emergidas, tanto para las muestras de lluvias como para las de secas. La determinación específica de las plántulas (o la distinción de morfoespecies) permitió conocer la composición del banco de semillas y calcular la riqueza de especies ($S_{TOTAL} = 111$ morfoespecies, de las cuales 60 se determinaron a nivel de especie, 71 a género y 85 a familia) y la densidad de semillas ($N_{TOTAL} = 4,571$ en 2.73 m^2), por parcela y por estación. La riqueza y la densidad fueron mayores en la temporada seca ($S = 101$; 2,761 semillas) que en la lluviosa ($S = 49$; 1,877 semillas). Estas dos variables también fueron mayores en los sitios jóvenes que en los de etapas más avanzadas de la sucesión. En el banco de semillas dominaron hierbas de las familias Asteraceae, Malvaceae y Poaceae; los árboles fueron escasos (9 especies), siendo la pionera *Mimosa acantholoba* dominante en los sitios de edades intermedias. Se registraron algunas especies características del bosque tropical caducifolio, entre ellas cuatro árboles, aunque con densidades muy bajas. El banco de semillas al estar dominado por especies secundarias juega un papel importante en las primeras etapas de la regeneración del bosque, sin embargo, su papel parece ser más limitado en las etapas más avanzadas de la sucesión.

Palabras clave: estrategias de regeneración, regeneración natural, selva baja caducifolia, sucesión secundaria, Oaxaca.

ABSTRACT

Natural regeneration in tropical dry forests is still an incompletely solved enigma, particularly regarding the relative contribution to the process of different regeneration strategies. Although many species typical of these forests are capable of resprouting, the contribution of resprouts to secondary succession is almost completely limited to the initial stages of the process; thus colonization of new species may depend more on seed bank and seed rain. The aim of this thesis was to describe seed bank characteristics along a secondary succession in a tropical dry forest of southern Mexico. Sixteen soil samples (8 cm in diameter \times 4.5 cm deep) were collected from 17 fallows derived from abandoned fields where slash and burn agriculture had been previously practiced, all of which form a successional chronosequence (0 to *ca.* 60 years, plus a mature forest site). The samples, obtained both at the end of the rainy (November) and the dry (April) season, were spread in trays over a mixture of agrolite/vermiculite, arranged in four blocks in a greenhouse, and watered periodically. During four months emerged seedlings were recorded weekly, for each season. Determination to species (or recognition of morphotypes) of seedlings allowed to know seed bank composition and to assess species richness ($S_{TOTAL} = 111$ morphospecies, of which 69 were determined to species level, 71 to genera and 84 to family) as well as seed density ($N_{TOTAL} = 4,571$ seeds in 2.73 m^2), by fallow and by season. Richness and density were larger in the dry season ($S = 101$; 2,761 seeds) than in the rainy season ($S = 49$; 1,877 seeds). Both variables were also larger in younger sites than in those of more advanced successional age. The seed bank was dominated by herbs belonging to the Asteraceae, Malvaceae and Poaceae families; trees were scanty (9 species), with the pioneer *Mimosa acantholoba* being dominant in fallows of intermediate age. Some primary forest species were recorded in the seed bank, among them four trees, albeit with very low densities. Since the seed bank is dominated by secondary species it plays a very important role to regeneration during the early stages of succession. In contrast, its role at the final stages of regeneration is very limited.

Key words: natural regeneration, regeneration strategies, seasonally dry forest, secondary succession, tropical dry forest, Oaxaca.

INDICE

AGRADECIMIENTOS	<i>ii</i>
RESUMEN	<i>iii</i>
ABSTRACT	<i>iv</i>
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Presentación del estudio	1
1.2 Estrategias de regeneración	2
1.2.1 Banco de semillas	3
1.3 Disturbio	7
1.4 Sucesión secundaria	8
1.5 El banco de semillas al inicio de la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados	9
1.6 El banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados	11
1.7 Planteamiento del problema e hipótesis	13
1.8 Objetivos	14
II. MÉTODO	15
2.1 Localización del área de estudio	15
2.2 Sitios de muestreo	16
2.3 Muestreo	17
2.4 Evaluación del banco de semillas	18
2.4.1 Germinación	18
2.5 Análisis de datos	19
2.5.1 Germinación de las semillas en las muestras de suelo	19
2.5.2 Diversidad y dominancia	19
2.5.3 Variación sucesional y estacional	20
2.5.4 Variación sucesional de la composición florística	20
III. RESULTADOS	22
3.1 Composición general del banco de semillas	22
3.2 Variación general entre las temporadas del año	24
3.2.1 Fin de la temporada seca	24
3.2.2 Fin de la temporada lluviosa	24
3.3 Variación sucesional y estacional	26
3.4 Variación de la composición florística	28
3.5 Similitud del banco de semillas con la vegetación establecida	33
IV. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	35
4.1 Riqueza de especies y densidad de semillas en el banco	35
4.2 Composición del banco de semillas y regeneración del BTC	37
4.3 Dinámica estacional del banco de semillas	38

4.4 El banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria	39
4.5 Similitud del banco de semillas con la vegetación establecida	41
4.6 Conclusiones	41
LITERATURA CITADA	43
Apéndice I	49
Apéndice II	50
Apéndice III	51

I INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del estudio

Entre los ecosistemas tropicales más amenazados se encuentran los bosques tropicales estacionalmente secos (BTS) (Rzedowski, 1984, Janzen, 1988; Vieira y Scariot, 2006). Un tipo particular de BTS es el bosque tropical caducifolio (BTC), el cual cubría 14% del territorio mexicano (270,000 km²); sin embargo, para principios del siglo XXI ya sólo tenía 23% de su cobertura original (Trejo y Dirzo, 2000; Dirzo y Trejo, 2001). La rapidez de su desaparición se ha debido principalmente a que son más aptos para las actividades agropecuarias que los bosques tropicales perennifolios (BTP), pues en las regiones donde se desarrollan es relativamente fácil abrir nuevos terrenos y sus suelos generalmente son más ricos en nutrientes, además de que se pierde una menor cantidad de cosechas debido a plagas y patógenos (Murphy y Lugo, 1986; Maass, 1995).

Para poder conservar, restaurar y aprovechar de manera sustentable estos bosques es necesario comprender los procesos, los mecanismos y las estrategias que participan en su regeneración natural (Khurana y Singh, 2001; Meli, 2003; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005a; Ceccon *et al.*, 2006; Viera y Scariot, 2006). Desafortunadamente, a diferencia de los bosques tropicales húmedos, poco se sabe al respecto, situación que ha llamado la atención dentro de la comunidad científica (Ewel, 1980; Janzen, 1988; Meli, 2003; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005b; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008).

Desde la publicación del estudio de Ewel (1980) ha prevalecido la idea de que los BTC son más resilientes que los bosques tropicales perennifolios (BTP), pues su recuperación toma menos tiempo debido a que son relativamente más simples en estructura y poseen una menor riqueza de especies (Ewel, 1980; Murphy y Lugo, 1986). Sin embargo, en el BTC de Nizanda, localidad del sur de México y sitio de estudio de esta tesis, la resiliencia fue relativamente menor que la reportada en algunos BTP en cuanto a la rapidez en la recuperación de la diversidad (medida a través del índice de Shannon) y la estructura del bosque, sobre todo el área basal (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008), pero mayor con respecto a la composición de especies (Lebrija-Trejos, 2004). Además, la riqueza de especies se recuperó relativamente rápido, ya que una riqueza similar a la del bosque maduro parece alcanzarse a los 45 años de abandono de los campos agrícolas. Estos dos resultados llaman la atención, pues es difícil explicar cómo la

composición y la riqueza de especies pueden recuperarse rápidamente, siendo que el ambiente en los BTC es muy estresante para el establecimiento de nuevos individuos, particularmente a partir de semillas.

Si bien en Nizanda se observó que 29% de las especies registradas durante la recuperación de las características estructurales y florísticas contaron con al menos un rebrote (Lebrija-Trejos, 2004), no se cuenta con información sobre el potencial de regeneración a partir del banco de semillas, es decir, no se sabe cuál es la disponibilidad de semillas en las diferentes etapas de regeneración del bosque (etapa temprana, intermedia y avanzada). De este hecho se desprenden preguntas como las siguientes: ¿hay semillas características de especies del bosque maduro en el banco de semillas?, y ¿se enriquece el número de especies en el banco de semillas conforme avanza la sucesión secundaria?

1.2 Estrategias de regeneración

Las plantas han desarrollado distintas estrategias de regeneración que están relacionadas con las probabilidades de éxito en el establecimiento de su descendencia. Dichas estrategias son características de las primeras etapas del ciclo de vida de las plantas y comprenden una multitud de aspectos que abarcan desde el desprendimiento de la semilla de la planta parental, hasta la dispersión, la latencia, la germinación y el establecimiento de la plántula (Grime, 1979).

Actualmente se sabe poco sobre estas estrategias en los BTS, en comparación con lo que se conoce sobre los BTP (Skoglund, 1992; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005a; Ceccon *et al.*, 2006; Viera y Scariot, 2006). Basándose principalmente en el conocimiento de estos últimos, Garwood (1989) describió cuatro estrategias de regeneración para los bosques tropicales: (1) la lluvia de semillas, que consta de la producción y dispersión de semillas de manera continua; (2) el banco de semillas, que es la potencialidad que presentan algunas especies de permanecer en el suelo por medio de semillas en estado latente; (3) el banco de plántulas y la regeneración avanzada, que es la facultad que tienen las plántulas o juveniles (respectivamente) de permanecer en el sotobosque en espera de mejores condiciones para crecer y alcanzar su talla adulta; y (4) el rebrote, que es la capacidad que tienen algunas plantas cuya parte aérea ha sido dañada de regenerarse a partir de la raíz o del tronco.

A diferencia de los BTP donde la luz es el factor limitante para el establecimiento de las

plantas, en los BTS el agua juega este papel (Maass *et al.*, 2002; Ceccon *et al.*, 2006; Vieira *et al.*, 2008), razón por la cual se considera que puede haber diferencias entre estos tipos de bosques en la importancia relativa de las distintas estrategias de regeneración reconocidas por Garwood. En realidad, todavía no está claro cuál es la influencia relativa que tienen los factores ambientales en el establecimiento de las plantas en los BTS (Ceccon *et al.*, 2006; Vieira *et al.*, 2008); sin embargo, al parecer éstos no favorecen la existencia de bancos de plántulas o de juveniles. Muchos autores piensan que la regeneración por medio del banco de semillas es muy limitada, debido a la dificultad que experimentan las plántulas y los juveniles para sobrevivir al gran estrés de la temporada seca (Ewel, 1980; Gerhardt y Hytteborn, 1992; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Swaine, 1992; Miller y Kauffman, 1998; Kennard *et al.*, 2002; Lebrija-Trejos, 2004; Viera y Scariot, 2006); por lo tanto, ellos consideran que el rebrote es la estrategia de mayor importancia relativa, ya que varias especies típicas de estos bosques son capaces de rebrotar y sus rebrotes toleran el estrés ambiental, incluido el producido por los disturbios antropogénicos. No obstante, el establecimiento a partir de semillas no debe ser minimizado, siendo que gran parte de los árboles y arbustos del bosque maduro se establecen de esta forma (Miller y Kauffman, 1998; Lebrija-Trejos, 2004).

1.2.1 Banco de semillas

El banco de semillas de una comunidad es un término que se refiere a todas las semillas que se encuentran en el suelo y en el mantillo (Simpson *et al.*, 1989). La incorporación de las semillas al banco se da por medio de la lluvia de semillas (exógena y endógena). Cuando las semillas del banco germinan al presentarse las condiciones adecuadas para este evento, o cuando pierden su viabilidad ya sea por senescencia o por el ataque de patógenos, se dice entonces que éstas han abandonado el banco de semillas (Fig. 1).

En una comunidad, el banco de semillas está formado por una gran variedad de semillas que difieren en su tipo de latencia (Thompson y Grime, 1979). La latencia es una condición fisiológica de las semillas debida a la inhibición de su germinación por uno o varios mecanismos fisiológicos (hormonas), morfológicos (inmadurez del embrión) o físicos (impermeabilidad). La presencia de alguno de estos mecanismos, o su conjunción, determina el tipo de latencia de la semilla bajo la clasificación de Baskin y Baskin (1989). Las semillas ortodoxas son aquellas que presentan latencia y en contraparte las semillas recalcitrantes no la

presentan, siendo la absorción de agua su único requisito para germinar. Particularmente en los BTS la mayoría de las semillas son ortodoxas (76%), siendo la latencia física la más frecuente (67%), seguida por la fisiológica (23%) (Baskin y Baskin, 1998a; Khurana y Singh, 2001).

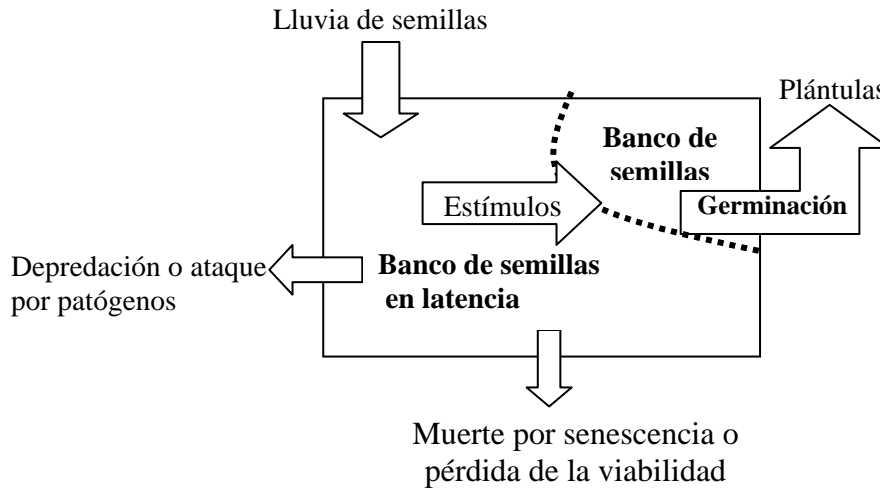


Figura 1: Dinámica del banco de semillas (tomado de Harper, 1977).

El banco de semillas es una estrategia que permite a las especies que lo forman evadir las condiciones ambientales desfavorables para su establecimiento (Fitter y Hay, 1987; Khurana y Singh, 2001). En ambientes estacionales estas condiciones se presentan periódicamente en la naturaleza, como el frío intenso y las heladas en los bosques boreales y templados, o la temporada seca en los bosques tropicales secos. Durante este tiempo, las semillas permanecen en el suelo hasta que se presenten las condiciones favorables para su establecimiento, como son el deshielo, el inicio de la primavera y el inicio de las lluvias respectivamente. Así, en los ambientes estacionales la estructura (densidad de semillas) y la composición de especies del banco de semillas se modifican a lo largo del tiempo como resultado de los cambios estacionales arriba mencionados (Thompson y Grime, 1979).

La permanencia de las semillas en el banco no solamente está determinada por la estacionalidad, sino que también depende del tipo de latencia que presentan las semillas, de la presencia o ausencia en el ambiente de sus requerimientos específicos para su germinación y de la periodicidad de la dispersión de sus semillas (Thompson y Grime, 1979; Gardwood 1989; Pickett y McDonnell, 1989). Al identificar las diferencias en la duración de las semillas en el

banco, Garwood (1989) elaboró la siguiente clasificación de estrategias de banco de semillas para los bosques tropicales (Fig. 2):

Banco de semillas transitorio: es de corta duración y está compuesto por especies de ciclo de vida corto cuyas semillas son recalcitrantes y que son dispersadas durante periodos cortos a lo largo del año (Fig. 2a, b).

Banco de semillas persistente: es de larga duración y está compuesto por especies de ciclo de vida corto cuyas semillas son ortodoxas y longevas, y que son dispersadas durante periodos de tiempo cortos o largos (Fig. 2c, d).

Banco de semillas pseudopersistente: compuesto por especies de ciclo de vida corto cuyas semillas son recalcitrantes y que son dispersadas continuamente a lo largo del año (Fig. 2e).

Banco de semillas transitorio estacional: compuesto por especies cuyas semillas son estacionalmente latentes, de longevidad intermedia y que son dispersadas durante periodos de tiempo cortos o largos (Fig. 2f).

Banco de semillas transitorio con retraso: compuesto por semillas de especies primarias o secundarias cuya germinación tiene un retraso temporal debido a impedimentos físicos de la semilla (como la impermeabilidad de la testa) y no debido a condiciones ambientales adversas (Fig. 2g.)

Aunque los bancos de semillas son típicos de ambientes estacionales (Khurana y Singh, 2001), en los BTC el banco suele ser menos denso que en bosques templados (Gardwood, 1989; Skoglund, 1992). Si bien se desconocen las causas de esta baja densidad, una posibilidad es que por tratarse de bosques tropicales, las semillas están expuestas a una mayor cantidad y diversidad de patógenos y depredadores que en los bosques templados (Skoglund, 1992).

