



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

LLUVIA Y BANCO DE SEMILLAS EN EL BOSQUE  
TEMPLADO DE LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA,  
MÉXICO D. F.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

**P R E S E N T A**

**YURIANA MARTÍNEZ OREA**

**TUTOR: Dra. Silvia Castillo-Argüero**

**COMITÉ TUTORAL: Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia,  
Dra. Margarita Collazo Ortega, Dra. Silvia Castillo-Argüero,  
Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, Dr. Francisco Javier Álvarez-Sánchez**

**MÉXICO D.F.**

**JUNIO, 2011**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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





UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/314/11

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de octubre de 2010 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL) del (la) alumno (a) MARTÍNEZ OREA YURIANA con número de cuenta 93636067 con la tesis titulada "Lluvia y banco de semillas en el bosque templado de la Cuenca del río Magdalena, México, D.F.", realizada bajo la dirección del (la) DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO:

Presidente: DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA  
Vocal: DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA  
Secretario: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO  
Suplente: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO  
Suplente: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 3 de junio de 2011

*M. del Coro Arizmendi*  
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/mnm



## **Agradecimientos**

-Al Posgrado en Ciencias Biológicas y a la Facultad de Ciencias de la UNAM por permitirme realizar mis estudios de maestría.

Al macroproyecto “Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano en la Magdalena Contreras”.

A los proyectos:

PAPIIT IN200906 “Restauración y conservación de la cuenca del río Magdalena, Contreras, Ciudad de México, con énfasis en la utilización de hongos micorrizógenos como una herramienta ecológica”.

PAPIME PE204209 “Apoyo a la difusión del conocimiento de procesos ecológicos de la cuenca del río Magdalena”.

PAPIIT IN202210 “Determinación del grado de conservación del bosque templado de la cuenca del río Magdalena, D.F.”.

-Al comité tutorial integrado por:

**Dra. Silvia Castillo Argüero**

**Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia**

**Dra. Margarita Collazo Ortega**

**Dr. José Alejandro Zavala Hurtado**

**Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez**

Quienes siempre me brindaron todo su apoyo, revisaron este trabajo y lo mejoraron con sus correcciones, ideas y sugerencias, muchas gracias por sus enseñanzas.

## Agradecimientos

Muy especialmente agradezco a la **Dra. Silvia Castillo Argüero**, quién me motivó para ingresar al posgrado, me permitió realizar mis estudios y siempre encontró formas para resolver los problemas que surgieron en el desarrollo de la tesis. Me impulsó con sus ideas y tuvo infinita paciencia conmigo. Gracias por siempre por tu tiempo y dirección.

Con mucha admiración y respeto agradezco a la Dra. Alma Orozco, quien es la persona más sencilla a pesar de saber tanto. Gracias por recibirme con una sonrisa siempre y por tu trato amable que brinda confianza. Gracias por todas tus enseñanzas y correcciones tan a detalle las cuales hicieron de mi tesis un mejor trabajo.

Con cariño agradezco a la Dra. Margarita Collazo, gracias por tus correcciones y acertados comentarios que definitivamente mejoraron esta tesis, gracias por tu paciencia.

Al Dr. Alejandro Zavala Hurtado. Muchas gracias por tus sugerencias y correcciones, por ayudarme, darme tiempo extra y asistir a mis llamados de auxilio, por ser tan paciente conmigo y por tus ideas para mejorar el modelo.

Al Dr. Javier Álvarez Sánchez, quién insistió en hacer de esta tesis un mejor trabajo con sus propuestas y correcciones, incorporé la mayoría de tus sugerencias ¡y definitivamente se ve el cambio! Gracias por tu tiempo extra y amistad.

-A la M. en C. Irene Sánchez Gallén por su constante apoyo en materia de estadística, por sus ideas y sugerencias. Por estar disponible en todo momento para resolver todas mis dudas en materia de ecología. Por su explicación brillante y precisa a tantas y tantas cosas. Gracias beauty. Tu tesis será “la tesis”.

-Al Biólogo Marco Antonio Romero Romero por su atenta ayuda en la elaboración de tablas y figuras. Por su apoyo en la instalación y el manejo de programas, así como en la edición de la tesis. Gracias muchas Marco.

-A la Dra. Guadalupe Barajas Guzmán quién muy amablemente me explicó lo concerniente a la organización de los números para realizar los análisis de varianza.

-Al Dr. Gerardo Rivas Lechuga, quién me explicó con paciencia y amabilidad lo que dicen las gráficas en los análisis de varianza.

-Al M. en C. Ramiro Cruz Durán por la identificación de material del herbario.

-A la M. en C. M. Esther Sánchez Coronado, M. en C. Pedro Eloy Mendoza y a la Dra. Mariana Hernández Apolinar por sus asesorías en materia de estadística.

-Al Dr. Eduardo Pérez García por su ayuda en cuestiones de taxonomía de plantas vasculares.

-Al Dr. Carlos Martorell Delgado por su apoyo con las pruebas de  $\chi^2$ .

-Al Dr. Zenón Cano Santana por su ayuda de siempre.

-A Lilia Judith Espinosa Sánchez y al Dr. Ernesto Armando Rodríguez por su apoyo en los trámites de la obtención de grado.

-Al Departamento de Prácticas de Campo de la Facultad de Ciencias, por el préstamo de vehículos para salir al campo: Hogla, Cinthia y Vicky, así como a los conductores de las camionetas, gracias a todos.

-A Patricia Zaldívar Ortega quién trabajó arduamente conmigo en la colecta del material depositado en las trampas así como en la separación e identificación de las diásporas. Gracias también a Nancy Ortiz, Cecilia Castro Gutiérrez, Nancy Vissuet e Ileana Reyes, quienes también me apoyaron en la colecta y separación de las diásporas. No lo hubiera logrado sin ustedes. Al M. en C. Oswaldo Núñez por su apoyo al inicio del experimento en la colocación de las trampas en el campo.

-A la Unidad de Ambientes Controlados de la Facultad de Ciencias la cual me permitió hacer uso de las instalaciones del invernadero.

## Más agradecimientos

A mi mamá, la persona que más me ha apoyado en la vida, todo el tiempo, siempre has estado aquí conmigo en las batallas constantes de todos los días. Muchas gracias mami por tu cariño y tu apoyo infinitos. Todo lo que pueda escribir aquí jamás será suficiente para agradecerte todo tu amor. Gracias por aguantarme y por darme la mano todos los días para que me pueda levantar.

A mis hijas Sara y Sofia, las dos más bellas flores del bosque, por su belleza infinita, por su paciencia, su tiempo, comprensión, esencia, por su luz y por su aroma. Por su sabiduría y enseñanzas. Las amo. Son mi motivo y mi razón en la vida. Son mi máximo logro y orgullo. Son TODO.

A Ollin, el que hubiera sido el más pequeño, aunque no estés y hayamos compartido vida y espacio por tan poquito tiempo, pienso en ti siempre....

A mi papá: Federico Mooser, quién me enseñó que los hijos no necesariamente son continuidad biológica, sino que te haces padre al estar pendiente de la vida de tu hijo (a). Gracias por cuidarme desde que era pequeña y hasta ahora. A Genny Mooser, por compartir a papá, por ser una gran y bella hermana.

A Rafael Serrano V. por tu amor que tanto quiero, por estar conmigo y por tu paciencia. Gracias por tu voz, la que necesito escuchar todos los días. Por tus labios dulces y tus manos tibias. Por enseñarme una vida con otros colores, sonidos y sabores.

A mis bellas amigas, que casi no veo, pero siempre llevo en mi corazón sus palabras y su frescura: Patricia Rivera “sabrosa”, Hortensia Santillán “muñecota”, Laura Márquez “melena airosa”, Alma “chamorrín” y Ere “danzarina”.....las quiero mucho.

A J. Alejandro Zavala H., lindo amigo que me encontré en mundos paralelos y en este cuando deambulábamos por ahí. Gracias por tus palabras motivadoras, por tus historias que me hacen sonreír y asombrarme.

Gracias a la vida, que me ha dado tanto.

Gracias al bosque y su candor, gracias a las semillas.

Gracias a los que fueron mis profesores en las materias del posgrado, por sus enseñanzas, a mis compañeros: Christiane, Bianca, Romi, Edgar, Hugo, Diego y Ariel. A Dulce Moreno (por ayudarme con las tareas de SIG), en fin, mucha gente. Gracias a todas las personas, estudiantes y maestros del laboratorio de Ecología con quienes convivo día a día, su compañía hace de la Facultad de Ciencias un lugar más divertido.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>3</b>
<b>PRESENTACIÓN</b>	<b>5</b>
<b>Los bosques templados</b>	<b>6</b>
<b>Regeneración de los bosques templados</b>	<b>8</b>
<b>Justificación</b>	<b>10</b>
<b>SITIO DE ESTUDIO</b>	
<b>Ubicación</b>	<b>12</b>
<b>Geología y suelos</b>	<b>13</b>
<b>Hidrología y clima</b>	<b>14</b>
<b>Vegetación</b>	<b>14</b>
<b>CAPITULO I. LLUVIA DE SEMILLAS</b>	<b>16</b>
<b>HIPÓTESIS</b>	<b>19</b>
<b>OBJETIVOS</b>	<b>20</b>
<b>MÉTODOS</b>	<b>20</b>
<b>Análisis de la información</b>	<b>21</b>
<b>RESULTADOS</b>	<b>24</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>51</b>
<b>CAPÍTULO II. BANCO DE SEMILLAS</b>	<b>66</b>
<b>HIPÓTESIS</b>	<b>69</b>
<b>OBJETIVOS</b>	<b>69</b>
<b>MÉTODOS</b>	<b>70</b>

<b>Análisis de la información</b>	<b>70</b>
<b>RESULTADOS</b>	<b>73</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>100</b>
<b>CAPÍTULO III. RELACIÓN DEL BANCO Y LA LLUVA DE SEMILLAS. SUS EFECTOS EN LA REGENERACIÓN NATURAL</b>	<b>111</b>
<b>HIPÓTESIS</b>	<b>113</b>
<b>OBJETIVOS</b>	<b>114</b>
<b>Análisis de la información</b>	<b>114</b>
<b>RESULTADOS</b>	<b>117</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>122</b>
<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>131</b>
<b>APÉNDICE 1</b>	<b>143</b>
<b>APÉNDICE 2</b>	<b>156</b>

## LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Mapa 1.- Ubicación de la Cuenca del río Magdalena en el Distrito Federal y en la Cuenca de México.

Mapa 2.- Ubicación de los tres tipos de vegetación en la CRM: bosque de *Quercus rugosa* (a), bosque de *Abies religiosa*, (c) bosque de *Pinus hartwegii*.

## CAPITULO I LLUVIA DE SEMILLAS

Tabla 1.- Clasificación de los síndromes de dispersión de acuerdo con las estructuras especializadas para la dispersión y/o la morfología de las diásporas así como con el vector de dispersión asociado

Fotografía 1.- Trampa colectora de la lluvia de semillas.

Figura 1.- Número de diásporas y número promedio de diásporas en la lluvia de semillas.

Figura 2.- Tendencias del logaritmo natural del número de diásporas en los tres tipos de vegetación de la CRM y en las dos épocas de recolecta de la lluvia de semillas.

Figura 3.- Prueba de Tukey para el logaritmo del número promedio de diásporas de los tres tipos de vegetación en la CRM y para las dos épocas de colecta.

Figura 4.- Tendencias del logaritmo natural del número promedio de diásporas en los tres tipos de vegetación de la CRM y en los días de colecta.

Figura 5.- Prueba de Tukey para el número promedio de diásporas en tres tipos de vegetación de la CRM y en ocho fechas de recolecta de la lluvia de semillas.

Figura 6.- Tendencias del logaritmo natural de la densidad de diásporas en los tres tipos de vegetación de la y en las dos épocas de muestreo de la lluvia de semillas.

Figura 7.- Prueba de Tukey para la densidad de diásporas en tres tipos de vegetación de la CRM y en las dos épocas de recolecta de la lluvia de semillas (lluviosa y seca).

Figura 8.- Tendencias del logaritmo natural de la densidad de diásporas ( $m^2$ ) en tres tipos de vegetación de la CRM y en las ocho fechas de recolecta de la lluvia de semillas.

Figura 9.- Prueba de Tukey para la densidad promedio de diásporas en tres tipos de vegetación de la CRM y en las ocho fechas de recolecta de la lluvia de semillas.

Figura 10.- Número de morfoespecies en la lluvia de semillas en cada tipo de vegetación y día de recolecta y Número de especies acumulado.

Figura 11.- Número de morfoespecies en la lluvia de semillas de los tres tipos de vegetación de la CRM y en las dos épocas de recolecta de la lluvia de semillas.

Figura 12.- Prueba de Tukey para el número promedio de morfoespecies en la lluvia de semillas en los tres tipos de vegetación y para las dos épocas de muestreo.

Figura 13.- Número de morfoespecies en la lluvia de semillas de los tres tipos de vegetación de la CRM y en las dos épocas de recolecta de la lluvia de semillas.

Figura 14.- Prueba de Tukey para el número promedio de morfoespecies en la lluvia de semillas en los tres tipos de vegetación y para las ocho recolectas.

Tabla 2.- Proporción de las especies más abundantes en la lluvia de semillas de tres tipos de vegetación de la CRM.

Figura 15.- Especies con mayor número de diásporas en la lluvia de semillas en tres tipos de vegetación en la CRM.

Figura 16.- Porcentaje de especies y de diásporas de especies anuales y perennes en la lluvia de semillas de la CRM.

Figura 17.- Porcentajes de diásporas y de especies presentes por forma de crecimiento en la lluvia de semillas de la CRM.

Figura 18.- Porcentajes de diásporas y de especies presentes por forma de crecimiento en la lluvia de semillas de la CRM.

Figura 19.- Porcentajes de especies y de diásporas presentes por forma de vida en la lluvia de semillas de la CRM.

Tabla 3.- Resultados de la prueba de  $X^2$  para las frecuencias del número de diásporas por forma de crecimiento en la lluvia de semillas entre ambas épocas de muestreo y para los tres tipos de vegetación de la CRM con su variante época.

Tabla 4.- Valores del coeficiente de variación (cv) para los tres tipos de vegetación de la CRM, para las épocas de muestreo, así como para la variante época dentro de cada tipo de vegetación para la lluvia de semillas.

Tabla 5.- Valores del índice de similitud de Sørensen entre los tres tipos de vegetación de la CRM, entre las dos épocas de muestreo y entre las épocas de muestreo dentro de cada tipo de vegetación.

Tabla 6.- Valores del índice de diversidad de Shannon-Weiner ( $H'$ ) para la lluvia de semillas de cada tipo de vegetación de la CRM, para cada época de muestreo y para la variante época dentro de cada tipo de vegetación. Se muestran los resultados de las pruebas de  $t$  para la comparación de  $H'$  entre los tres tipos de vegetación y entre las dos épocas de muestreo.