Por otro lado, en los bosques tropicales perennifolios, donde la estacionalidad es casi nula o mucho menos marcada, el factor limitante para el establecimiento de las especies heliófilas es la baja disponibilidad de luz fotosintéticamente activa que llega al suelo, por lo que es más común que estas especies formen bancos de semillas en espera de la apertura de un claro en el bosque (Hartshorn, 1980; Brokaw, 1985; Dalling, 2002).

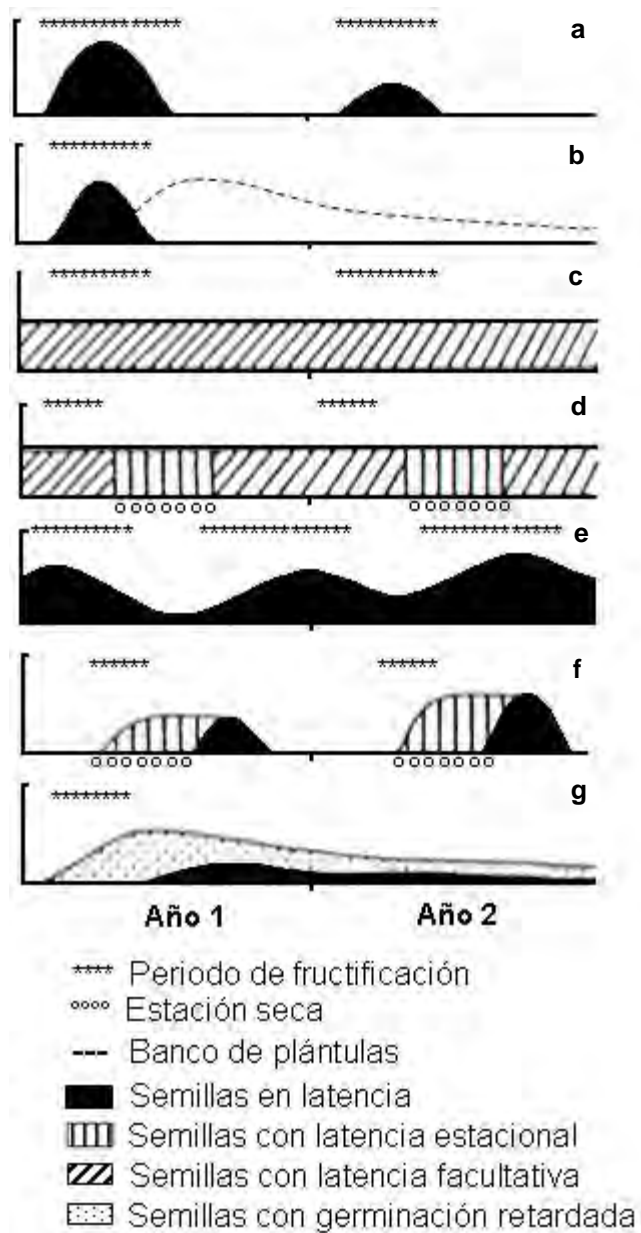


Figura 2. Tipos de banco de semillas en suelos tropicales. (a) Banco de semillas transitorio. (b) Banco de semillas transitorio remplazado por un banco de plántulas. (c) Banco de semillas persistente. (d) Banco de semillas pseudopersistente estacional. (e) Banco de semillas pseudopersistente con fluctuaciones. (f) Banco de semillas transitorio estacional. (g) Banco de semillas transitorio retardado. Tomado de Garwood (1989).

1.3 Disturbio

Las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas son entidades dinámicas y sujetas a disturbios naturales y antropogénicos frecuentes (Sousa, 1984; Pickett y White, 1985; Lugo, 1995). Estos disturbios suelen liberar recursos por medio del daño o la muerte de uno o más individuos de la comunidad, de tal manera que se puedan establecer nuevos individuos (Denslow, 1980; Sousa, 1984; Pickett y White, 1985) o se puede promover la formación de rebrotes. Cada disturbio, de acuerdo con su tipo, frecuencia, intensidad y tamaño, genera una perturbación diferente y por lo tanto las condiciones iniciales a partir de las cuales se regenera un bosque varían en cada caso (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Martínez-Garza y Howe, 2003). El hecho de que se puedan o no establecer nuevos individuos después de un disturbio depende en gran medida del grado de perturbación que presente el sitio y de las estrategias de regeneración de cada especie (Pickett y White, 1985; Uhl, 1987).

En el caso de la agricultura, la perturbación que esta práctica genera es bastante fuerte, porque la creación de un campo agrícola implica que se tumba y se queme toda la vegetación, se are la tierra, se siembre y se deshierbe continuamente. Las diferentes prácticas agrícolas varían en la frecuencia de uso del campo, en la intensidad del arado y en la extensión del campo agrícola (Uhl, 1987; Cavers y Benoit, 1989). Aunque el impacto generado por la práctica de roza-tumba y quema es bastante fuerte al eliminar toda la vegetación, quemarla y arar el suelo, éste no es tan intenso como el generado por la agricultura intensiva, ya que en esta última la extensión del campo suele ser mucho mayor, lo que limita la colonización de especies típicas de la comunidad original, cuyas fuentes probablemente sean cada vez más lejanas. Además, la utilización de maquinaria pesada es necesaria y por lo tanto la compactación del suelo es inevitable, mientras que el uso indispensable de agroquímicos como fertilizantes e insecticidas genera cambios en las propiedades químicas del suelo (Swift *et al.*, 1996). Como resultado de esta diferencia, en los sitios donde se practica la roza-tumba y quema suele haber mayor diversidad vegetal que en los sistemas donde se practica la agricultura intensiva (Swift *et al.*, 1996).

1.4 Sucesión secundaria

Al proceso ecológico que transcurre después de que un disturbio ha eliminado la totalidad o una parte de una comunidad, siempre y cuando no se haya ocasionado la pérdida del suelo, se le conoce como sucesión secundaria (McCook, 1994; Shugart, 2004). Durante este proceso se presentan una serie de cambios graduales en la composición de especies y en los atributos estructurales y funcionales de la vegetación que se establece en el sitio perturbado (McCook, 1994; Shugart, 2004). Dichos cambios son de largo plazo (generalmente más de 100 años) y conforme avanza la sucesión secundaria la comunidad vegetal tiende a hacerse más compleja y a asemejarse a una comunidad madura, hasta alcanzar el punto en que no se perciben diferencias entre ellas.

La sucesión secundaria es un proceso más lento en los BTS que en los BTP debido a que la estacionalidad de las lluvias reduce el periodo de crecimiento de las plantas y hace que el establecimiento a partir de semillas sea menos probable (Ewel, 1980; Murphy y Lugo, 1986; Lebrija-Trejos, 2004; Ceccon *et al.*, 2006). Sin embargo, en cuanto a la recuperación florística, los BTS son más resilientes que los BTP debido a su relativa simpleza florística y a la capacidad de rebrotar que tienen muchas de sus especies (Ewel, 1980; Kennard *et al.*, 2002; Kennard, 2002; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). No obstante, la recuperación del área basal suele ser bastante lenta, debido en parte al corto periodo de crecimiento con el que cuentan las plantas, a la asignación diferencial de recursos, y al ambiente bastante variable y limitante en el que se desarrollan estos bosques (Lebrija-Trejos, 2004).

Durante la sucesión secundaria, paralelamente al desarrollo de la vegetación, se dan cambios en las condiciones ambientales tales como la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que llega al suelo, la humedad y la temperatura del suelo, y la cantidad de nutrientes en el suelo. Dichos cambios permiten la germinación y el establecimiento de nuevos individuos representantes de etapas serales más avanzadas y muchas veces inhiben la germinación de las especies características de las etapas serales iniciales o anteriores. Por ello, el grupo de especies capaces de establecerse al inicio de la sucesión secundaria, llamadas pioneras, es diferente del grupo de especies que se establece en las etapas intermedias (pioneras de larga vida), y éste a su vez es diferente del grupo de especies que se establece en las últimas etapas (especies primarias o típicas del bosque maduro). El éxito en el establecimiento de las especies en los diferentes ambientes sucesionales, y por lo tanto el reemplazo de especies durante la

sucesión secundaria, depende de sus historias de vida, las cuales están estrechamente relacionadas con su estrategia de regeneración y hasta cierto punto con su forma de vida (McCook, 1994; Finegan, 1996).

A diferencia de lo que se conoce para los BTS, en los BTP se tienen bien identificadas las estrategias de regeneración de las especies pioneras y de las primarias. Los grupos fueron identificados a partir de estudios sobre la dinámica de claros. En los BTP la apertura de claros es indispensable para la regeneración del bosque, ya que el factor limitante para el establecimiento de nuevos individuos es la luz en el sotobosque (Brokaw, 1985). Las especies pioneras son plantas heliófilas que evaden la penumbra del sotobosque al crear un banco de semillas, donde éstas permanecen latentes en la espera de la apertura de un claro (Hartshorn, 1980; Whitmore, 1983; Brokaw, 1985; Garwood, 1989; Baskin y Baskin, 1998b; Khurana y Singh, 2001; Dalling, 2002). En contraparte, las especies primarias forman un banco de plántulas o de individuos juveniles en el sotobosque, los cuales son capaces de vivir y permanecer en condiciones de poca luz en espera de la apertura de un claro; por esta razón también se les conoce como especies tolerantes. Sus semillas no presentan latencia sino que contienen una gran cantidad de nutrientes, lo cual permite que la plántula crezca rápidamente para alcanzar una altura adecuada en el sotobosque y esperar la apertura de un claro (Hartshorn, 1980; Whitmore, 1983; Brokaw, 1985; Finegan, 1996).

1.5 El banco de semillas al inicio de la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados

El banco de semillas de una comunidad es un componente potencial para la regeneración de la vegetación (Guevara-Sada y Gómez-Pompa, 1976), es decir, todas las especies que se encuentran en el banco podrían contribuir a la regeneración del bosque. Sin embargo, en realidad no todas lo hacen, pues muchas no germinan debido a las diferencias en sus requerimientos para este evento y al efecto del disturbio, ya sea directamente sobre el banco (*e.g.* pérdida de la viabilidad de las semillas) o sobre las condiciones ambientales del sitio (*e.g.* apertura de un claro) (Gardwood, 1989; Pickett y McDonell, 1989; Miller y Kauffman, 1998; Kennard *et al.*, 2002).

La práctica de roza-tumba y quema afecta la composición y la densidad del banco de semillas, favoreciendo a las especies arvenses, cuyos ciclos de vida son compatibles con los

tiempos de cultivo y cuyas semillas son resistentes al fuego (Uhl, 1987; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Miller, 1999; Kennard *et al.*, 2002; Ceccon *et al.*, 2006). Por ejemplo, en un BTP en Río Negro, Amazonía, después de tres años de aplicar esta práctica agrícola, la densidad del banco de semillas llegó a ser hasta tres veces más grande que la del bosque maduro, y además cambió la composición en el banco, perdiéndose la dominancia de especies pioneras arbóreas (95%) y aumentando la de especies herbáceas (92%) (Uhl, 1987). Además, Kennard (2002) en un BTS de Bolivia encontró que el fuego a niveles intermedios empobrece la densidad del banco de semillas hasta en 50%, y a niveles altos hasta en 94%, en comparación con el banco de semillas en un claro del bosque. El tiempo de uso del campo agrícola también afecta la composición y la densidad del banco de semillas, ya que mientras mayor sea éste, menor es la riqueza de especies y mayor es la densidad de semillas y la dominancia de unas pocas especies (Uhl, 1987; Cavers y Benoit, 1989; Garwood, 1989; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Miller, 1999; Kennard *et al.*, 2002; Flores-Rodríguez, 2008). De esta forma, la práctica de roza-tumba y quema favorece la dominancia de especies arvenses en el banco de semillas, por lo que el aporte de este componente a la recuperación de la riqueza y de la composición del bosque al inicio de la regeneración es prácticamente nulo.

Conforme disminuye el aporte del banco de semillas a la regeneración del bosque aumenta la importancia de la lluvia de semillas y del rebrote (Uhl, 1987; Miller y Kauffman, 1998; Zimmerman *et al.*, 2002). El aporte de la lluvia de semillas a la regeneración depende del tamaño del campo agrícola, de qué tan fragmentado esté el paisaje y del grado de defaunación de la comunidad (Gardwood, 1989; Skoglund, 1992; Roth, 1999; Zimmerman *et al.*, 2000; Guariguata y Ostertag, 2001; Kennard *et al.*, 2002). Al igual que el banco y la lluvia de semillas, el aporte del rebrote a la regeneración del sitio depende del disturbio: mientras mayor es la intensidad del fuego y el tiempo de uso del campo agrícola, menor es la capacidad de rebrotar de las especies (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Swaine, 1992; Miller y Kauffman, 1998; Kennard *et al.*, 2002).

En síntesis, conforme se incrementa la frecuencia y la duración de los disturbios disminuye el aporte del banco de semillas y del rebrote al inicio de la regeneración natural, aumentando por lo tanto la importancia de la lluvia de semillas para la recuperación del sitio, la cual a su vez depende del grado de fragmentación del paisaje. De esta forma, es razonable pensar que el aporte del banco de semillas a la regeneración del bosque posiblemente

incremente conforme avance dicho proceso, ya que a lo largo del mismo se podrían acumular nuevas especies en el banco.

1.6 El banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados

El banco de semillas al inicio de la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados suele ser bastante variable, por lo general es muy denso y suele estar dominado por especies herbáceas (Cavers y Benoit, 1989; Garwood, 1989; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Flores-Rodríguez, 2008). Sin embargo, la riqueza de especies y la densidad de semillas en el banco suele aumentar después del abandono del campo agrícola, debido a la rápida proliferación y colonización de las hierbas después de la interrupción del disturbio (Garwood, 1989).

Las hierbas suelen alcanzar su máxima densidad en el banco de semillas a los pocos años de abandono del campo agrícola, y posteriormente su densidad decrece conforme se incrementa la de arbustos y árboles pioneros (Garwood, 1989; Rico-Gray y García-Franco, 1992) (Fig. 3). Estos últimos alcanzan su máxima densidad en el banco en las etapas intermedias de la sucesión, en las cuales los individuos establecidos en la vegetación se encuentran en su madurez reproductiva (Nakagoshi, 1984). Posteriormente, conforme el bosque avanza hacia su madurez, tanto la densidad de semillas como la riqueza de especies del banco de semillas decrecen (Young *et al.*, 1987; Ramírez-Marcial *et al.*, 1992; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Quintana-Ascencio *et al.*, 1996; Bossuyt *et al.*, 2002) (Fig. 3). Las especies primarias no tienden a formar bancos de semillas, por lo que el banco decrece debido a la pérdida de viabilidad de las semillas de las especies pioneras de las etapas sucesionales anteriores y a que la lluvia de semilla de éstas también decrece.

El banco de semillas de los bosques maduros suele ser bastante pobre tanto en riqueza de especies como en densidad de semillas, y suele estar compuesto por especies de comunidades serales tempranas (Nakagoshi, 1984; Pickett y McDonnell, 1989; Ramírez-Marcial *et al.*, 1992; Ray y Brown, 1994; Quintana-Ascencio *et al.*, 1996; Bossuyt *et al.*, 2002). Conforme avanza la sucesión secundaria el banco de semillas se parece menos a la vegetación establecida del sitio y especialmente a la de un bosque maduro (Pickett y McDonnell, 1989; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Leck y Leck, 1998). Por lo tanto, el banco de semillas no parece contribuir de manera importante a la regeneración de un bosque

maduro (Ray y Brown, 1994; Quintana-Ascencio, 1996). Sin embargo, en los BTS el papel del banco podría ser diferente del que tiene en los BTP, puesto que la mayoría de las semillas se dispersan al final de la temporada lluviosa o durante la temporada seca (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Bullock, 1995), de modo que en teoría debería formarse un banco de semillas, al menos transitorio (Garwood, 1983), que favoreciera que las semillas estuvieran presentes al inicio de las lluvias y que las plántulas pudieran aprovechar toda o la mayor parte de dicha temporada para crecer tanto como fuera posible y aumentar así su probabilidad de supervivencia durante el estío (Fitter y Hay, 1987; Khurana y Singh, 2001; Ceccon *et al.*, 2006; Viera y Scariot, 2006).