Tabla 7.- Valores del índice de dominancia de Berger-Parker (D) para cada tipo de vegetación y época en la lluvia de semillas de la CRM.

Figura 20.- Porcentajes de diásporas por síndrome de dispersión (Dansereau y Lems, 1957) en la lluvia de semillas de la CRM.

Figura 21.- Porcentajes de diásporas por síndrome de dispersión (Van der Pijil, 1982) en la lluvia de semillas de la CRM.

Tabla 8.- Porcentajes (%) de los síndromes de dispersión presentes en cada tipo de vegetación y tipo de vegetación por época.

Tabla 9.- Resultados de la prueba de  $X^2$  para el número de diásporas por síndrome de dispersión en la lluvia de semillas de la CRM.

## **CAPÍTULO II BANCO DE SEMILLAS**

Figura 1.- Número de plántulas y de número especies en el banco de semillas de la época seca en 30 charolas de suelo colectado en los tres tipos de vegetación presentes en la CRM.

Figura 2.- Número de plántulas y de especies en el banco de semillas de la época lluviosa en 30 charolas de suelo colectado en los tres tipos de vegetación presentes en la CRM.

Figura 3.- Tendencia del logaritmo natural del número de plántulas en el banco de semillas de la CRM en los tres tipos de vegetación y en las dos épocas de muestreo de las 30 muestras de suelo.

Figura 4.- Resultado de las pruebas de Tukey para el promedio de plántulas en el banco de semillas por el factor tipo de vegetación y época del año.

Figura 5.- Tendencia del logaritmo natural del número promedio de plántulas en el banco de semillas de la CRM en las dos épocas de colecta del suelo y en las once fechas de cosecha de las plántulas emergidas.

Figura 6.- Resultado de las pruebas de Tukey para la época de colecta del suelo y para la fecha de cosecha en el número promedio de plántulas.

Figura 7.- Tendencias del logaritmo natural del número promedio de plántulas en el banco de semillas de la CRM en las dos épocas de colecta del suelo y en las once fechas de cosecha de las plántulas en 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *A. religiosa*.

Figura 8.- Resultados de las pruebas de Tukey para el número promedio de plántulas en la época de colecta de suelo y en el día de cosecha en la emergencia de plántulas del banco de semillas de 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *A. religiosa*.

Figura 9.- Tendencias del logaritmo natural del número promedio de plántulas en el banco de semillas de la CRM en las dos épocas de colecta del suelo y en las once fechas de cosecha de las plántulas en 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *P. hartwegii*.

Figura 10.- Resultados de las pruebas de Tukey para el número promedio de plántulas emergidas en la época de colecta de suelo y en el día de cosecha en la emergencia de plántulas del banco de semillas de 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *P. hartwegii*.

Figura 11.- Número de especies acumulado encontrado para 30 muestras del banco de semillas en tres tipos de vegetación.

Figura 12.- Tendencias del logaritmo natural del número promedio de especies en el banco de semillas de la CRM en los tres tipos de vegetación y en las dos épocas de colecta del suelo

Figura 13.- Resultados de las pruebas de Tukey para el efecto del tipo de vegetación y de la época de colecta del suelo sobre el número promedio de especies presentes en el banco de semillas.

Figura 14.- Tendencias del logaritmo natural del número de especies de plántulas en el banco de semillas de la CRM en las dos épocas de colecta del suelo y en durante los días de emergencia de las plántulas en el bosque de *Q. rugosa*.

Figura 15.- Resultados de las pruebas de Tukey para el número promedio de especies de plántulas en las dos épocas de colecta del suelo y durante los once días de cosecha de las plántulas en el banco de semillas de 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *Q. rugosa*.

Figura 16.- Tendencias del logaritmo natural del número de especies de plántulas en el banco de semillas de la CRM en las dos épocas de colecta del suelo y durante los días de emergencia de las plántulas en el bosque de *A. religiosa*.

Figura 17- Resultado de las pruebas de Tukey para el número promedio de especies de plántulas en las dos épocas de colecta del suelo y durante los once días de cosecha de las plántulas en el banco de semillas de 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *A. religiosa*.

Figura 18.- Tendencias del logaritmo natural del número de especies de plántulas en el banco de semillas de la CRM en las dos épocas de colecta del suelo y durante los días de emergencia de las plántulas en el bosque de *P. hartwegii*.

Figura 19- Resultado de las pruebas de Tukey para el número promedio de especies en las dos épocas de colecta del suelo y durante los once días de cosecha de las plántulas en el banco de semillas en 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *P. hartwegii*.

Figura 20- Tendencias de la densidad promedio de plántulas en los tres tipos de vegetación y en las dos épocas de colecta del banco de semillas del bosque templado de la CRM.

Figura 21- Resultado de las pruebas de Tukey para la densidad promedio de plántulas del banco de semillas de 30 muestras de suelo de los tres tipos de vegetación bajo estudio y en las dos épocas de colecta del suelo.

Tabla 1.- Valores del coeficiente de variación (cv) para los tres tipos de vegetación de la CRM y para las dos épocas de muestreo del banco de semillas.

Tabla 2.- Valores del índice de similitud de Sørensen del banco de semillas de los tres tipos de vegetación de la CRM.

Tabla 3.- Valores del índice de similitud de Sørensen (IS) para el banco de semillas de cada tipo de vegetación entre sus variantes época de colecta del suelo.

Tabla 4.- Valores del índice de diversidad de Shannon-Weiner ( $H'$ ) y de dominancia de Berger-Parker (D) para el banco de semillas de cada tipo de vegetación, para cada época y para las variantes época dentro de cada tipo de vegetación.

Figura 22.- Porcentajes de especies y de plántulas en el banco de semillas de la CRM por forma de crecimiento.

Figura 23.- Porcentajes de especies y de plántulas por ciclo de vida en el banco de semillas de la CRM.

Figura 24.- Porcentajes de especies y de plántulas por forma de vida en el banco de semillas de la CRM.

Tabla 5- Número de especies y de plántulas en cada época de muestreo del suelo para el estudio del banco de semillas de tres tipos de vegetación del bosque templado de la CRM.

Tabla 6.- Emergencia diferencial en los días de cosecha de las plántulas de diferentes especies en el banco de semillas del suelo del bosque templado de la CRM de tres tipos de vegetación.

Tabla 7.- Número de plántulas en cada época de muestreo del banco de semillas en el suelo de los bosques templados de la CRM, por forma de crecimiento (FC), ciclo de vida (CV) y forma de vida (FV).

Tabla 8.- Resultados de la prueba de  $\chi^2$  para las frecuencias de número de plántulas y número de especies por forma de vida y forma de crecimiento en el banco de semillas de tres tipos de vegetación de la CRM.

### **CAPITULO III LLUVIA Y BANCO DE SEMILLAS**

Figura 1.- Resultados de las pruebas de Tukey para el número de individuos (semillas y plántulas) en la lluvia y en el banco de semillas por el factor tipo de vegetación y por la lluvia de semillas y el banco de semillas.

Figura 2.- Resultado de las pruebas de Tukey para el número de especies de semillas y de plántulas en la lluvia y en el banco de semillas por el factor tipo de vegetación y por la fase de la comunidad ya sea lluvia de semillas o banco de semillas.

Tabla 1.- Número de diásporas en la lluvia de semillas y de plántulas en el banco de semillas por forma de crecimiento, forma de vida y ciclo de vida.

Tabla 2.- Número de especies de diásporas y de plántulas en la lluvia y en el banco de semillas por forma de crecimiento, forma de vida y ciclo de vida.