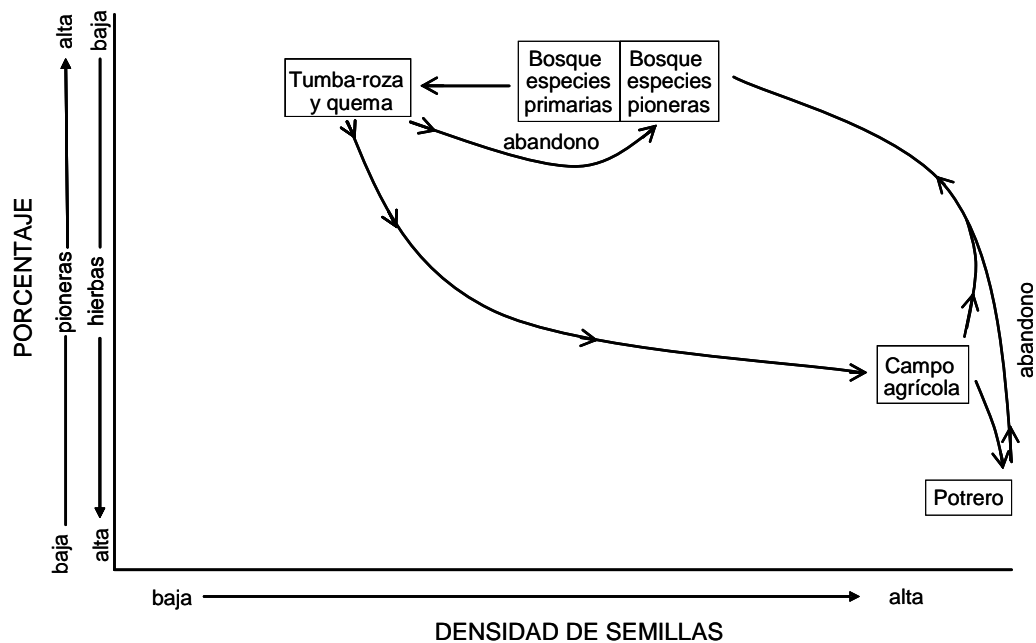


Figura 3. Dinámica de la densidad y la composición del banco de semillas en bosques tropicales. Los cambios en composición están representados por los cambios recíprocos de las especies pioneras y herbáceas, ya que rara vez se encuentran especies primarias en el banco. La abundancia relativa de semillas de las especies pioneras y herbáceas está dada como el porcentaje del total de semillas del banco. La densidad de semillas es el número total de semillas de todas las especies presentes en el banco (tomado de Garwood, 1989).

1.7 Planteamiento del problema e hipótesis

Se ha hipotetizado que el aporte del banco de semillas a la regeneración de los bosques secos es muy bajo debido a las condiciones ambientales estresantes para el establecimiento de las plántulas, como la baja disponibilidad de agua y el efecto desecante del aire seco y caliente. Sin embargo, este componente de la vegetación en los BTS ha sido poco estudiado, por lo que es difícil reconocer los patrones encontrados en otros tipos de bosques como los templados (Pickett y McDonnell, 1989) y los tropicales perennifolios (Garwood, 1989), donde el banco de semillas, ya sea a lo largo de la sucesión secundaria o en los bosques maduros, suele estar compuesto por especies características de sitios perturbados o de vegetación secundaria.

Sin embargo, la rápida recuperación relativa de la composición y de la riqueza de especies observada en Nizanda durante la sucesión secundaria, junto con la presencia de plántulas de especies primarias bajo el dosel de los acahuales jóvenes (Lebrija-Trejos, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008), conduce a pensar que probablemente el banco de semillas en este BTC se recupere rápidamente después del abandono del campo agrícola y que contrariamente a lo observado en otros BTS, en este banco de semillas haya especies primarias.

Por otro lado, hay razones para pensar que en este tipo de bosques la formación de un banco de semillas (al menos transitorio) rico en especies, tanto pioneras como primarias, es prácticamente ineludible, puesto que la mayoría de las semillas son dispersadas al final de la temporada lluviosa o durante la temporada seca (Garwood, 1983; Khurana y Singh, 2001; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Bullock, 1995), de modo que ellas deben esperar en algún lugar a que se presenten de nuevo las condiciones adecuadas para su germinación y vida temprana. Además, es casi imposible que durante la corta temporada de lluvias una planta pueda florecer, ser polinizada, fructificar, que sus semillas sean dispersadas, que éstas germinen y que las plántulas alcancen un tamaño adecuado que les permita sobrevivir a su primera temporada seca. Garwood (1983) distinguió en Barro Colorado a un grupo de especies que florece al inicio de la temporada lluviosa y cuyas semillas son dispersadas y germinan a mediados de la misma temporada; sin embargo, se trata de un bosque tropical subperennifolio el cual cuenta con una temporada lluviosa de *ca.* 8 meses y con una precipitación de *ca.* 2,500 mm, a diferencia de Nizanda donde la temporada lluviosa es de *ca.* 6 meses con una precipitación de *ca.* 900 mm.

1.8 Objetivos

La intención del presente estudio fue responder la siguiente pregunta: ¿cuál es el aporte del banco de semillas a la sucesión secundaria a partir de campos agrícolas abandonados en un bosque tropical caducifolio?

Los objetivos de este trabajo fueron:

- (1) Analizar la variación en la composición, la riqueza de especies y la densidad de semillas del banco de semillas en una cronosecuencia sucesional en Nizanda, Oaxaca.
- (2) Evaluar el efecto de la estacionalidad anual sobre la composición, la riqueza de especies y la densidad de semillas del banco de semillas en la cronosecuencia sucesional en Nizanda, Oaxaca.

II MÉTODO

2.1 Localización del área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en los alrededores del poblado de Nizanda, cuyo nombre oficial es Mena, localizado en el municipio de Asunción Ixtaltepec (distrito de Juchitán, Oaxaca), en el Istmo de Tehuantepec (Fig. 4). El poblado se encuentra entre una serie de pequeños cerros y lomeríos que van desde 100 m s.n.m. en las partes más bajas hasta poco más de 700 m s.n.m. en las partes más altas de los cerros. La vegetación predominante en la zona es el BTC, aunque también están presentes otros siete tipos de vegetación, entre los que destacan la sabana, el bosque de galería y el matorral xerófilo (Pérez-García *et al.* 2001).

En los alrededores de Nizanda la actividad agrícola ocupa campos de cultivo relativamente pequeños (*ca.* 0.5 ha) en las partes planas y en las partes bajas de las laderas de los cerros; intercalados entre ellos se mantienen parches de vegetación primaria, vegetación secundaria y potreros. Los cultivos principales en el sitio son el maíz, el frijol y la calabaza, y ocasionalmente el ajonjolí y el cacahuate (Flores-Rodríguez, 2008). Los campos son cultivados por medio de la práctica de roza-tumba y quema.

El clima es el menos húmedo de los cálidos subhúmedos ($Aw_0(w) igw$) (Pérez-García *et al.* 2001), con una precipitación total anual promedio de *ca.* 900 mm, de la cual 90% está contenida en seis meses y medio (de mayo a mediados de octubre), por lo que la duración de la temporada seca es de alrededor de siete meses.



Figura 4: Ubicación del poblado de Nizanda en el estado de Oaxaca, en el Istmo de Tehuantepec, México.

2.2 Sitios de muestreo

La obtención de muestras del banco de semillas se realizó en una cronosecuencia establecida en 2003 en los alrededores de Nizanda (Lebrija-Trejos, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Las parcelas o acahuales que conforman la cronosecuencia son antiguos campos agrícolas que difieren en su tiempo de abandono. En total son 17 parcelas que a finales de 2005, al inicio de esta estudio, tenían las siguientes edades (en años): 2, 3, 5, 7, 9, 11, 12, 13, 18, 20, 25, 32, 38, 42, 56, 60, además de una parcela de bosque maduro. Las edades fueron obtenidas a partir de entrevistas con los propietarios (Lebrija-Trejos, 2004) y confirmadas o rectificadas a través de información dendrocronológica (Brienen *et al.*, 2009). Las parcelas permanentes tienen una área aproximada de 900 m² (30 × 30 m) y desde el establecimiento de la cronosecuencia estuvieron cercadas para impedir la entrada de ganado. Dentro de cada parcela se establecieron cuatro transectos paralelos de 5 × 20 m cada uno, separados entre sí por pasillos de 2 m ancho, usando marcas permanentes (Lebrija-Trejos, 2004) (Fig. 5).

Debido a la gran heterogeneidad espacial en los alrededores de Nizanda, la cual incluye diferencias en la inclinación y orientación de las laderas y el tipo de roca parental (esquistos o caliza), en la selección de los acahuales se intentó que éstos tuvieran al menos algún grado de inclinación, se restringieran al intervalo altitudinal de 100 a 250 m s.n.m. y a sitios sobre esquistos. En contraste, no fue posible controlar el tipo de vegetación que rodeaba dichas parcelas, de tal manera que algunas están rodeadas por vegetación secundaria, o por campos agrícolas, potreros o cercanas al camino principal (Lebrija-Trejos, 2004).

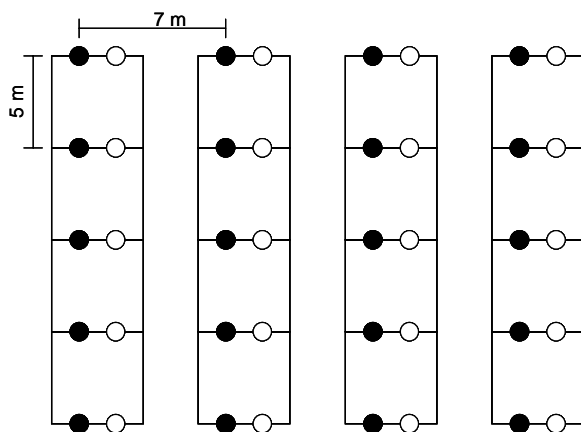


Figura 5. Diseño del muestreo del suelo. En cada parcela de la cronosecuencia se establecieron cuatro transectos de 5 × 20 m. Muestro de la temporada lluviosa (●) a 2 m de la orilla, muestreo de la temporada seca (○) a 3 m de la orilla.

El banco de semillas se caracterizó a partir de dos tomas de muestras de suelo, una al final de la temporada lluviosa (principios de noviembre de 2005) y otra al final de la temporada seca (mediados de abril de 2006). Este se hizo con la finalidad de conocer el banco de semillas que potencialmente podría contribuir a la regeneración del bosque durante la temporada lluviosa (banco de semillas del final de la temporada seca) y el banco de semillas del final de la temporada lluviosa.

2.3 Muestreo

Las muestras de suelo se extrajeron con un nucleador de 8 cm de diámetro \times 4.5 cm de profundidad (área = 50.26 cm²; volumen = 226 cm³) e incluyeron el mantillo, como lo sugiere Simpson (1989), ya que en dicho componente edáfico se pueden encontrar muchas semillas. Además, considerando el efecto que tiene la estacionalidad de las lluvias en la dispersión y la germinación de las semillas en los BTC, parecía ser de vital importancia no retirar el mantillo de las muestras de suelo, ya que es probable que la mayoría de las semillas no alcance a incorporarse al componente mineral en una sola temporada (seca o lluviosa).

Las muestras de suelo se recolectaron de manera sistemática, a intervalos de 5 m. En total se obtuvieron cinco nucleadores por transecto (área combinada = 251 cm²; volumen combinado = 1,130 cm³) y un total de 20 muestras por parcela (área total = 1,005 cm²; volumen total = 4,520 cm³). Para evitar que las muestras tomadas en cada temporada (seca y lluviosa) se extrajeran del mismo punto, en el primer muestreo se extrajeron a una distancia de 2 m de la orilla de la línea de cuadros más cercana a la entrada habitual de la parcela, y en el segundo muestreo se tomaron a 3 m de la misma orilla (fig. 5).

Durante el muestreo, las cinco muestras de cada transecto se mezclaron en una cubeta y se vertieron en bolsas de papel estraza, las cuales fueron enrolladas, sujetadas con ligas y empacadas en cajas de cartón. Las cuatro muestras compuestas obtenidas así por parcela (una por cada transecto), fueron trasladadas y almacenadas en el Departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias (UNAM). Las muestras fueron almacenadas en sus cajas de cartón a temperatura ambiente durante tres meses, tiempo que tomó acondicionar un invernadero proporcionado por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en sus instalaciones de Coyoacán, en la ciudad de México. Las muestras del segundo muestreo también fueron almacenadas durante tres meses.

2.4 Evaluación del banco de semillas

En los estudios del banco de semillas la germinación ha sido el método utilizado con más frecuencia para estimar la densidad de semillas y el número de especies (Garwood, 1989). Sin embargo, por lo general éste produce una subestimación de estas características del banco, ya que varias de las semillas presentes en las muestras pueden presentar latencia y por lo tanto no germinar, debido a la variación interespecífica en la duración de esta condición fisiológica y por la ausencia de los estímulos ambientales adecuados para salir de ella (Baskin y Baskin, 1989; Gross, 1990). Para incrementar la precisión de este método en la estimación de la densidad y la riqueza del banco de semillas se suele extender la duración del periodo de germinación de las muestras hasta que ya no germine ninguna semilla durante el tiempo que el investigador considere necesario.

2.4.1 Germinación

Cada una de las cuatro muestras compuestas de cada parcela se vertió en una cubeta y se mezcló para homogeneizarla. De esta mezcla se separó una porción con el nucleador para ser analizada con el microscopio estereoscopio, aunque al final no fue posible llevar a cabo este procedimiento. El resto de la muestra (201 cm^3) se tamizó con cuidado para separar las piedras y el mantillo, evitando retirar accidentalmente alguna semilla. Cada muestra se esparció en una charola de $52 \times 26 \times 5$ cm hasta formar una capa delgada (*ca.* 1 mm), previamente rellena con una mezcla de vermiculita y agrolita (2:1). De cada parcela se contó con cuatro charolas, una por cada muestra conjunta.

Las charolas se acomodaron en el invernadero siguiendo un diseño experimental de bloques. Aunque cada uno de los cuatro bloques debía contar con 17 charolas (una de cada parcela), las dimensiones espaciales del invernadero lo impidieron, por lo que los bloques se conformaron de 16 charolas dispuestas al azar y las 4 charolas de la parcela de 56 años se colocaron a un costado del cuarto bloque.

Las muestras tanto de la temporada seca como de la lluviosa se regaron tres veces a la semana durante un periodo de 18 semanas. Se utilizó un aspersor para regar las charolas con la misma cantidad de agua. Cada semana se registró el número de plántulas que emergieron, marcándolas con palillos y chaquiras de diferentes colores. Las plántulas representantes de cada morfoespecie fueron fotografiadas para contar con un registro fotográfico y

posteriormente fueron transplantadas a vasos de unicel rellenos con tierra negra para favorecer su crecimiento y así poder ser identificadas y herborizadas para formar parte de la colección de referencia resguardada en la Facultad de Ciencias en Ciudad Universitaria.

2.5 Análisis de datos

2.5.1 Germinación de las semillas en las muestras de suelo

Para saber en qué medida fueron suficientes los cuatro meses de riego para conocer el número de individuos y de especies en las muestras de ambas temporadas, se graficaron estas variables por cada semana de riego, así como el número acumulado de individuos y de especies.

2.5.2 Diversidad y dominancia

La diversidad se evaluó directamente con el número de especies o riqueza de especies (S) y la dominancia se midió con el al índice de Berger-Parker:

$$B-P = N_{m\acute{a}x} / N$$

donde $N_{m\acute{a}x}$ = número de individuos de la especie más abundante, y N = número total de individuos de todas las especies de la parcela. Estos cálculos se hicieron por parcela.

La similitud entre parcelas basada solamente en la composición de especies, por un lado, y en la composición y la abundancia de especies, por el otro, se midió utilizando los índices cualitativos y cuantitativos (respectivamente) de Jaccard y Sørensen según los describe Chao *et al.* (2005). Para su cálculo se utilizó el programa de cómputo EstimateS (Version 8.0).

Los índices de similitud cualitativos o clásicos de Jaccard y Sørensen ($J_{cl\acute{a}s}$ y $S_{cl\acute{a}s}$, respectivamente) solamente toman en cuenta la presencia o la ausencia de las especies. Para calcular dicha similitud entre dos comunidades se necesita el número de especies compartidas entre ambas comunidades (A), el número de especies exclusivas de una de ellas (B) y el número de especies exclusivas de la otra (C).

$$\text{Jaccard clásico: } J_{cl\acute{a}s} = \frac{A}{A+B+C}$$

$$\text{Sørensen clásico: } S_{cl\acute{a}s} = \frac{2A}{2A+B+C}$$

Los índices de similitud cuantitativos o basados en la abundancia de Jaccard y Sørensen

(J_{abun} y S_{abun} , respectivamente) se calcularon prácticamente de la misma forma, salvo que en vez de utilizar el número de especies se usó la abundancia relativa de cada grupo; es decir, UV representa las abundancias relativas de las especies que se comparten, U es la abundancia relativa de las especies de una comunidad y V la abundancia relativa de las especies de la otra comunidad.

$$\text{Jaccard cuantitativo: } J_{abd} = \frac{U}{U+V-UV}$$

$$\text{Sørensen cuantitativo: } S_{abd} = \frac{2UV}{U+V}$$

Estos índices también se calcularon con EstimateS.

2.5.3 Variación sucesional y estacional

La variación sucesional y estacional de la densidad y la riqueza de especies del banco de semillas se analizó con dos modelos lineales generalizados, uno para la variación sucesional y estacional de la riqueza y otro de la densidad, utilizando el paquete de cómputo GLIM (Crawley, 1993). Para el análisis de ambas variables se utilizó como predictor lineal a la función $\ln y = \beta_0 + \beta_1(e) + \beta_2(t) + \beta_3(e \times t)$, donde e es la edad del acahual, t es la temporada (seca o lluviosa) y $e \times t$ es la interacción de la edad del acahual con la temporada. La función de distribución del error se especificó como Poisson y por lo tanto la función de enlace fue logarítmica. Para averiguar si estos factores y su interacción tienen un efecto significativo sobre la riqueza y la densidad del banco de semillas se llevó a cabo un análisis de devianza de cada una de las regresiones logarítmicas mencionadas anteriormente.

2.5.4 Variación sucesional de la composición florística

La especie dominante de cada parcela fue identificada en ambas temporadas para averiguar si éstas eran diferentes en las distintas edades sucesionales y si variaban estacionalmente.

Análisis de clasificación.- Para averiguar si los bancos de semillas de las parcelas de la cronosecuencia se agrupaban en grupos correspondientes a su edad sucesional (*e.g.* jóvenes, intermedios y maduros) con respecto a la presencia y la abundancia de sus especies (índice de Jaccard cuantitativo), se realizó un análisis de clasificación utilizando como medida de

disimilitud el valor de 1-índice de Jaccard cuantitativo, y el método aglomerativo de unión de grupos de Ward. Para hacer este análisis se utilizó el paquete de cómputo Statistica (StatSoft Inc., 2001).

Análisis de ordenación.- Con fin de saber si la variación de la composición a lo largo de la sucesión se puede adjudicar -y en qué medida- a la edad del acahual se realizó una ordenación multidimensional no métrica (NMDS, Non-Metric Multidimensional Scaling) con el índice de Jaccard cualitativo, utilizando el programa de cómputo Community Analysis Package (CAP) (Henderson y Seaby, 1999). Posteriormente, con los valores del primer eje de ordenación y la edad de los acahuales de la cronosecuencia se calculó una regresión utilizando el programa de cómputo Statistica (StatSoft Inc., 2001).

Se utilizó este método por su sencillez, pues utiliza rangos en lugar de los valores originales para mantener la relación de mayor o menor similitud entre las observaciones. De esta manera, permite saber qué parcelas son más similares entre sí al colocarlas cercanamente en el espacio de ordenación, y cuáles muestran mayores diferencias al colocarlas más distantes.

III RESULTADOS

3.1 Composición general del banco de semillas

En total, sumando las muestras de ambas temporadas de toda la cronosecuencia, se registraron 4,571 individuos, de los cuales 381 no pudieron ser identificados hasta especie. Se reconocieron 111 morfoespecies, 29 familias, 62 géneros y 85 especies con nombre completo (Apéndice III). Las familias con mayor riqueza de especies fueron Asteraceae, Fabaceae y Poaceae (10 cada una), Malvaceae (8) y Mimosaceae (5). A su vez, las familias con mayor abundancia (número de semillas) fueron Sterculiaceae (1,441), Poaceae (551), Gesneriaceae (427), Malvaceae y Mimosaceae (334) (Fig. 6). De éstas, Gesneriaceae solamente estuvo representada por una especie, *Achimenes grandiflora*, la cual apareció en las 17 parcelas de la cronosecuencia. La mayoría de las especies encontradas en el banco fueron típicas de vegetación secundaria, sin embargo se registraron, las siguientes especies típicas de BTC: *Zanthoxylum* aff. *caribaeum*, *Caesalpinia platyloba*, *Bucida macrostachya* y *Coursetia oaxacensis*

Con respecto al número de especies por forma de crecimiento, con 34 especies las forbias dominaron el banco de semillas. A éstas les siguieron los arbustos, los pastos, los árboles, las trepadoras y las rastreras. De acuerdo con la abundancia de semillas se observó el mismo patrón: las forbias dominaron con 1,564 semillas, y a éstas le siguieron los arbustos, los pastos, los árboles, las trepadoras y las rastreras (Tabla 1).

Tabla 1. Número de especies (S) y de individuos por forma de crecimiento registrados en el banco de semillas de las 17 parcelas de la cronosecuencia, por temporada (seca y lluviosa) y en total (ambas temporadas). En paréntesis, para S se muestra el porcentaje por temporada y para individuos se muestra el índice de Berger-Parker. En negritas se indica el grupo dominante.

Forma de crecimiento	S (%)			Individuos (B-P)		
	Secas	Lluvias	Ambas	Secas	Lluvias	Ambas
Árbol	9 (12)	4 (9)	9 (11)	134 (5)	215 (12)	349 (8)
Arbusto	14 (19)	8 (19)	15 (19)	725 (29)	799 (46)	1524 (35)
Forbia	31 (41)	17 (40)	34 (42)	1226 (48)	338 (19)	1564 (36)
Gramínea	9 (12)	6 (14)	10 (12)	260 (10)	291 (17)	551 (12)
Rastrera	5 (7)	3 (7)	5 (6)	112 (4)	22 (1)	134 (3)
Trepadora	8 (11)	5 (12)	8 (10)	83 (3)	74 (4)	159 (3)
Total	76 (100)	43 (100)	81 (100)	2540(100)	739 (100)	4281(100)

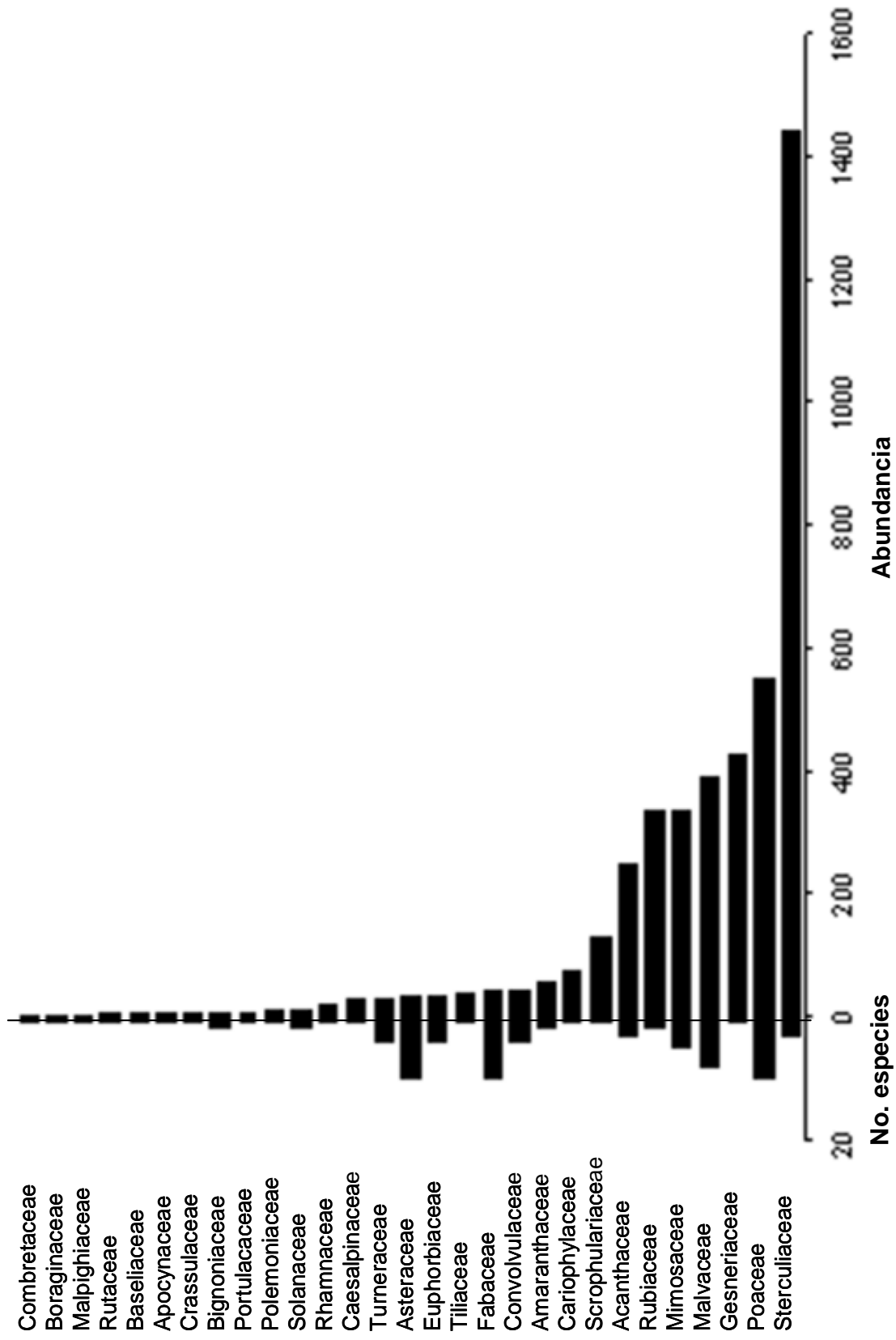


Figura 6. Número de semillas (abundancia) de las familias registradas en ambos muestreos (fin de lluvias y fin de secas) en la cronosecuencia y el número de especies (S) en cada una de ellas.

3.2 Variación general entre las temporadas del año

3.2.1 Fin de la temporada seca

Durante las 18 semanas de riego de las muestras de la temporada seca se registraron 2,730 plántulas y 101 morfoespecies, entre las cuales se reconocieron 29 familias, 61 géneros y 55 especies con nombre completo (Tabla 2). Las familias con mayor número de especies fueron Fabaceae (10 especies) y Asteraceae y Poaceae (9 especies cada una); sin embargo, las tres especies con el mayor número de semillas fueron *Waltheria indica* (Sterculiaceae; 635 individuos), *Achimenes grandiflora* (Gesneriaceae; 426) y *Elytraria imbricata* (Acanthaceae, 225). El pico de germinación de esta temporada se registró a la tercera semana de haber colocado las muestras en las charolas, momento para el cual ya había germinado 53% del total de plántulas y 62% de las morfoespecies. Para la séptima semana ya se contaba con 93% de plántulas y 91% de morfoespecies (Fig. 7).

Tabla 2. Variación estacional del banco de semillas de las 17 parcelas de la cronosecuencia.

	Fin de secas	Fin de lluvias
Morfoespecies	101	49
(Especies)	55	38
Familias	29	17
Géneros	61	33
Especies exclusivas	43	10
Número de semillas	2,761	1,877

3.2.2 Fin de la temporada lluviosa

Se registraron 1,841 plántulas durante el muestreo de finales de la temporada lluviosa, pertenecientes a 49 morfoespecies. Este conjunto abarcó 17 familias, 33 géneros y 34 especies con nombre completo (Tabla 2). Las familias con mayor número de especies fueron Malvaceae y Poaceae (6 especies cada una) y Mimosaceae (5 especies). Las tres especies con el mayor número de semillas fueron *Waltheria indica* (764 individuos, Sterculiaceae), *Urochloa mollis* (237, Poaceae) y *Mimosa acantholoba* (153, Mimosaceae). El pico de germinación se observó a la cuarta semana, para la cual ya había germinado 64% del total de plántulas y 67% de todas las morfoespecies; al igual que en el caso anterior, para la séptima semana había germinado 86% de las plántulas y 83% de las morfoespecies (Fig. 7).

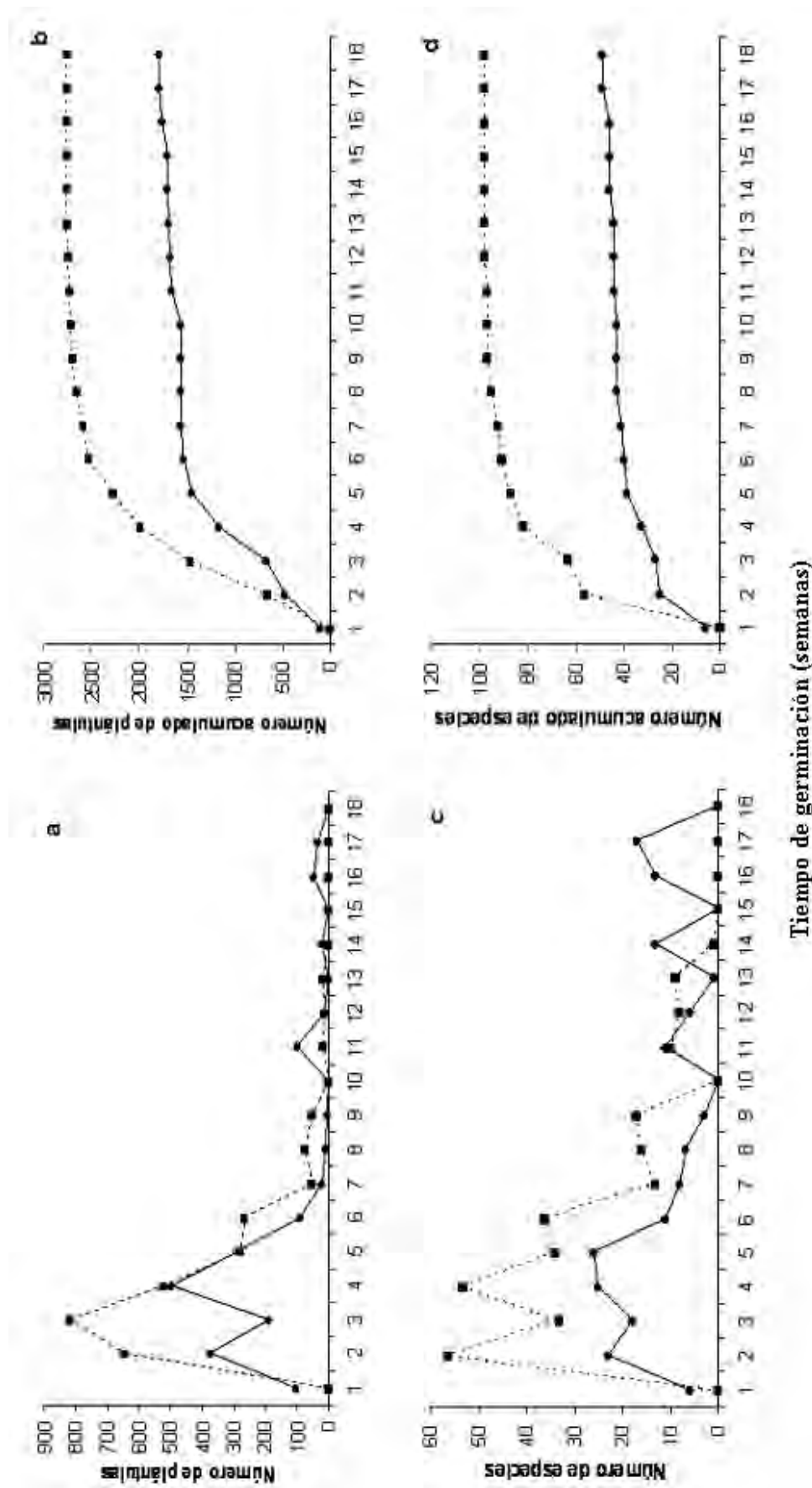


Figura 7. (a) Número y (b) número acumulado de plántulas, (c) número y (d) número acumulado de especies en muestras de suelo de Nizanda, Oaxaca, durante las 18 semanas de riego en el invernadero. Línea punteada = temporada seca; línea continua = temporada lluviosa.