Diagrama 1- El potencial de regeneración natural del bosque templado de la CRM.

Diagrama 2- Propuesta de modelo conceptual de la trilogía lluvia de semillas, banco de semillas y vegetación en pie.

## RESUMEN

Los bosques templados presentan una alta diversidad de especies y endemismos en nuestro país. Tienen una amplia distribución en México y son fundamentales para su desarrollo económico, por lo que merecen atención prioritaria en materia de conservación.

El banco de semillas es el reservorio de semillas viables presentes en el suelo o en el dosel en un tiempo dado, es una entidad compleja y dinámica influenciada por la dispersión de semillas y por su germinación, puede ser una determinante en la sucesión ecológica. La lluvia de semillas es el mecanismo por el cual arriban a una comunidad las diásporas o unidades de dispersión y está determinada por variables como la fenología reproductiva de las especies y por la disponibilidad de los vectores de dispersión. Ambos constituyen una parte importante del potencial de regeneración natural de un sistema.

Se estudiaron la lluvia y el banco de semillas en el bosque templado de la Cuenca del río Magdalena (CRM), México D.F. Para el primer caso, se colocaron 30 trampas colectoras de semillas en tres tipos de vegetación: bosque de *Quercus rugosa*, bosque de *Abies religiosa*, bosque de *Pinus hartwegii*. Por un año se colectaron, separaron e identificaron las diásporas colectadas. El banco de semillas se estudió a través de la colecta de 30 muestras de suelo en cada tipo de vegetación, en la época seca y en la lluviosa, estas muestras se llevaron a un invernadero para observar la emergencia de las plántulas, éstas fueron transplantadas para su identificación. Las cantidades de diásporas y de las plántulas emergidas fueron organizadas y analizadas para obtener patrones generales de su riqueza, composición, densidad y diversidad de la lluvia y del banco de semillas.

Se reportó un total de 147 morfoespecies presentes en la lluvia de semillas, de las cuales se identificaron 128. Se observaron los siguientes porcentajes de acuerdo con sus formas de crecimiento: 62 % herbáceas, 29 % arbustivas y 7 % arbóreas. Su composición incluyó especies de bosque templado (56 %), especies de la vegetación secundaria (36 %) y también especies no nativas (7 %).

El número de morfoespecies en el banco de semillas fue de 39, de éstas se identificaron 23. Este reservorio mostró estar compuesto por 74 % de herbáceas, 23 % de arbustivas y 2.5 % de arbóreas. La composición de especies incluyó 53 % de especies del bosque templado, 39 % de la vegetación secundaria y 8 % de no nativas.

La composición de la lluvia y del banco de semillas fue comparada con los listados florísticos publicados para la zona de estudio, observando una similitud de especies entre la lluvia y el banco de semillas del 33 %. Entre la lluvia de semillas y la vegetación en pie fue de 40 % y entre el banco de semillas y la vegetación en pie fue del 9 %. El índice de diversidad de Shannon-Weiner fue mayor para la lluvia de semillas ( $H' = 2.92$ ) que para el banco de semillas ( $H' = 1.28$ ).

Las especies típicas de bosque templado que conforman su potencial de regeneración en la fase de la lluvia de semillas fueron: *Ageratina enixa*, *Quercus rugosa*, *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii*, las cuales estuvieron disponibles en mayores cantidades al final de la época seca y principio de la lluviosa. El banco de semillas incluyó especies como *Quercus rugosa*, *Baccharis conferta* y *Fuchsia thymifolia*, las cuales estuvieron presentes en mayores cantidades en el suelo colectado en la época lluviosa.

Se concluye que la diversidad, riqueza y composición de la lluvia y del banco de semillas además de conformar el potencial de regeneración natural de este bosque templado, deben considerarse como indicadores del estado de conservación del sistema en programas de restauración ecológica y monitoreo ambiental.

## ABSTRACT

Temperate forests show a high species diversity as well as endemisms in Mexico. They are widely distributed in this territory and are fundamental for the economic well being, reasons that should be considered for their study and conservation.

A seed bank is a reservoir of viable seeds in the soil or in the canopy in a moment, it is a highly complex and dynamic entity, which is influenced by seed dispersal and by germination, it can be a determinant of composition in ecological succession. Seed rain is the arrival of diaspores to a community; it is determined by variables such as the reproductive phenology of species and by dispersal vectors. Both are an important part of the regeneration potential of a system.

Seed rain and seed bank were studied in the temperate forest of the Magdalena river basin (CRM) in México City. For the first case 30 seed traps were placed in the three main vegetation types of this site: *Quercus rugosa*, *Abies religiosa*, and *Pinus hartwegii* forests. For a year seed rain was collected, diaspores were separated and identified. The seed bank was studied through the seedling emergence method, for this, 30 soil samples were collected in each vegetation type in the dry season and in the rainy one, these samples were placed in a green house to observe germination and when seedlings emerged they were transplanted for their determination. The amounts of diaspores and seedlings were organized and analyzed for obtaining general patterns of richness, composition, density and diversity of the seed bank and the seed rain.

A total of 147 morphospecies were found in the seed rain, from these 128 species were identified. We observed the following percentages according to their growth form: 62 % herbs, 29 % shrubs and 7 % trees. The species composition included those that are typical of this temperate forest (56 %), those classified as secondary vegetation (36 %) and non native (7 %).

The number of morphospecies in the seed bank was 39, of these 23 were identified. This reservoir was conformed by 74 % of herbs, 23 % of shrubs and 2.5 % of trees. The species composition included 53 % of typical species of temperate forest, 39 % of the secondary vegetation and 8 % of non native species.

The composition of seed rain and seed bank of the CRM temperate forest was compared with floristic data available from other studies, observing a species similarity of 33 % between the seed rain and the seed bank. Between the seed rain and the standing vegetation the resulting similarity was 40 % and between the seed bank and the standing vegetation was 9 %. Shannon-Weiner diversity index was higher for the seed rain ( $H' = 2.92$ ) than for the seed bank ( $H' = 1.28$ ).

Typical species of this temperate forest that conform its natural regeneration potential in the phase of the seed rain were: *Ageratina enixa*, *Quercus rugosa*, *Abies religiosa* and *Pinus hartwegii*, they were available in higher amounts at the end of the dry season and beginning of the rainy one. The seed bank included species such as *Quercus rugosa*, *Baccharis conferta* and *Fuchsia thymifolia*, which were present in higher amounts in the soil collected in the rainy season.

We conclude that diversity, richness and composition of the seed rain and of the seed bank conform the natural regeneration potential of this forest, and they should be considered as indicators of the conservation status of this system for ecological restoration programs and in environmental monitoring.

**“Lluvia y banco de semillas en el bosque templado de la Cuenca del Río  
Magdalena, D.F.”**

**PRESENTACIÓN**

La regeneración natural es un proceso determinante en la conservación de un sistema y su estudio es básico para elaborar propuestas en el manejo de sus recursos (Guariguata y Pinard, 1998), así como para entender los procesos de reemplazamiento de especies y de individuos en una comunidad. Existen tres fuentes esenciales para la regeneración natural: las semillas incorporadas y almacenadas en el suelo en un banco o en la planta madre, la entrada de propágulos a través de la lluvia de semillas y el rebrote de estructuras perennes aéreas o subterráneas (Young *et al.*, 1987).

La regeneración involucra diferentes etapas del ciclo de vida de las especies, como la producción de semillas, su dispersión, germinación y establecimiento. La dispersión (lluvia de semillas) une el fin del ciclo reproductivo de los individuos con el establecimiento de su progenie y tiene efectos importantes en la estructura de la vegetación y sucesión, por lo que su cuantificación y evaluación es muy importante (Wang y Smith, 2002).