3.3 Variación sucesional y estacional

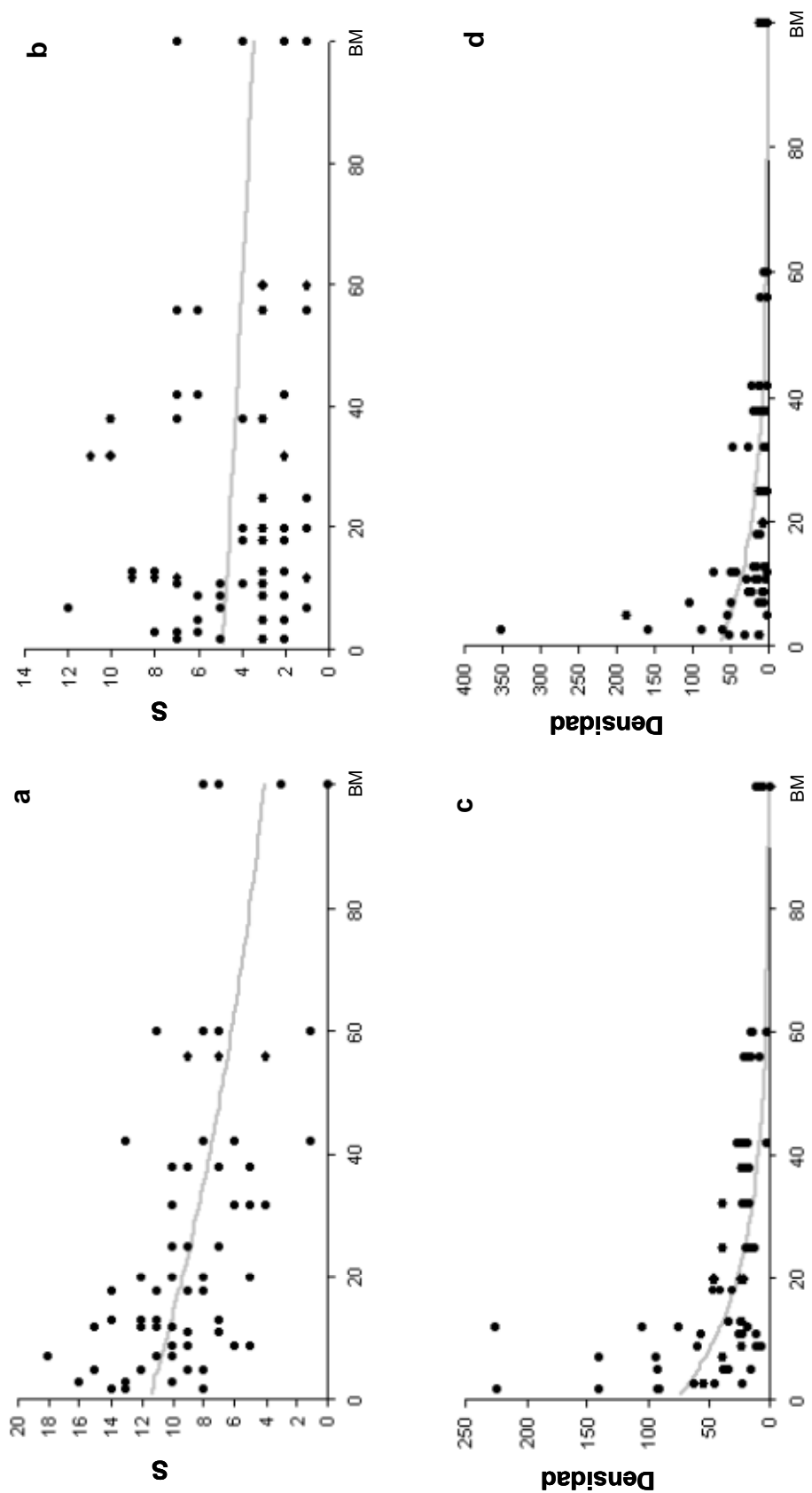
El número de especies en el banco de semillas acumulado durante la temporada seca fue mayor que en lluvias, con 101 vs. 49 morfoespecies, respectivamente; esta diferencia se mantuvo considerando sólo a las especies que pudieron ser determinadas (55 vs. 38 especies). El mismo resultado fue encontrado para los números de individuos (plántulas) registrados, con 2,730 vs. 1,841 individuos (Tabla 2), así como para el número de especies por forma de crecimiento.

El efecto de la temporada y la edad de acahual, así como la interacción entre estos dos factores, sobre la riqueza y la densidad del banco de semillas fueron significativos (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de devianza de las regresiones logarítmicas de la riqueza de especies del banco de semillas. *e* = edad del acahual, *t* = temporada (seca o lluviosa).

Fuente	χ^2	G.L.	<i>P</i>
Riqueza ($R^2 = 0.4259$)			
<i>e</i>	30.19	1	< 0.0001
<i>t</i>	106.8	1	< 0.0001
<i>e</i> × <i>t</i>	4.909	1	0.0267
Densidad ($R^2 = 0.3726$)			
<i>e</i>	1943	1	< 0.0001
<i>t</i>	174	1	< 0.0001
<i>e</i> × <i>t</i>	56.90	1	< 0.0001

La riqueza de especies en el banco de semillas de la cronosecuencia fue más grande a finales de la temporada seca que a finales de la temporada lluviosa, y disminuyó exponencialmente (pero lentamente) conforme aumenta la edad del acahual (Fig. 8). Respecto a la densidad de semillas, ésta fue mayor al final de la temporada seca y conforme avanza la sucesión decreció exponencial pero rápidamente (Fig. 8). Sin embargo, en las parcelas de 3 y 5 años las densidades fueron mayores al final de la temporada lluviosa, siendo la densidad en el sitio de tres años la más alta registrada en toda la cronosecuencia (media ± e.e. $8,200 \pm 3,285$ semillas/m²). A ésta parcela le siguió la de 2 años de finales de la temporada seca ($6,813 \pm 1,564$ semillas/m²). Las densidades más bajas correspondieron a las parcelas de edades maduras, siendo la menor la de la parcela de 60 años al final de la temporada lluviosa (200 ± 35 semillas/m²), seguida por la del bosque maduro (238 ± 113 semillas/m²) (Apéndice I y II).



Edad del acahual

Figura 8. Modelos lineales generalizados de la riqueza (a y b) y de la densidad (c y d), a finales de la temporada seca (a y c) y finales de la temporada lluviosa (b y d).

3.4 Variación de la composición florística

De las 49 morfoespecies del banco de semillas de la temporada lluviosa solamente 10 fueron exclusivas de esa temporada y 39 (79%) se compartieron con el banco de semillas de la temporada seca. La similitud entre ambas temporadas con respecto a sus morfoespecies fue relativamente baja ($J_{clás} = 0.35$ y $S_{clás} = 0.52$), debido principalmente al alto número de morfoespecies exclusivas del banco de la temporada seca, el cual contó con poco más del doble de las especies del banco de la temporada lluviosa. De forma interesante, la similitud fue mayor al utilizarse los índices cuantitativos de Jaccard y Sørensen, los cuales no solamente consideran la composición sino también la abundancia relativa de cada especie ($J_{abd} = 0.78$ y $S_{abd} = 0.88$).

El banco de semillas del final de secas contuvo menos semillas de árboles, arbustos y pastos, pero más de forbias. Las forbias dominaron el banco de semillas de ambas temporadas de acuerdo con el número de especies; sin embargo, en cuanto al número de individuos éstas dominaron en la temporada seca, con un índice de Berger-Parker (B-P) de 48%, y su densidad decreció después de la temporada lluviosa, cuando solamente representaron 19% del total de semillas en el banco, pasando a ser los arbustos el grupo dominante, con B-P = 46% (Tabla 1). A finales de la temporada lluviosa hubo un mayor número de parcelas cuya especie dominante en el banco de semillas fue algún árbol pionero. De hecho, las proporciones de árboles y de arbustos en el banco fueron mucho mayores en esta temporada que en la de secas, en la cual las hierbas dominaron casi toda la cronosecuencia salvo en las parcelas más jóvenes (Fig. 9). En esta figura es notable la presencia de los árboles en la temporada lluviosa, particularmente en las parcelas con más de nueve años de abandono.

Las especies dominantes de la temporada seca fueron el arbusto *Waltheria indica*, los pastos *Urochloa mollis* y *Panicum trichoides*, las forbias *Achimenes grandiflora*, *Cariophyllaceae* sp., *Capraria biflora* y *Malvastrum americanum*, y el árbol *Mimosa acantholoba*. A su vez, las especies dominantes de la temporada lluviosa fueron *Waltheria indica*, *Urochloa mollis*, las forbias *Mitracarpus hirtus*, *Evolvulus alsinoides*, *Malvastrum americanum*, *Cariophyllaceae* sp., y los árboles *Mimosa acantholoba*, *Mimosa tenuiflora* y *Acacia cochliacantha* (Tabla 3). Algunas especies fueron dominantes en ambas temporadas, particularmente en las parcelas con edades menores que 10 años, mientras que en las parcelas de mayor edad la especie dominante de una temporada estacional siempre fue diferente en relación a la otra temporada (Tabla 3).

A diferencia del banco de la temporada seca en el cual únicamente se registró una especie

arbórea dominante (*Mimosa acantholoba*) en sólo una parcela, en el de la temporada lluviosa se encontraron más especies (*M. acantholoba*, *Mimosa tenuiflora* y *A. cochliacantha*), las cuales dominaron el banco en siete de las 17 parcelas de la cronosecuencia. También es interesante el hecho de que algunas de las especies dominantes hayan contado con más semillas a finales de la temporada lluviosa que a finales de la temporada seca, como es el caso de *W. indica* (en la parcela de 3 años) y *U. mollis* (Tabla 3).

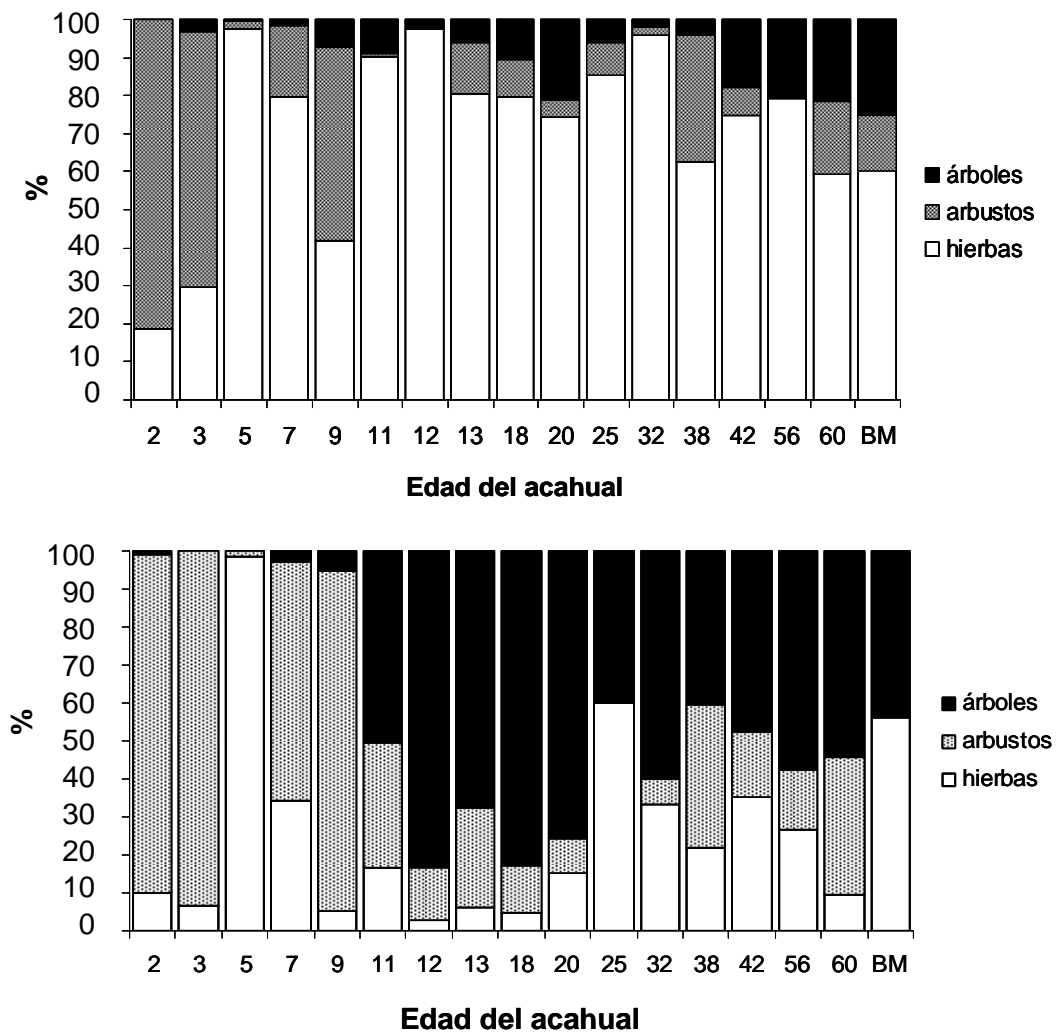


Figura 9. Proporción de las tres principales formas de crecimiento a lo largo de la cronosecuencia. (A) temporada seca, (B) temporada lluviosa. Las hierbas incluyen a los pastos, las trepadoras y las rastreras.

Tabla 3. Especies dominantes a lo largo de la cronosecuencia en las dos temporadas. B-P = índice de dominancia de Berger-Parker; D = densidad de semillas; BM = bosque maduro.

Parcela (años)	Fin temporada seca			Fin temporada lluviosa		
	Especie	B-P	D (sem/m ²)	Especie	B-P	D (sem/m ²)
2	<i>W. indica</i>	80	21750	<i>W. indica</i>	72	3900
3	<i>W. indica</i>	32	2950	<i>W. indica</i>	85	4200
5	<i>U. mollis</i>	28	2500	<i>U. mollis</i>	95	11500
7	<i>M. hirtus</i>	41	6400	<i>M. hirtus</i>	27	2300
9	<i>W. indica</i>	46	2250	<i>W. indica</i>	47	1450
11	<i>A. grandifolia</i>	25	1400	<i>M. acantholoba</i>	45	1400
12	<i>A. grandifolia</i>	51	15700	<i>M. hirtus</i>	44	3450
13	Cariophyllaceae sp.	18	1050	<i>M. americanum</i>	28	650
18	<i>A. grandifolia</i>	30	2400	<i>M. acantholoba</i>	75	1700
20	<i>A. grandifolia</i>	46	3050	<i>M. acantholoba</i>	73	850
25	<i>A. grandifolia</i>	27	1150	<i>M. acantholoba</i> y Cariophyllaceae sp.	40	300
32	<i>C. biflora</i>	62	3050	<i>M. tenuiflora</i>	24	950
38	<i>P. trichoides</i>	32	1200	<i>W. indica</i>	24	600
42	<i>A. grandifolia</i>	19	650	<i>E. alsinoides</i>	20	450
56	<i>A. grandifolia</i>	40	1250	<i>M. acantholoba</i>	36	550
60	<i>M. americanum</i>	26	600	<i>M. americanum</i> y <i>A. cochliacantha</i>	24	200
BM	<i>M. acantholoba</i>	20	250	<i>M. americanum</i> y <i>E. alsinoides</i>	15	150

Clasificación.- Los bancos de semillas de las parcelas de la cronosecuencia no se agruparon con respecto a la abundancia y la composición de sus especies, en grupos característicos de distintas edades sucesionales. Solamente se desprende en este análisis que las parcelas más jóvenes (2, 3 y 5 años) más similares entre sí, y de hecho las parcelas de 2 y 3 tuvieron una disimilitud de 10% (1-Jaccard cuantitativo) es decir, fueron 90% similares (Fig. 10).

Ordenación.- En el espacio de ordenación del NMDS se observa que las parcelas maduras se ordenan del lado derecho, salvo las parcelas de 7 y 9 años, mientras que las parcelas jóvenes e intermedias se encuentran del lado (Fig. 11) Mediante la regresión de los valores del eje 1 de ordenación contra la edad de los acahuals se encontró una relación de la variación de la composición del banco de semillas con el tiempo sucesional ($R^2 = 0.24$, $P < 0.01$).

Las especies dominantes en el banco de semillas de la cronosecuencia fueron especies secundarias. Entre ellas destacan los árboles pioneros *Mimosa acantholoba* y *Mimosa tenuiflora*, el arbusto *Waltheria indica*, el pasto *Urochloa mollis* y la forbia *Achimenes grandiflora*, con sus picos de mayor abundancia en los acahuales jóvenes, mientras que en los acahuales de edad intermedia y en los maduros ninguna de ellas estuvo representada por más de 100 semillas (Fig. 14). En cuanto a las formas de crecimiento, de nuevo los arbustos (principalmente *W. indica*) dominaron el banco de semillas durante los primeros tres años de abandono, y posteriormente dominaron los pastos (*U. mollis* como dominante) alrededor de los cinco años; después de este tiempo los arbustos (nuevamente) y las forbias dominaron alrededor de los siete años. Los árboles aumentaron su abundancia sólo después de 9 años de abandono, hasta alcanzar su máximo alrededor de 20 años; sin embargo, éstos no dominaron el banco de semillas, sino las forbias, grupo que fue dominante en el banco a partir los 7 años de abandono, excepto en la parcela de 9 años (Fig. 12).

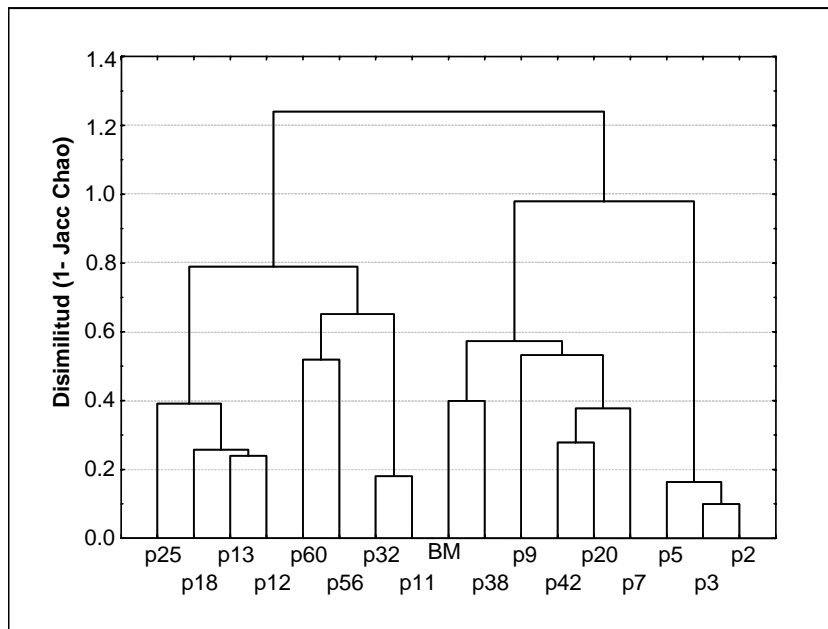


Figura 10. Dendrograma de las 17 parcelas de la cronosecuencia (método de unión Ward, medida de disimilitud 1-Jaccard cuantitativo de Chao (2005)).

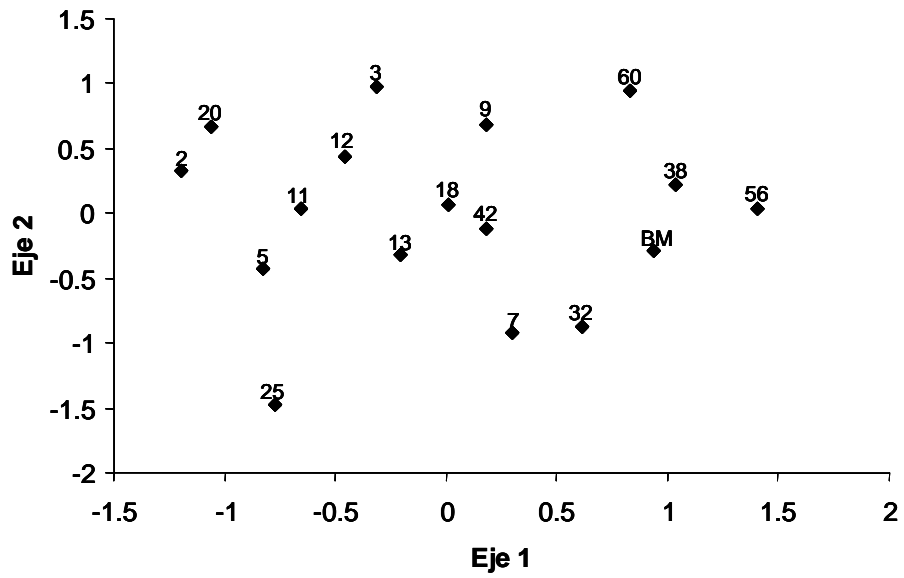


Figura 11. Análisis multidimensional no-métrico escalar NMDS (índice de Jaccard y el punto inicial obtenido por medio de PCA).

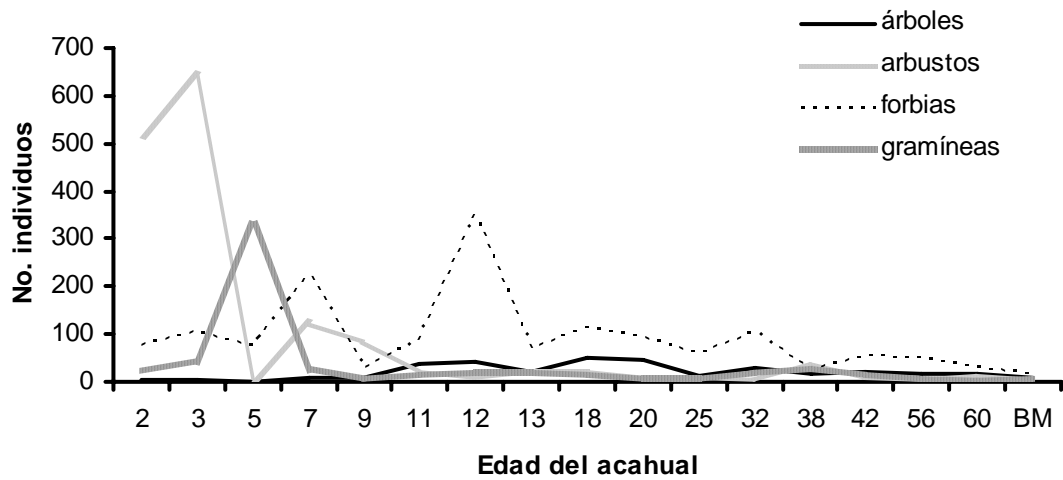


Figura12. Abundancia de las especies dominantes a lo largo de la cronosecuencia.

3.5 Similitud del banco de semillas con la vegetación establecida

En el banco de semillas de la cronosecuencia se registraron 82 especies (101 morfoespecies) mientras que en la vegetación establecida Lebrija-Trejos (2004) identificó 121 especies (141 morfoespecies). De éstas, solamente se compartieron entre el banco de semillas y la vegetación 22 especies ($J_{\text{clás}} = 0.12$ y $S_{\text{clás}} = 0.10$). Éstas representaron a 15 familias y 19 géneros, y 8 fueron arbóreas, 10 arbustivas, 3 forbias (subfrútices) y una trepadora (Tabla 5). De estas especies *M. acantholoba*, *W. indica* y *M. americanum* tuvieron una alta frecuencia en la cronosecuencia en contraparte de las especies típicas del bosque maduro como *Caesalpinia platyloba*, *Bucida macrostachya* y *Zanthoxylum* aff. *caribaeum* que solamente se registraron en el banco de una parcela.

Tabla 5. Especies compartidas entre el banco de semillas y la vegetación establecida en la cronosecuencia. A = árbol; Ab = arbusto; F = forbia; T = trepadora.

Especie	F.C.	2	3	5	7	9	12	11	20	18	13	25	32	38	42	56	60	BM	
<i>Mimosa acantholoba</i>	A	2	3			9	25	38	41	50	11	11	10	10	18	12	2	7	
<i>Mimosa tenuiflora</i>	A			1	8	18					8		19	7	4			1	
<i>Acacia cochliacantha</i>	A													1		1	1	9	1
<i>Mimosa goldmanii</i>	A														1	1	1	3	
<i>Gliricidia sepium</i>	A										1								
<i>Caesalpinia platyloba</i>	A									1									
<i>Bucida macrostachya</i>	A																	1	
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	A															3			
<i>Waltheria indica</i>	Ab	513	609	4	115	74		18		4	8	7	2	31	5			8	1
<i>Turnera ulmifolia</i>	Ab	3	4	1	1	1	1	1	15					1					
<i>Senna holwayana</i>	Ab		4			1	1	1										1	
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Ab										2			5					2
<i>Haplophyton cimicidum</i>	Ab		1								3		1						
<i>Indigofera thibaudiana</i>	Ab	1		1	2														
<i>Melochia tomentosa</i>	Ab										5					2	1		
<i>Dalea carthagenensis</i>	Ab		2	2															
<i>Capsicum annuum</i>	Ab									2									
<i>Iresine aff. interrupta</i>	Ab								5										
<i>Malvastrum americanum</i>	F	25	47	11	2	5	13	6	2		23		6	7	3	1	12	3	
<i>Justicia caudata</i>	F											1							
<i>Porophyllum punctatum</i>	F																	1	
<i>Gouania lupuloides</i>	T		3		10													1	1

IV DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

4.1 Riqueza de especies y densidad de semillas en el banco

La cuestión de la regeneración natural en los BTC sigue siendo un enigma en cuanto a la importancia relativa de los distintos mecanismos de regeneración. Se ha considerado que la importancia del banco de semillas en este proceso es relativamente baja, en comparación con el rebrote, siendo que las condiciones ambientales en las cuales se desarrollan estos bosques hacen poco probable el establecimiento de nuevos individuos a partir de semillas. Sin embargo, en este estudio se encontró que el banco de semillas puede contribuir potencialmente a la regeneración del bosque con al menos 111 morfoespecies. Si bien en la región de Nizanda se han registrado 920 especies de plantas vasculares (Pérez-García, 2008), hay que tomar en cuenta que se trata de una región florística muy heterogénea con siete tipos de vegetación, de los cuales el BTC es predominante (Pérez-García *et al.*, 2001). De las 443 especies registradas en el BTC (Pérez-García *et al.*, 2005), 25% fueron halladas en el banco de semillas de la cronosecuencia (111 morfoespecies) de Nizanda y 27% en la vegetación establecida (121 especies) (Lebrija-Trejos, 2004). Tomando en cuenta estas cifras, el aporte del banco de semillas no es insignificante en cuanto a riqueza de especies, y menos aún considerando que se han registrado 92 especies en la vegetación secundaria de Nizanda (Pérez-García *et al.*, 2005). Sin embargo, la evaluación del banco no puede limitarse a la riqueza de especies contenida en el, sino como se verá más adelante, también hay que considerar la identidad de las especies.

Antes de discutir la información relacionada con la composición florística del banco de semillas en los acahuales de Nizanda, vale la pena hacer una comparación cuantitativa con los resultados obtenidos en otros sitios. La relevancia de esta comparación descansa en el hecho de que el estudio del banco de semillas enfrenta un problema fuerte debido a la baja comparabilidad de los datos generados causada por la gran variación en los métodos de muestreo, como el tamaño del nucleador y el número de muestras (Garwood 1989). Por ello, es difícil afirmar de manera definitiva si el banco de semillas en Nizanda es rico o pobre en cuanto a su número de especies en comparación con otros estudios en BTC. Los datos presentados en la Tabla 6 parecen sugerir que el banco de semillas del bosque maduro de Nizanda es el menos rico en especies; sin embargo, hay que considerar que el esfuerzo de muestreo por parcela fue unas cuatro veces menor que los otros dos estudios. Probablemente si se hubiera aumentado el número de muestras

de suelo tomadas en Nizanda en cada sitio se hubieran encontrado más especies, pero quizá no hubiera sido factible abarcar tantos sitios de edades tan diferentes. Garwood (1989) reporta que la riqueza del banco de semillas de los BTP fluctúa alrededor 20 a 30 especies vs. 4 a 79 especies en BTP, lo cual significa que los tres estudios realizados en bosques mexicanos sintetizados en dicha Tabla concuerdan con dicho intervalo. En cuanto a la densidad (semillas/m²) los tres estudios también se encuentran dentro del intervalo reportado por Garwood (1989) para los BTS (55-696 semillas/m²), aunque llama la atención el primer estudio (Miller, 1999) por sus valores altos.

Tabla 6. Riqueza (S) y densidad del banco de semillas de dos bosques tropicales caducifolios maduros (BM) y un acahual de 100 años de abandono, y características del muestreo (profundidad = prof, diámetro = diám) y área de las muestras de suelo, así como el número de muestras tomadas en cada estudio (N) y área total de suelo muestreado.

Lugar	S	Densidad (semillas/m ²)	Prof (cm)	Diámetro (cm)	Área (cm ²)	N	Área total (cm ²)
Chamela[1]	30	700	5.5	10.3	458	24	10,992
Yucatán [2]	22	300	5.0	20 × 20	2000	5	10,000
Nizanda [3]	19	228	4.5	8	226	18	4,068

1. Bosque maduro en Chamela (Miller, 1999)

2. Acahual de 100 años en Yucatán (Rico-Gray y García-Franco, 1992)

3. Bosque maduro en Nizanda (presente estudio).

Se podría decir que una cifra de 20 a 30 especies en el banco de semillas representa un número muy bajo de especies; sin embargo, una afirmación de este tipo debe tener en cuenta varios factores. En primer lugar, son datos correspondientes al banco de semillas de bosques maduros y por lo tanto es bastante común que éstos posean menos semillas y menos especies que los bancos de semillas de sitios perturbados o de acahuales jóvenes. Este patrón está muy bien conocido en los estudios en BTP y bosques templados, y la forma más común de explicarlo es que las especies primarias no son formadoras de banco de semillas sino de bancos de plántulas. No obstante, debido a los efectos del estrés hídrico y térmico en los BTC (Lebrija-Trejos *et al.*, en prensa) y debido a que *ca.* 76% de las especies de estos bosques son ortodoxas, se había pensado que era posible encontrar un mayor número de especies en el banco de semillas, aunque esto no fue así. Un segundo factor que puede tener un efecto sobre la riqueza de especies de estos bancos es precisamente que éstos poseen una heterogeneidad muy alta, particularmente en los

bosques maduros; es decir, hay grandes diferencias entre las muestras tomadas en distintos puntos, y por lo tanto el número de muestras tiene un efecto grande en la riqueza registrada (Garwood, 1989). Los dos primeros estudios alcanzaron a muestrear una superficie total de 1 m² (Tabla 6), lo cual parece mucho en términos del esfuerzo involucrado en este tipo de estudios, pero corresponde tan sólo a una fracción pequeñísima de las dimensiones de un acahual, y por lo tanto puede ser una subestimación de la riqueza real del banco. Este punto es muy importante porque se puede sospechar que todos los estudios existentes sobre el banco de semillas de bosques tropicales sufran de esta deficiencia. Por otro lado, debido a que un alto porcentaje de las especies de estos bosques son ortodoxas, es probable que algunas especies contenidas en las muestras no hayan germinado debido a que las condiciones no fueron las adecuadas para que éstas salieran de latencia. En realidad, esta probabilidad parece ser baja, ya que el examen visual de las muestras al ser tamizadas sólo mostró unas pocas semillas en el tamiz, las cuales fueron reintegradas a la muestra; además, al retirar las charolas al final de cada periodo de germinación éstas fueron revisadas de nuevo y ya no se observaron más semillas.

4.2 Composición del banco de semillas y regeneración natural del BTC

Si bien la riqueza de especies en el banco de semillas proporciona una idea general de cuántas especies pueden regenerarse a través de él, es necesario analizar la identidad de las especies para comprender el aporte del banco de semillas a la regeneración natural de cualquier ecosistema. Al igual que la mayoría de los estudios sobre el banco de semillas de diferentes comunidades vegetales (Bossuyt *et al.*, 2002; Rico-Gray y García-Franco, 2001; Baider *et al.*, 2001; Miller, 1999; Ramírez-Marcial *et al.*, 1992; Skoglund, 1992; Young *et al.* 1987; Uhl, 1987), en la cronosecuencia de Nizanda este componente está dominado por especies secundarias, principalmente hierbas. En la literatura sobre los BTP y los bosques templados se ha reportado que las especies pioneras y herbáceas forman bancos de semillas como estrategia de evasión de las condiciones ambientales desfavorables, y que contrariamente a éstas, las especies primarias no forman bancos de semillas sino de plántulas.

En contraste, en este estudio también se encontraron en el banco algunas especies características de BTC maduro (*Zanthoxylum aff. caribaeum*, *Caesalpinia platyloba*, *Bucida macrostachya* y *Coursetia oaxacensis*). Aunque no fueron muchas las especies de este tipo (cuatro especies primarias entre nueve especies de árboles) en el banco de semillas, su presencia

sugiere que el banco de los acahuales intermedios y avanzados representa, al menos, un bajo potencial de regeneración del BTC. De hecho, en comparación con el banco de semillas de otros estudios, este banco resultó ser bastante rico en especies de árboles. Por ejemplo, Rico-Gray y García-Franco (2001) solamente encontraron una especie de árbol (*Lysiloma latisiliquum*) en un acahual de 15 años, la cual estuvo ausente en las ocho parcelas restantes de su cronosecuencia. A su vez, Miller (1999) encontró dos especies de árboles, *Heliocarpus pallidus* y *Piptademia constricta*; ambas fueron registradas en el mismo bosque, pero bajo tratamiento distintos, la primera en el bosque maduro sin perturbación y las dos, en el mismo bosque pero bajo un tratamiento de roza y tumba.

Este hallazgo en el banco de semillas de la vegetación secundaria en Nizanda muestra que sí contiene semillas de árboles primarios, y que aunque sus densidades sean bajas, éstas podrían jugar un papel, si bien modesto, en la regeneración del BTC. Como ya se mencionó, en este momento domina el paradigma de que el rebrote es la estrategia de regeneración más común en los BTS (Lebrija-Trejos, 2008). Sin embargo, los trabajos publicados no aclaran qué sucede después de las primeras etapas de la sucesión. Por esto, este hallazgo es importante para la comprensión de la regeneración natural de los BTC, y muestra la necesidad de llevar a cabo más estudios, principalmente sobre la dinámica estacional del banco de semillas de los bosques maduros. Dichos estudios deberán tomar el mayor número de muestras a lo largo de un año (al menos), de tal manera que sea posible estimar con mayor precisión el número de especies y la composición del banco, así como distinguir a las especies formadoras de banco de semillas transitorio de las formadoras de banco de semillas semipersistente o persistente.