Entender al banco y la lluvia de semillas en el marco de la regeneración natural, resulta crucial para estimar la diversidad y sus posibles causas. Asimismo, banco y lluvia funcionan como indicadores del estado de conservación del sistema (Hall y Swaine, 1980; Miller y Kauffman, 1998; Howe y Smallwood, 1982; Williams-Linera, 1993; Dalling *et al.*, 2002).

La lluvia y el banco de semillas presentan una alta heterogeneidad en composición y abundancia, tanto espacial como temporal, influenciados por

factores como el periodo de fructificación y la abundancia de las especies (Young *et al.*, 1987; Dalling *et al.*, 1998).

Este trabajo centra su atención en los bosques templados, los cuales en nuestro país presentan una alta diversidad de especies, así como de endemismos (Challenger, 1998; Ávila-Akerberg, 2002). Su distribución es extensa en el territorio nacional y es importante para el desarrollo económico por la aportación de materia prima maderable de consumo nacional (Nieto de Pascual, 1995), de tal manera que merecen atención prioritaria en materia de conservación.

El objetivo general de este trabajo es conocer la composición y abundancia de la lluvia y del banco de semillas, con el propósito de evaluar su contribución a la regeneración natural de los bosques templados de la Cuenca del río Magdalena (CRM). Particularmente se pretende comparar temporal y espacialmente la cantidad de diásporas y de plántulas en la lluvia y el banco de semillas, caracterizar la diversidad de síndromes de dispersión y estimar el potencial de regeneración a través del banco de semillas.

## **BOSQUES TEMPLADOS**

Los bosques templados se distribuyen en sitios con una marcada estacionalidad, presentan inviernos fríos y lluvias en verano. Lo anterior está asociado a gradientes como la latitud y la altitud. En México los bosques templados ocupan la zona templada subhúmeda junto con otros tipos de vegetación y constituyen un hábitat de enorme importancia biológica y biogeográfica, debido a que se distribuyen principalmente a lo largo de las grandes cadenas montañosas, con factores muy variables como el tipo de suelo y la orientación de la ladera (Challenger, 1998).

Lo anterior tiene implicaciones ecológicas y evolutivas importantes, ya que algunas variables ambientales tienen rasgos muy característicos a lo largo de un gradiente altitudinal. Por ejemplo, variables como la temperatura, la presión atmosférica, y las presiones de todos los gases biológicamente importantes, tales como el oxígeno y el dióxido de carbono, tienden a decrecer de manera relativamente uniforme a medida que se incrementa la elevación, e incluso éstas variables son afectadas por la topografía local y el clima. Otro elemento del ambiente muy variable en un hábitat montañoso es el suelo, que es determinante de la composición de especies vegetales. Aunado a esto, la erosión del suelo en los sitios montañosos es diferencial, lo que genera una topografía muy heterogénea, con efectos en el microclima que finalmente determinan fuertemente la distribución de las plantas, y por ende la estructura de la vegetación de un sitio (Shmida y Wilson, 1985). En concreto los ecosistemas montañosos son considerados como puntos clave de diversidad biológica.

México cuenta con una gran riqueza y diversidad florística en sus bosques templados, los cuales presentan a nivel mundial los primeros lugares en número de especies de coníferas, muchas de ellas endémicas (Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez, 1998). Además, nuestros ecosistemas templados poseen elementos florísticos de otras afinidades biogeográficas que están ausentes en aquellos ubicados en latitudes mayores (Rzedowski, 1978). Sin embargo, a pesar de toda la riqueza que albergan su área se ha reducido drásticamente. Estados como Durango, Chihuahua, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Chiapas y el Estado de México presentaban todavía en 2001 importantes zonas conservadas de bosque templado (INF, 2001). A nivel nacional abarcan una superficie de 32, 751,

060 ha (Challenger, 2007) representando el 54 % del territorio Nacional (Rzedowski, 1978). Sin embargo, se ha calculado que un 50 % de esta superficie ha sido modificada por las actividades económicas del país, ya que grandes extensiones de bosque han sido utilizadas para la ganadería extensiva y transformadas en campos agrícolas (Álvarez, 2000; Ávila-Akerberg, 2004). Este cambio en el uso del suelo tiene como consecuencia una profunda deforestación (Toledo y Ordoñez, 1998). Además, se extraen en forma desmedida materias primas y productos naturales como madera, carbón, plantas medicinales, hongos comestibles, celulosa y resina (Challenger, 2007).

La región de la faja Volcánica Transmexicana es particularmente compleja en cuanto a diversidad de ambientes se refiere, lo que repercute en la riqueza de especies y endemismos de flora vascular (Rzedowski, 1978). Los bosques templados de la Cuenca de México presentan un mosaico de vegetación particular debido a factores como la orientación y la pendiente de las laderas propias de las cadenas montañosas (Santibáñez-Andrade, 2009). A su vez conserva bosques que brindan numerosos servicios ecosistémicos como la conservación del suelo (control de la erosión), la recarga de acuíferos, la regulación del clima, la captura de carbono, así como hábitat de numerosas especies de animales y plantas (Mazari y Bellón, 1995; Ávila-Akerberg, 2004).

### **REGENERACION DE LOS BOSQUES TEMPLADOS**

La regeneración de un sistema se puede evaluar a través del estudio de la lluvia y el banco de semillas, que son característicos de cada tipo de vegetación y que participan en la recuperación del mismo después de perturbaciones naturales o antropogénicas (Hooper *et al.*, 2004). Cuando las condiciones micro ambientales

se modifican, la germinación y/o el establecimiento de las especies puede no ocurrir o reducirse drásticamente debido a que no existe disponibilidad en las condiciones y/o recursos que requieren. Se ha reportado que la regeneración de los bosques templados es reducida por varias causas. Una de éstas es que la dispersión de semillas de coníferas ocurre en un solo evento al año, en ocasiones cada dos años, y su duración está influenciada por variables como la humedad y la temperatura. Una producción importante de semillas al año (“año semillero”) implica que éstas variables tengan valores muy particulares. El evento de dispersión después de una producción masiva de semillas abarca un periodo de tres a seis semanas (Nieto de Pascual, 1995).

La deforestación, los incendios, las plagas y el entubamiento de los ríos han modificado las condiciones micro-ambientales de humedad, luz y temperatura en los bosques templados. Por esto, resulta obvio que eventos como la germinación y el establecimiento de las plántulas de diversas especies hayan sido afectados negativamente. En particular, de acuerdo con Nieto de Pascual (1995) y Santibáñez-Andrade (2009) se sabe que si se reduce la presión de disturbios antropogénicos como la quema y el pastoreo en el bosque de *Abies religiosa*, aún se contará con un potencial de regeneración que permitirá en cierto grado la existencia de sitios relativamente bien conservados. Ambos trabajos evaluaron la regeneración del bosque de *A. religiosa* a través del monitoreo de la densidad de plántulas de esta especie en áreas con diferente grado de disturbio. Por otro lado, aquellos ambientes afectados por perturbaciones antropogénicas son conocidos por tener un bajo reclutamiento de plántulas, y esto es una de las causas que lleva a la extinción local de algunas especies (Fenner, 1985). Como consecuencia de

ello existe una reducción en la polinización y dispersión de semillas de especies nativas (Tabarelli *et al.*, 2004). Los bancos de semillas pueden verse drásticamente afectados en densidad y abundancia por las modificaciones de las condiciones ambientales idóneas para la germinación después de perturbaciones consecutivas (Graae y Sunde, 2000; Moffat y McLachlan, 2003), cuando las especies dependen de su permanencia a través de la germinación de sus semillas.