Un resultado que llama la atención de éste y de otros estudios de banco de semillas de BTS, es que no se hayan registrado cactáceas. Es probable que este tipo de plantas tolerantes al estrés hídrico podrían no ser formadoras de banco de semillas; ellas podrían florecer antes del inicio de las lluvias o justo después, dispersar sus semillas (a lo mejor ser recalcitrantes) y germinar durante la misma temporada lluviosa; entonces quizá sus plántulas podrían tolerar la temporada seca bajo el espeso mantillo de estos bosques caducifolios o esconderse en alguna grieta u algún otro micrositio donde su supervivencia fuera posible. Éste es un tema que valdría la pena ser investigado a fondo en el futuro.

4.3 Dinámica estacional del banco de semillas

Como se mencionó en la introducción, la corta temporada de lluvias obliga a las plantas a ajustar la temporalidad de su reproducción (florecer y fructificar) o su establecimiento (germinar y crecer). Así, las semillas de los individuos que se establecerán deberán estar presentes en el suelo cuando comiencen las lluvias (Ceccon *et al.*, 2006; Vieira y Scariot, 2006; Fonara y Dalling, 2005; Khurana y Singh, 2001; Fitter y Hay, 1987). Los individuos maduros ya establecidos se reproducirían durante dicha temporada, dispersando sus frutos al final de las lluvias, durante la temporada seca o al inicio de la temporada lluviosa.

Llama la atención el hecho de que se haya registrado una mayor densidad de árboles, arbustos y pastos en el banco de semillas de finales de la temporada lluviosa. Esto sugiere que probablemente varias de las semillas de especies con estas formas de crecimiento fueron dispersadas durante la temporada lluviosa y que durante la temporada seca (Garwood, 1983), debido a numerosos filtros ecológicos como la depredación, el ataque de patógenos o la pérdida de viabilidad, hayan salido del banco (Vieira *et al.*, 2008). Esto podría explicar por qué se registró una menor abundancia a finales de la temporada seca. Aunque esta posibilidad tendría que ser confirmada, de ser cierta tendría implicaciones muy fuertes, ya que significaría que la temporada seca en los BTC es un filtro ecológico muy fuerte para el establecimiento de las plantas propias de este sistema.

De todas maneras, no se puede descartar la posibilidad de que algunas semillas encontradas en el banco de finales de la temporada lluviosa provengan del banco de la temporada seca anterior y que, debido a condiciones ambientales desfavorables durante la temporada lluviosa o a la presencia de una latencia de largo plazo (duradera), no hayan podido salir del banco a través de la germinación durante la temporada lluviosa (Fitter y Hay, 1987; Hyatt y Casper, 2000).

En síntesis, los datos de este estudio sugieren que el banco de semillas que representa mejor el potencial de regeneración de la vegetación en los BTC es el de la temporada seca, que probablemente se deba a que hay una mayor dispersión durante la temporada seca.

4.4 El banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria

No hay duda de que en Nizanda, como en otros sitios, el disturbio generado por la agricultura de la tumba-roza y quema hace que el banco de semillas quede vacío, tanto de árboles pioneros

como de especies primarias (Rico-Gray y García-Franco, 1996; Miller, 1999; Kennard *et al.*, 2002). Así lo muestra el hecho de que en los doce campos agrícolas muestreados por Flores-Rodríguez (2008) en Nizanda, las hierbas dominaron el banco con 82.5% de las especies (35 especies) y solamente se encontraron cuatro individuos de *Acacia cochliacantha*. Esto significa que dicha práctica agrícola favoreció la dominancia de especies herbáceas arvenses como *Melanthera nivea* (no registrada en la cronosecuencia), *Rynchelytrum repens* y *Waltheria indica*, entre otra.

Una vez abandonado el campo agrícola en Nizanda, el patrón de la variación del banco de semillas se asemeja al reportado en otros estudios. Si bien por lo general los bancos de semillas de estos sistemas suelen ser bastante densos (Cavers y Benoit, 1989; Flores-Rodríguez, 2008), en comparación con el banco de un bosque, su densidad de semillas y riqueza de especies suelen incrementarse durante los primeros años de abandono, hasta alcanzar un pico entre los 4 y 7 años (Young *et al.*, 1987; Garwood, 1989). En Nizanda, Flores-Rodríguez (2008) encontró una densidad promedio (\pm e.e.) de $2,344 \pm 1,706$ semillas/m² en los campos agrícolas; en este estudio la densidad del acahual de dos años fue la mayor, con 6813 ± 1564 semillas/ m² y posteriormente decreció a *ca.* 2500-3500 semillas/ m² en los acahuales de 3, 5 y 7 años. Esto significa que durante los dos primeros años de abandono la densidad de semillas en el banco se incrementa considerablemente y después decrece hasta alcanzar su mínimo en el bosque maduro, con 300 ± 117 semillas/m² (Tabla 3). Este patrón de disminución paulatina de la densidad parece deberse al efecto negativo que tiene la creciente cobertura sobre la comunidad de especies heliófilas, las cuales suelen tener altas densidades de semillas en los bancos de acahuales jóvenes (Quintana-Ascencio *et al.*, 1996).

Otro patrón observado y compartido con los demás estudios de bancos de semillas a lo largo de la sucesión secundaria es la fuerte dominancia de las hierbas al inicio de la sucesión, su posterior disminución en densidad y la creciente incorporación de semillas de árboles pioneros hasta alcanzar su pico en las edades intermedias, en las que los individuos pioneros se encuentran en plena madurez reproductiva. Conforme el bosque envejece, disminuye la capacidad reproductiva de las especies pioneras y por lo tanto la densidad del banco de semillas disminuye aún más hasta que alcanza su valor más bajo en el bosque maduro (Pickett y McDonnell, 1989; Ramírez-Marcial y González-Espinosa, 1992; Quintana-Ascencio, *et al.* 1996; Rico-Gray y García-Franco, 1996; Bossuyt *et al.*, 2002; Dalling, 2002; Perera, 2005).

4.5 Similitud del banco de semillas con la vegetación establecida

Siendo que el banco de semillas en Nizanda estuvo dominado por especies secundarias, de las cuales las hierbas (forbias y gramíneas) dominaron con 59% de las especies y los arbustos representaron 16% (respectivamente), no debe sorprender que el banco de semillas (al igual que en la mayoría de los estudios en bosques) sea casi completamente distinto de la vegetación establecida (Ramírez-Marcial *et al.*, 1992; Rico-Gray y García-Franco, 1996). Al inicio de la sucesión secundaria la similitud entre el banco de semillas y la vegetación establecida suele ser mayor que en los acahuals de edad intermedia y mucho mayor que en los acahuals de edad avanzada y que en los bosques maduros. El incremento de esta discordancia entre el banco y la vegetación a lo largo de la sucesión se debe a que las especies formadoras de banco de semillas son más comunes en la vegetación establecida al inicio de dicho proceso y poco a poco son reemplazadas por especies primarias no formadoras de banco. En Nizanda el banco de semillas de la cronosecuencia y la vegetación establecida sólo compartieron 22 especies (82 especies con nombre en el banco y 121 de la vegetación), de las cuales ocho fueron árboles, nueve arbustos, tres forbias y una trepadora. Seguramente la similitud hubiera sido mayor si en el estudio de la vegetación establecida se hubiesen considerado a las especies con crecimiento herbáceo. Con respecto al banco de semillas, podemos suponer que el patrón de similitud con la vegetación establecida es similar a lo reportado en otros sitios (Ramírez-Marcial *et al.*, 1992; Rico-Gray y García-Franco, 1996, Nakagoshi, 1984). Esto se debe a que el banco estuvo dominado por especies herbáceas y pioneras arbóreas típicas de vegetación secundaria; sin embargo, a diferencia de otros estudios, en este banco de semillas se encontraron algunas pocas especies típicas de bosque maduro, lo que nos lleva a pensar que este tipo de especies sí forman un banco de semillas (al menos transitorio), aunque con densidades muy bajas, y por lo tanto la similitud entre el banco de semillas y la vegetación establecida en los acahuals de edad avanzada probablemente sea mayor que la encontrada en este estudio.

4.6 Conclusiones

Es evidente que enfrentamos una aguda escasez de estudios sobre las estrategias de regeneración y sobre la fenología reproductiva de las especies primarias de los BTC. Por ello, en este momento solamente podemos especular sobre los detalles de algunos procesos importantes involucrados. Si bien se mantiene la idea de que el banco de semillas de los BTS es bastante pobre, este estudio

sugiere que en estos sistemas el banco de semillas es heterogéneo, principalmente en cuanto a la riqueza y la densidad de semillas de los árboles característicos de dichos bosques. De ser esto cierto, esta variación podría contribuir en cierta medida a la alta diversidad en los BTC, ya que al abrirse nuevas oportunidades de establecimiento sería poco probable que las mismas especies estuvieran disponibles para iniciar un proceso local de regeneración. Para poner a prueba dicha hipótesis se requiere llevar a cabo estudios del banco de semillas de BTC más meticulosos en cuanto al esfuerzo de muestreo (número de muestras y duración del estudio), al igual que estudios sobre la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas.

VI Literatura citada

- Baider C., Tabarelli M. y Mantovani W. 2001. The soil seed bank during Atlantic forest regeneration in southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* **61**: 35-44.
- Baskin J. M. y Baskin C. C. 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. En: Leck M. A., Parker V. T. y Simpson R. L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. pp. 53-66, Academic Press, San Diego, California.
- Baskin C. C. y Baskin J. M. 1998a. A geographical perspective on germination ecology: tropical and subtropical zones. En: Baskin C. C. y Baskin J. M. (Eds.) *Seeds, Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. pp. 239-313, Academic Press, San Diego, California.
- Baskin C. C. y Baskin J. M. 1998b. Biogeographical and evolutionary aspects of seed dormancy. En: Baskin C. C. y Baskin J. M. (Eds.) *Seeds, Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. pp. 559-613, Academic Press, San Diego, California.
- Bossuyt B., Heyn M. y Hermy M. 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. *Plant Ecology* **162**: 33-48.
- Brienen R. J. W., Lebrija-Trejos E., van Breugel M., Bongers F., Meave J.A., Pérez-García E.A. y Martínez-Ramos M. 2009. Tree rings in secondary forests in southern Mexico: potentials for successional studies in the tropics. *Biotropica* **41**: 186-195.
- Brokaw N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forest. En: Pickett S. T. A. y White P. S. (Eds.) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. pp. 53-69, Academic Press, San Diego, California.
- Bullock S. H. y Solís-Magallanes J. A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**: 22-35.
- Bullock S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest. En: Bullock S. H., Mooney H. A. y Medina E. (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forest*. pp 277-303, Cambridge University Press, Cambridge.
- Cavers P. B. y Benoit D. L. 1989. Seed banks in arable land. En: Leck M. A., Parker V. T. y Simpson R. L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. pp. 309-328, Academic Press, San Diego, California.
- Ceccon E., Huante P. y Rincón E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **49**: 305-312.
- Chao A., Chazdon R. L., Colwell R. K. y Shen T. J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* **8**: 148-159.
- Colwell R. K. 2006. EstimateS, Version 8.0 Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. (Software). Freeware for Windows and MacOS.
- Crawley J. M. 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Dalling J. W. 2002. Ecología de semillas. En: Guariguata M. R. y Kattan G. H. (Eds.) *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. pp. 345-375, Libro Universitario Regional,

Cartago, Costa Rica.

- Denslow J. S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* **46**: 18-21.
- Dirzo R. y Trejo I. 2001. Selvas tropicales secas de México: un sistema de importancia planetaria. En: Primack R., Roíz R., Feinsinger P., Dirzo R. y Massardo F. (Eds.) *Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas*. pp. 106-107. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Ewel J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica* suplemento **12**: 2-7.
- Finegan B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 119-124.
- Fitter A. H. y Hay R. K. 1987. Adaptations favoring germination and seedling establishment in dry environments. *Environment Physiology of Plants*. Academic Press, Londres.
- Flores-Rodríguez C. 2008. *Heterogeneidad del banco de semillas en campos agrícolas de la región de Nizanda (Oaxaca), México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Fornara D. A. y Dalling J. W. 2005. Seed bank dynamics in five Panamanian forest. *Journal of Tropical Ecology* **21**: 223-226.
- Garwood C. N. 1989. Tropical Soil Seed Banks: A Review. En: Leck M. A., Parker V. T. y Simpson R. L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. pp. 309-329, Academic Press, San Diego, California.
- Garwood C. N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* **53**:159-181.
- Gerhardt K. y Hytteborn H. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forest - an introduction. *Journal of Vegetation Science* **3**: 361-364.
- Grime P. J. 1979. *Plant Strategies and Regeneration Processes*. Wiley, Nueva York.
- Gross K. L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology* **78**: 1079-1093.
- Guariguata M. R. y Ostertag R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* **148**: 185-206.
- Guevara Sada. S. y Gómez-Pompa A. 1972. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Veracruz, México. En: Gómez-Pompa A., del Amo Rodríguez S., Vázquez-Yanes C. y Butanda C. A. (Eds.) *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. pp. 203-232. Cía. Editorial Continental, México, D.F.
- Harper J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. Londres.
- Hartshorn G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* suplemento **12**: 23-30.
- Henderson P. A. y Seaby R. M. H. 1999. CAP, Version 1.2 Community Package Analysis. Pisces Conservation Ltd.
- Hyatt L. A. y Casper B. B. 2000. Seed bank formation during early secondary succession in a

- temperate deciduous forest. *Journal of Ecology* **88**: 516-527.
- Janzen D. H. 1988. Tropical dry forest: the most endangered mayor tropical ecosystem. En: Wilson E. O. *Biodiversity*. pp. 130-137, National Academic Press, Washington, D.C.
- Kennard D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **18**: 53-66.
- Kennard D. K., Gould K., Putz F. E., Fredericksen T. S. y Morales F. 2002. Effects of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **162**: 197-208.
- Khurana E. y Singh J. S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* **28**: 39-52.
- 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., Bongers F., Pérez-García E. y Meave J. A. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* **40**: 422-431.
- Lebrija-Trejos E., Pérez-García E. A., Meave J. A., Bongers F. y Poorter L. En prensa. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical landscape. *Ecology*.
- Leck M. A. y Leck C. F. 1998. A ten year seed bank study of old field succession in central New Jersey. *Journal of the Torrey Botanical Society* **125**: 11-32.
- Lugo A. E. 1995. Management of tropical biodiversity. *Ecological Applications* **5**: 956-951.
- Martínez-Garza C. y Howe H. F. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* **40**: 423-429.
- Maass J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. En: Bullock S. H., Mooney H. A. y Medina E. (Eds.) *Seasonal Dry Tropical Forest*. pp. 399-422, Cambridge University Press, Cambridge.
- Maass J. M., Jaramillo V., Martínez-Yrizar A., García-Oliva F., Pérez-Jiménez A. y Sarukhán J. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En: Noguera F. A., Vega-Rivera J. H., García-Aldrete A. N., Quesada-Avenidaño M. (Eds.) *Historia Natural de Chamela*. pp. 525-542, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- McCook L. J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* **110**: 115-147.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. veinte años de investigación académica. *INCI* **28**: 581-589.
http://www.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0378-18442003001000006&lng=es&nrm=iso. [consultado 7 abril 2009],
- Miller P. M. 1999. Effects of deforestation on seed banks in tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **15**: 179-188.

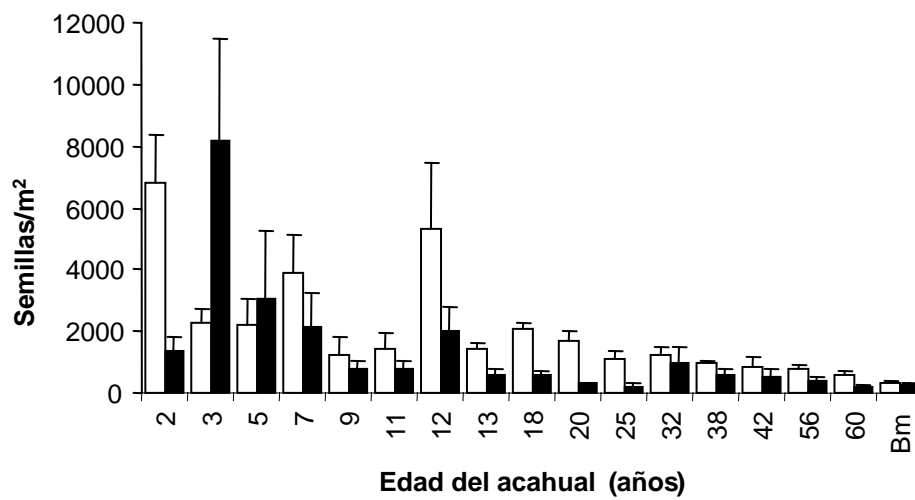
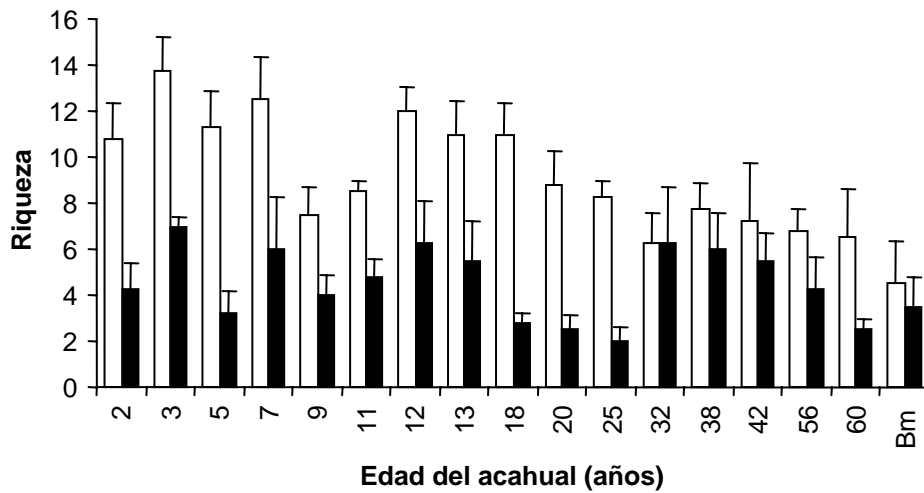
- Miller P. M. y Kauffman J. B. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* **30**: 538-546.
- Murphy P. G. y Lugo A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology Systematics* **17**: 67-88.
- Nakagoshi N. 1984. Buried viable seed populations in forest communities on the Hiba Mountains, southwestern Japan. *Journal of Science of the Hiroshima University* **19**:1-56.
- Perera G. A. D. 2005. Diversity and dynamics of the soil seed bank in tropical semi-deciduous forest of Sri Lanka. *Tropical Ecology* **46**: 65-78.
- Pérez-García E. A., Meave J. A. y Gallardo C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana* **56**: 19-88.
- Pérez-García E. A., Meave J. A. y Gallardo-Cruz A. 2005. Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. En: Halffter G., Soberón J., Koleff P. y Melic A. (Eds.) *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. pp.123-142, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España,.
- 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 Autónoma de México, México, D. F., 215 pp.
- Pickett S. T. A. y McDonnell M. J. 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. En: Leck M. A. Parker V. T. y Simpson R. L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. pp. 123-145, Academic Press, San Diego, California.
- Pickett S. T. A. y White P. S. 1985. Patch dynamics: a synthesis. En: Pickett S. T. A. y White P. S. (Eds.) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. pp. 371-383, Academic Press, San Diego, California.
- Ramírez-Marcial N. y González-Espinosa M. 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.
- Ray G. J. y Brown B. J. 1994. Seed ecology of woody species in a Caribbean dry forest. *Restoration Ecology* **2**: 156-163.
- Rico-Gray V. y García-Franco J. G. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* **3**: 617-624.
- Roth L. C. 1999. Anthropogenic change in subtropical dry forest during a century of settlement in Jaiquí Picado, Santiago Province, Dominican Republic. *Journal of Biogeography* **26**: 739-759.
- Rzedowski J. 1984. Los bosques secos y semihúmedos de México con afinidades neotropicales. En: Rabinovich J. y Halffter G. (Eds.) *Tópicos de Ecología Contemporánea*. pp. 37-46, Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Quintana-Ascencio P. F., Espinoza-González M., Ramírez-Marcial N., Domínguez-Velázquez G., Martínez-Ico M. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa field at the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Biotropica* **28**: 192-209.

- Sánchez-Azofeifa G. A., Quesada M., Rodríguez J. P., Nassar J. M., Stoner K. E., Castillo A., Garvin T., Zent E. L., Calvo-Alvarado J. C., Kalacska M., Farjado L., Gamon J. A. y Cuevas-Reyes P. 2005a. Research priorities for neotropical dry forest. *Biotropica* **37**: 477-485.
- Sánchez-Azofeifa G. A., Kalacska M., Quesada M., Calvo-Alvarado J. C., Nassar J. M. y Rodríguez J. P. 2005b. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forest. *Conservation Biology* **19**: 285-286.
- Shugart H. H. 2004. Secondary succession. *Nature Encyclopedia of Life Sciences*, doi: 10.1038/npg.els.0003182
- Simpson R. L., Leck M. A. y Parker V. T. 1989. Seed Banks: General Concepts and Methodological Issues. En: Leck M. A., Parker V. T. y Simpson R. L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. pp. 3-7, Academic Press, San Diego, California.
- Skoglund J. 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of Vegetation Science* **3**: 357-360.
- Sousa W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 353-391.
- StatSoft, Inc. 2001. Statistica for Windows. Tulsa, Oklahoma.
- Swaine M. D. 1992. Characteristics of dry forest in West Africa and the influence of fire. *Journal of Vegetation Science* **3**: 365-374.
- Swift M. J., Vandermeer J., Ramakrishnan P. S., Anderson J. M., Ong C.K. y Hawkins B. A. 1996. Biodiversity and agroecosystem function. En: Mooney H. A., Cushman J. H., Medina, E., Sala O. E. y Ernst-Detlef S. (Eds.) *Functional Roles of Biodiversity, a Global Perspective*. pp. 261-298, John Wiley and Sons, Chichester, U.K.
- Thompson K. y Grime J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* **67**: 893-921.
- Trejo I. y Dirzo R. 2000. Deforestation of seasonal dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* **94**: 133-142.
- Uhl C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* **75**:377-407.
- Vieira D. L. M. y Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology* **14**: 11-20.
- Vieira D. L. M., Lima V. V. de, Sevilha A. C. y Scariot A. 2008. Consequences of dry-season seed dispersal on seedling establishment of dry forest trees: Should we store seeds until the rains? *Forest Ecology and Management* **256**: 471-481.
- Whitmore T. C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forest. *Forest Abstracts* **44**: 767-779.
- Young K. R., Ewel J. J. y Brown B. J. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* **71**: 157-173.
- Zimmerman J. K., Pascarella J. B. y Aide M. T. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* **8**: 350-360.

APÉNDICE I. Densidad promedio (E.E.) y número de especies (S) en el banco de semillas en cada parcela de la cronosecuencia y en cada temporada, para el fin de la temporada seca y el fin de la temporada lluviosa. BM = bosque maduro.

Edad (años)	Fin temporada seca		Fin temporada lluviosa	
	Promedio (E.E.)	S	Promedio (E.E.)	S
2	6813 (1564)	23	1338 (477)	12
3	2275 (433)	31	8200 (3285)	15
5	2213 (816)	24	3063 (2184)	10
7	3888 (1209)	28	2138 (1111)	15
9	1238 (598)	20	775 (265)	9
11	1438 (494)	17	800 (257)	9
12	5288 (2183)	27	2038 (738)	14
13	1438 (152)	24	575 (193)	13
18	2075 (189)	26	600 (87)	6
20	1700 (334)	20	300 (20)	7
25	1075 (285)	18	200 (119)	4
32	1225 (247)	18	1000 (505)	16
38	950 (68)	19	613 (178)	14
42	875 (274)	18	550 (197)	13
56	775 (136)	21	388 (113)	12
60	563 (125)	18	200 (35)	7
BM	300 (117)	13	238 (113)	11

APENDICE II. Riqueza de especies y densidad promedio de semillas en la cronosecuencia. Las barras blancas corresponden al banco de semillas de la temporada seca y las barras negras al de la temporada lluviosa.



APÉNDICE II. Listado de especies registradas en la cronosecuencia. Las cifras arriba de la columna correspondiente a cada acahual representa su edad en años. BM= bosque maduro.

Especie	Familia	Acahual														BM		
		2	3	5	7	9	12	11	20	18	13	25	32	38	42		56	60
Árboles																		
<i>Anredera leptostachys</i> (Moq.) Steenis	Basellaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson	Caesalpinaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bucida macrostachya</i> Standl.	Combretaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.	Fabaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coursetia oaxacensis</i> M.Sousa et Rudd	Fabaceae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mimosa goldmanii</i> B.L. Rob	Mimosaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	Mimosaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	9
<i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Poir. var. <i>eurycarpa</i> B.L. Rob.	Mimosaceae	2	3	0	0	9	25	38	41	50	11	11	10	10	18	12	2	7
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	Mimosaceae	0	0	1	8	0	18	0	0	0	8	0	19	7	4	0	0	1
<i>Zanthoxylum</i> aff. <i>caribaeum</i> Lam.	Rutaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
Bignoniaceae sp 1	Bignoniaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0
Totales:		3	3	1	8	9	43	38	45	51	20	11	29	18	23	15	9	
Arbustos																		
<i>Iresine</i> aff. <i>interrupta</i> Benth.	Amaranthaceae	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haplophyton cimidum</i> A.DC.	Apocynaceae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0
<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S. Irwin et Barney	Caesalpinaceae	0	4	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Senna uniflora</i> (Mill.) H.S. Irwin et Barney	Caesalpinaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	Euphorbiaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	5	0	0	0	2
<i>Crotalaria cajanifolia</i> Kunth	Fabaceae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Dalea carthaginensis</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	Fabaceae	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Indigofera thibaudiana</i>	Fabaceae	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Especie	Familia	Acahual																			
		2	3	5	7	9	12	11	20	18	13	25	32	38	42	56	60	BM			
<i>Malpighia glabra</i> L.	Malpighiaceae	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Sida aff. urens</i> L.	Malvaceae	0	0	0	3	0	0	0	4	1	1	1	0	0	1	0	1	0			
<i>Capiscum annuum</i> L. var.	Solanaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0			
<i>Glabrusculum</i> (Dunal)																					
Heiser et Pickersgill																					
<i>Waltheria indica</i> L.	Sterculiaceae	513	609	4	115	74	0	18	0	18	0	4	0	0	2	31	5	0	8	1	
<i>Melochia tomentosa</i> L.	Sterculiaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
<i>Chorchorus orinocensis</i>	Tiliaceae	0	21	0	0	8	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	
Kunth																					
<i>Turnera ulmifolia</i> L.	Turneraceae	3	4	1	0	1	1	0	1	0	1	15	0	0	1	0	0	0	0	0	
Totales:		517	642	6	123	84	7	19	8	21	20	7	5	38	9	3	12	3			
Forbias																					
<i>Elytraria imbricata</i> Pers.	Acanthaceae	4	15	12	5	5	73	25	11	31	5	22	4	3	7	2	1	1			
<i>Ruellia inurndata</i> Kunth.	Acanthaceae	0	0	0	3	1	0	3	3	0	1	3	1	1	1	4	0	1			
<i>Justicia</i> sp.	Acanthaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Amaranthus scarisus</i>	Amaranthaceae	27	10	3	0	2	1	1	1	3	1	0	0	0	0	0	0	1			
Benth.																					
<i>Fleischmannia</i> sp.	Asteraceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1			
<i>Fleischmannia</i> sp 2	Asteraceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0			
<i>Melampodium divaricatum</i>	Asteraceae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
(Rich.) DC.																					
<i>Porophyllum punctatum</i>	Asteraceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0			
(Mill.) S.F. Blake																					
<i>Tithonia tubiformis</i> (Jacq.)	Asteraceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0			
Cass.																					
<i>Tridax</i> sp.	Asteraceae	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0			
<i>Verbesina</i> sp.	Asteraceae	0	0	6	0	0	0	1	2	0	0	1	2	0	1	0	0	0			
<i>Verbesina</i> sp. 2	Asteraceae	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Viguiera gracilissima</i>	Asteraceae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1			
Brandege																					
<i>Desconocida</i> 2	Asteraceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Heliotropium procumbens</i>	Boraginaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0			
Mill.																					
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	Convolvulaceae	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	3	1	11	1	1	3			
<i>Phyllanthus urinaria</i> L.	Euphorbiaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0			
<i>Acalypha</i>	Euphorbiaceae	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>pseudalopecurioides</i> Pax et																					
K.Hoffm.																					
<i>Achimenes grandiflora</i>	Gesneriaceae	6	1	7	4	8	162	28	61	48	14	23	13	9	13	26	3	1			
(Schtdl.) DC.																					
<i>Malvastrum americanum</i> (L.)	Malvaceae	25	47	11	2	5	13	6	2	0	23	0	6	7	3	1	12	3			
Torr.																					

Especie	Familia	Acahual														BM			
		2	3	5	7	9	12	11	20	18	13	25	32	38	42		56	60	
<i>Pavonia paniculata</i> Cav.	Malvaceae	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Sida</i> sp.	Malvaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	
Desconocida 3	Malvaceae	11	10	7	1	0	3	6	1	1	18	5	0	1	8	1	6	0	
Desconocida 4	Malvaceae	2	0	0	0	0	1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 5	Malvaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Desmanthus depressus</i>	Mimosaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	
Humb et Bompl. ex Willd																			
<i>Portulaca pilosa</i> L.	Portulacaceae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd.	Portulacaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	
<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	Rubiaceae	0	5	4	129	0	1	0	0	10	3	0	0	0	1	2	0	2	
<i>Capraria biflora</i> L.	Scrophulariaceae	0	0	9	0	3	24	14	6	8	1	0	61	0	0	2	1	0	
<i>Solanum adscendens</i> Sendth.	Solanaceae	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	
<i>Triumfeta</i> sp.	Sterculiaceae	0	3	0	21	0	6	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	
Desconocida 6	Rubiaceae	2	4	13	55	1	69	2	1	4	1	0	8	2	7	4	1	1	
Desconocida 7		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
Totales:		77	104	74	227	30	353	88	91	113	71	59	105	27	53	49	28	15	
Hierbas graminoides																			
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.	Poaceae	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. et Schult.	Poaceae	0	1	16	0	1	1	0	0	0	3	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Panicum trichoides</i> Sw.	Poaceae	3	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	11	24	10	3	0	2	
<i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) C.E.Hubb.	Poaceae	3	20	4	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	
<i>Tragus berteronianus</i> Schult. Rupr. ex Benth	Poaceae	4	11	27	21	4	9	8	1	9	6	0	1	1	0	0	1	0	
<i>Tripsacum lanceolatum</i>	Poaceae	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Urochloa mollis</i> (Sw.) Morrone et Zuloaga	Poaceae	8	9	280	0	0	1	3	4	1	5	0	3	0	2	0	0	0	
Desconocida 8	Poaceae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 9	Poaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 10	Poaceae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Totales:		23	42	329	26	5	17	12	5	11	15	3	16	25	13	5	1	3	
Rastreras																			
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench var. <i>jaliscensis</i> (Greenm.) H.S. Irwin et Barneby	Caesalpinaceae	7	6	0	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	

Especie	Familia	Acahual														BM			
		2	3	5	7	9	12	11	20	18	13	25	32	38	42		56	60	
Desconocida 11	Cariophyllaceae	0	0	2	13	2	12	12	2	5	21	10	0	0	7	0	0	1	
<i>Evolvulus cardiophyllus</i> Schtdl.	Convulvaceae	0	0	0	0	7	0	7	0	0	0	0	0	3	0	1	0	2	
<i>Ipomoea</i> sp.	Convulvaceae	1	0	0	0	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Ipomoea</i> sp. 2	Convulvaceae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Chamaesyce</i> sp	Euphorbiaceae	0	0	1	4	0	6	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	
<i>Galactia striata</i> (Jacq.) Urb.	Fabaceae	5	7	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Rhynchosia minima</i> (L.) DC.	Fabaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	
<i>Chaetocalyx</i> sp.	Fabaceae	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	3	0	0	0	0	
<i>Herissantia crispa</i> (L.) Brizicky	Malvaceae	5	15	0	39	4	13	1	0	2	7	7	3	5	5	4	1	2	
<i>Loeselia ciliata</i> L.	Polemoniaceae	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	
<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.	Rhamnaceae	0	3	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	
Desconocida 11		7	8	4	19	8	9	15	4	8	22	10	0	3	7	3	0	7	
Totales:		11	25	2	51	5	15	1	2	2	9	8	5	10	5	5	1	2	
Forma de vida desconocida																			
Desconocida 12	Crasulaceae	0	0	1	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 13	Fabaceae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 14	Fabaceae	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
Desconocida 15		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
Desconocida 16		3	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 17		1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 18		0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 19		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
Desconocida 20		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 21		0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 22		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 23		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 24		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 25		2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
Desconocida 26		0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	
Desconocida 27		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 28		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 29		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Desconocida 30		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
Desconocida 31		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 32		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
Desconocida 33		0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 34		0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	
Desconocida 35		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Desconocida 36		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
Desconocida 37		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Especie	Familia	Acahual													BM				
		2	3	5	7	9	12	11	20	18	13	25	32	38		42	56	60	
Desconocida 38		0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Desconocida 39		0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Desconocida 40		0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0