Este trabajo formó parte del proyecto “Manejo de ecosistemas y desarrollo humano”, el cual se llevó a cabo por diferentes grupos académicos de la Universidad Nacional Autónoma de México para estudiar procesos sociales, económicos y ecológicos para que de forma interdisciplinaria se formulen propuestas para el manejo de los ecosistemas. De esta forma se construyó paulatinamente un modelo de trabajo para cuatro cuencas del país, entre ellas el sitio que ocupa este estudio: la Cuenca del río Magdalena. Uno de sus objetivos primordiales es determinar la importancia de diferentes procesos ecológicos fundamentales para el mantenimiento de la diversidad biológica de la CRM.

## **JUSTIFICACIÓN**

Este trabajo estudia la lluvia y el banco de semillas como fuentes de regeneración natural del bosque templado de la CRM. La lluvia de semillas es la entrada de propágulos a un sistema, y, el banco de semillas es el reservorio potencial de propágulos. Podemos ver a la lluvia de semillas como un evento o serie de eventos por medio de los cuales ocurre la dispersión de los propágulos de las especies, éstos arriban a sitios para colonizar. La dispersión de semillas y frutos es considerada además como un servicio ecosistémico de regulación. El banco de semillas por su parte es un sistema muy dinámico, donde se involucran varios

procesos, dentro de los cuales figuran la latencia y la germinación, por ejemplo. Ambos conforman la fuente primordial de regeneración natural del sistema y al mismo tiempo contribuyen al mantenimiento de la diversidad genética. Su evaluación contribuye a conocer el estado de conservación de un sistema, así como a determinar zonas prioritarias para su restauración. Cabe señalar que este trabajo es pionero en describir la composición y dinámica de la lluvia y del banco de semillas ya que para la zona de estudio no existe dicha información. Esto es de particular interés si consideramos el grado de perturbación que muestran muchas áreas naturales aledañas a sitios urbanos, como lo es el sitio de estudio.

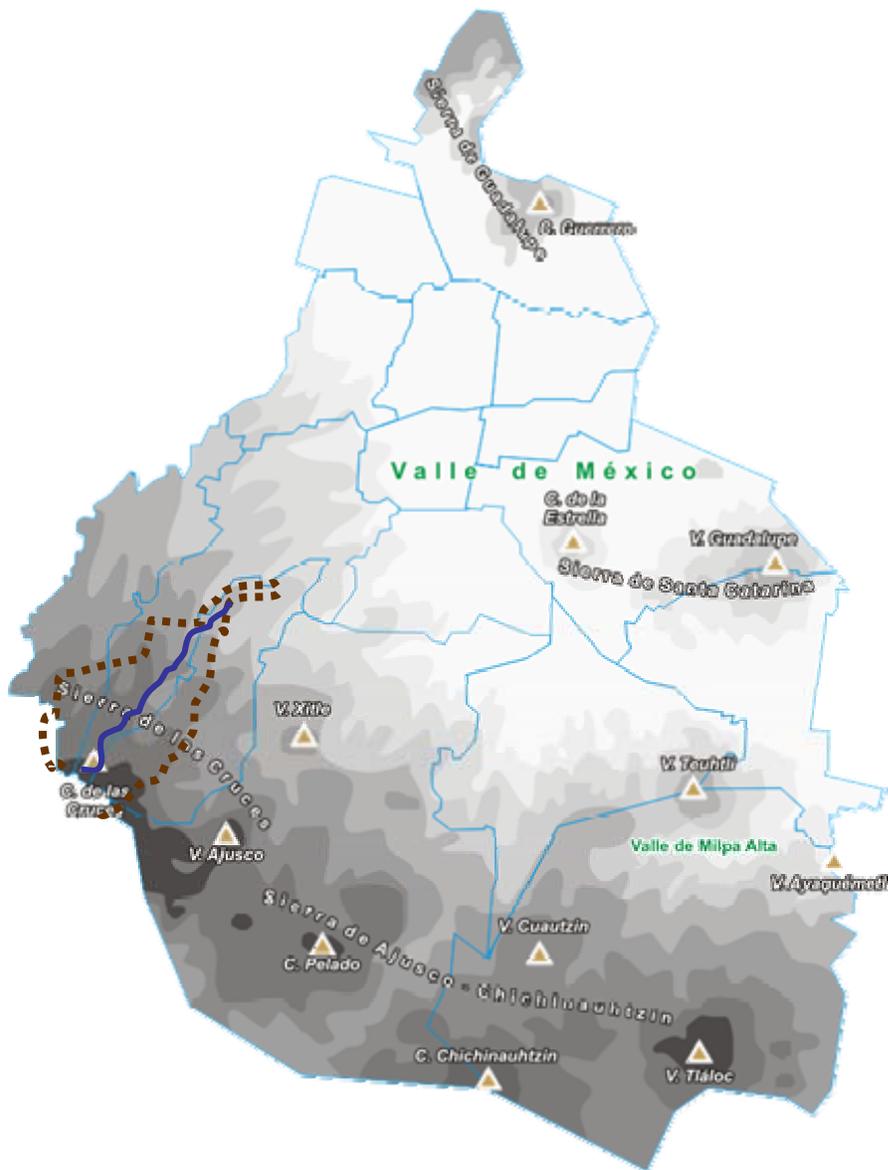
### **SITIO DE ESTUDIO**

La Cuenca del río Magdalena (CRM) en el D.F. abarca un 4 % del suelo de conservación del Distrito Federal, pero a pesar de su importancia ecológica, económica y social, presenta problemas de deterioro y disminución de la biodiversidad de sus bosques debido principalmente al crecimiento acelerado de la ciudad (Almeida-Leñero *et al.*, 2007). Se trata de una zona protegida desde 1932, cuando fue declarada como “Zona protectora Forestal Cañada de Contreras” abarcando un área de 3100 ha. En 1947 a ambos lados del río se estableció un “Zona de Protección Forestal del río Magdalena” 500 m a ambos lados del río Magdalena desde su nacimiento hasta el inicio de la zona urbana (1250 ha). La zona de la CRM cuenta con 2925 ha. Dentro del “suelo de Conservación” del D.F. y como parte del Ordenamiento Ecológico del año 2000 se consideran ANP sólo 215 ha. Esta zona brinda numerosos servicios ecosistémicos de soporte, de provisión, de regulación y culturales, y destaca como principal zona de recarga de mantos acuíferos del D.F. (Mazari, 2000, UNAM, 2008). El río Magdalena es

considerado como el último río vivo en el D.F. y a lo largo de la zona boscosa que recorre están presentes todos los tipos de vegetación templados del país, lo que explica su alta riqueza florística (Ávila-Akergerg, 2002).

### ***Ubicación***

La cuenca alta del río Magdalena (CRM) está ubicada dentro del Eje Volcánico Transmexicano en la cuenca y la Sierra de las Cruces. Una parte importante de ésta área pertenece al Distrito Federal y otra zona corresponde al Estado de México (Mapa 1). En el Distrito Federal abarca parte de las delegaciones políticas Magdalena Contreras, Álvaro Obregón y Cuajimalpa, mientras que en el Estado de México se localiza al este del municipio Ocoyoacac. Se encuentra entre los paralelos 19° 13' 53'' y 19° 18' 12'' de latitud norte y los meridianos 99° 14' 50'' y 99° 20' 30'' de longitud oeste. Tiene una extensión de 3000 hectáreas aproximadamente. Su relieve es montañoso y va de los 2 450 m snm en el NE hasta los 3 850 m snm en el SW (Álvarez, 2000).



**Mapa 1.-** Ubicación de la Cuenca del río Magdalena en el Distrito Federal y en la Cuenca de México.

**Geología y suelos**

La zona pertenece a la forma formación “Tarango”, y el tipo de suelo predominante es un andosol rico en vidrio volcánico de naturaleza ácida. Posee fosfatos fáciles de erosionar y por sus características brindan soporte para árboles de talla grande

como coníferas. Son suelos relativamente jóvenes, provenientes de actividad volcánica del cuaternario. Por lo general son pobres en materia orgánica así como en nutrientes (Álvarez, 2000). Almeida-Leñero *et al.*, 2007 reportan que el tipo de suelo dominante es el andosol húmico de naturaleza permeable y erosionable.

### ***Hidrología y clima***

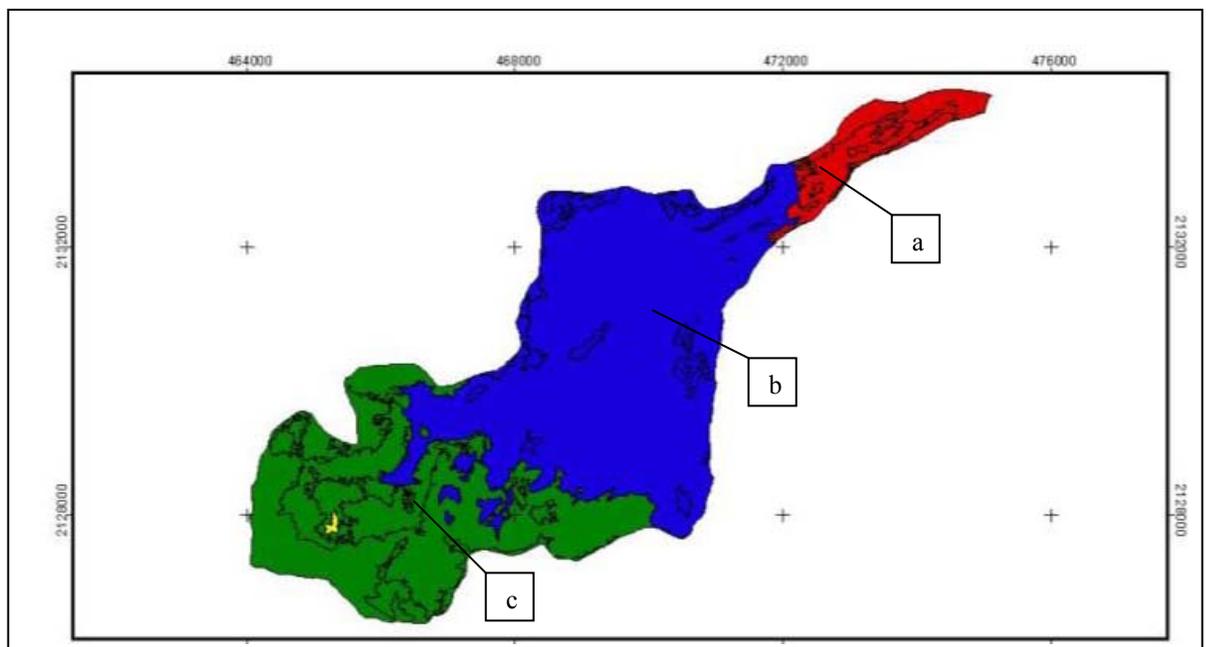
En la zona destaca la presencia del río Magdalena, cuya longitud es de 28.2 km, nace a unos 3650 m snm y tiene siete afluentes; su curso va en dirección NE (Álvarez, 2000). Los bosques de la cuenca alta son recorridos en 14.8 km por este río, el cual es alimentado por una gran cantidad de manantiales. En la zona urbana este río recorre 13.4 km.

La parte baja de la CRM entre los 2400 y 2800 m snm posee un clima C (w2) (w) (b) i' g (García, 1981) que corresponde al templado subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, con lluvias en verano. A mayor altitud (2800-3500 m snm) el clima es C (w2) (w) (b') i g, que a diferencia del anterior presenta un diferente verano y tiene una menor oscilación térmica. Las lluvias se presentan en verano, con los mayores valores de precipitación (>250 mm) durante el mes de julio. La época seca abarca de noviembre a mayo y la lluviosa de junio a octubre (Álvarez, 2000).

### ***Vegetación***

La vegetación de la CRM corresponde con la provincia florística de las serranías meridionales dentro de la región mesoamericana de montaña, por lo que contiene tanto especies de origen holártico como neotropical. El bosque templado presente en este sitio posee tres comunidades vegetales de acuerdo con Nava (2003): bosque de *Pinus hartwegii* en la parte más alta, bosque de *Abies religiosa*

localizado en la parte media y la de bosque de *Q. rugosa*-*Q. laurina*, que se ubica en la parte baja (Mapa 2). Se conocen ocho asociaciones vegetales de éstas tres comunidades. Estos tipos de vegetación están distribuidos en un gradiente altitudinal desde los 2600 hasta los 3750 m snm. Existe una riqueza florística de 87 familias con 251 géneros y 487 especies de flora, lo cual representa un 25 % de la fitodiversidad de la cuenca del valle de México y un 2.2 % del total de la flora del país (Almeida-Leñero *et al.*, 2007). De acuerdo con el Plan Maestro de Manejo Integral y Aprovechamiento sustentable de la Cuenca del río Magdalena del Distrito Federal (2008), un 66 % de la vegetación está en estado conservado (lo cual corresponde a 1,977 ha), un 17 % de la vegetación es bosque perturbado y en porcentajes menores se encuentran: agricultura de temporal, pastizal inducido, pastizal inducido con bosque, matorral de *Quercus* y matorral de *Fucraea*.



**Mapa 2.-** Ubicación de los tres tipos de vegetación en la CRM: bosque de *Quercus rugosa* (a), bosque de *Abies religiosa*, (c) bosque de *Pinus hartwegii* (modificado de Almeida-Leñero *et al.*, 2007).

## **CAPITULO I. LLUVIA DE SEMILLAS**

Las estrategias de dispersión están íntimamente relacionadas con la morfología y la estructura de las semillas (Howe y Smallwood, 1982). En las plantas puede haber dispersión de estructuras vegetativas y/o de semillas, pero en términos del mantenimiento de la variabilidad genética de las poblaciones, la dispersión de estructuras producidas sexualmente es la importante (Harper, 1977).

La lluvia de semillas es el mecanismo por el cual arriban al ecosistema los propágulos (frutos y semillas), conocidos como unidades de dispersión ó diásporas (Howe y Smallwood, 1982; Harper, 1977). Existe una gran variedad de estructuras para la dispersión, como alas, espinas o aristas, sustancias resinosas, apéndices papiráceos, estructuras carnosas, entre otras. El tamaño de la diáspora o propágulo puede también dar ventajas ante algún vector de dispersión. De esta manera un tamaño pequeño de la diáspora implica que es ligera y que será dispersada fácilmente por el viento (Fenner, 1985; Cain *et al.*, 2000).

La clasificación de los síndromes de dispersión más comúnmente utilizada se basa en el agente o vector de dispersión, típicamente inferido a partir de la morfología de la diáspora. En la tabla 1 se muestra la clasificación de Dansereau y Lems (1957) con los diferentes tipos de propágulos de acuerdo a sus estructuras especializadas para la dispersión. Por otro lado, van der Pijil (1982) utiliza la terminología de anemocoria, hidrocoria, zoocoria y autocoria que se refieren a los principales agentes de dispersión como son los abióticos (viento o agua) o bióticos (animales o la misma planta) (Tabla 1). Sin embargo, esta clasificación puede perder de vista detalles biológicamente importantes como las estructuras especializadas para la dispersión. Además debemos tomar en cuenta que en

muchos casos la dispersión no está mediada por un solo agente, ni está confinada a un movimiento primario (separación de la diáspora de la planta madre). Por lo tanto, la dispersión puede abarcar movimientos de las diásporas desde la planta madre hasta un lugar de depósito primario y movimientos subsecuentes mediados por uno o más agentes (Chambers y MacMahon, 1994).

Tabla 1.- Clasificación de los síndromes de dispersión de acuerdo con las estructuras especializadas para la dispersión y/o la morfología de las diásporas así como con el vector de dispersión asociado (modificado de Dansereau y Lems, 1957 y de Van der Pijil, 1982).

<b>Síndrome de dispersión</b>	<b>Características de las diásporas</b>	<b>Vector de dispersión</b>
Pogonocoria	Diásporas con estructuras pilosas o plumosas	anemocoria
Sacocoria	Diásporas con una cubierta papirácea	anemocoria
Pterocoria	Diásporas aladas	anemocoria
Esporocoria	Diásporas diminutas	anemocoria
Acantocoria	Diásporas con ganchos rígidos	zoocoria
Ascocoria	Diásporas de baja densidad	anemocoria
Sarcocoria	Diásporas de cubiertas carnosas	Socorria
Barocoria	Diásporas pesadas y grandes	Barocoria
Balocoria	Diásporas con apéndices que la ayudan a ser "expulsada" de la planta madre	Balocoria (autocoria)
Esclerocoria	Diásporas sin estructuras especializadas para la dispersión	anemocoria
Ixocoria	Diásporas con sustancias resinosas	Socorria

La diversidad en tipos de dispersión de las especies obedece a diferentes presiones de selección (van der Pijl, 1982; Howe y Smallwood, 1982). La variación temporal y espacial en la dispersión depende de la fenología de las especies, de las condiciones ambientales que están involucradas en la promoción o inhibición de la producción de frutos y de semillas, y dichas variaciones están influenciadas por la disponibilidad de los agentes de dispersión. El viento es uno de los más importantes, pero a pesar de que puede favorecer la posibilidad de extender las poblaciones y ocupar nuevos sitios, su velocidad y dirección pueden también poner en riesgo la germinación de las especies al llevar a las diásporas a un sitio

sin las condiciones microecológicas adecuadas para que ocurran la germinación y el establecimiento (Broadhurst *et al.*, 2008). La heterogeneidad espacial y temporal en la disponibilidad de semillas moldea procesos ecológicos a diferentes niveles como la dinámica de poblaciones, la coexistencia de las especies y el funcionamiento de los ecosistemas (Price y Joyner, 1997).

Entender la entrada y salida de propágulos en una comunidad permite predecir la distribución de las especies y la probabilidad de que los propágulos ingresen a un banco o almacén de semillas en el suelo (Xiaojun *et al.*, 2007) y posteriormente establecerse. También permite hacer investigaciones básicas en materia de conservación de comunidades y las relativas al proceso sucesional. Esto es de especial interés en áreas que han sufrido perturbaciones antropogénicas como la deforestación (Agrawal y Gibson, 1999).

La restauración ecológica de áreas naturales aledañas a zonas urbanas se ha llevado a cabo intensivamente en los últimos años, ya que brindan numerosos servicios ecosistémicos a la población humana en general (McDonnell *et al.*, 1997). En este contexto, la lluvia y el banco de semillas quedan clasificados como “servicios de provisión” ya que son fuentes de propágulos y forman parte de los recursos genéticos de una comunidad. También forman parte de los llamados “servicios ecosistémicos de regulación” ya que constituyen al hábitat y por tanto conforman la diversidad biológica de un sistema, formando parte de los mecanismos para la permanencia de las especies nativas y del acervo genético de una comunidad (Johnson *et al.*, 2010). A través de éstas fuentes de propágulos los ecosistemas pueden responder a cambios provocados por disturbios naturales y/o antropogénicos (Johnson *et al.*, 2010) y por tanto regenerarse. Es por esto que el

cuantificar este potencial y conocer a las especies presentes en forma de propágulos en la lluvia y en el banco de semillas son útiles para formular planes de manejo y restauración. Este trabajo: a) aporta herramientas útiles en este sentido y proporciona la información biológica básica de las características de los frutos y semillas (diásporas) presentes en la lluvia y banco de semillas, sus cantidades y densidades en diferentes épocas del año y en cada tipo de vegetación del bosque templado de la CRM, b) determina los síndromes y vectores de dispersión de las especies presentes y describe su presencia en un banco de semillas en el suelo, c) proporciona las imágenes de 130 especies de diásporas de la flora vascular presentes en el bosque templado bajo estudio, d) permite hacer predicciones de los cambios que pueden ocurrir en la estructura y la composición de la vegetación a partir de las características de las fuentes de propágulos (lluvia y banco de semillas), e) incluye información de la entrada de propágulos de especies que no son nativas o que son de la vegetación secundaria, ya que estas especies pueden causar degradación de los hábitats naturales y una consecuente pérdida de biodiversidad (Vitousek *et al.*, 1997; Sax y Gaines, 2003) por lo que es importante evaluarla sobre todo en etapas tempranas de la sucesión.

## **HIPÓTESIS**

En las zonas templadas existe un patrón estacional en la entrada de propágulos, por esto se espera que la lluvia de semillas de la CRM lo refleje en términos de: la composición de especies, el número de sus diásporas y el número de especies. También se espera que existan diferencias en estas variables entre los tres tipos de vegetación bajo estudio.

El bosque de *Q. rugosa* posee un mayor número de especies herbáceas y

arbustivas en pie, por lo que nos preguntamos si ¿el número de especies en la lluvia de semillas será mayor para el bosque de *Q. rugosa* que para el de *A. religiosa* y el de *P. hartwegii*? Por otro lado, se espera que el principal vector de dispersión esté determinado por la composición de especies en cada zona.

## **OBJETIVOS**

**1.- Describir la composición y abundancia de la lluvia de semillas en la Cuenca alta del Río Magdalena (CRM) en las dos épocas del año.**

**2.- Caracterizar los síndromes de dispersión de las especies en la lluvia de semillas de los bosques templados de la Cuenca alta del Río Magdalena.**

## **MÉTODOS. Muestreo**

Se establecieron tres parcelas de 100 m × 100 m en tres tipos de vegetación del bosque templado de la CRM (bosque de *Quercus rugosa*, bosque de *Abies religiosa* y bosque de *Pinus hartwegii*). Para estudiar la lluvia de semillas, en cada parcela se colocaron al azar 30 trampas colectoras de propágulos, cada una de 50 cm de diámetro, construidas de lámina galvanizada y tergalina con apertura de 2 mm, las cuales fueron colocadas a nivel del suelo (fotografía 1).



Fotografía 1.- Trampa colectoras de la lluvia de semillas.

Las colectas se realizaron cada dos meses (2007-2009), siendo la primera colecta el 10 de agosto de 2007. Los frutos y las semillas (diásporas) depositados en las trampas fueron separados del material vegetal como tallos, hojas, y otros

elementos depositados en las trampas. Las diásporas fueron contadas e identificadas con la ayuda de un microscopio estereoscópico marca Olympus modelo S2-ST con intervalo de aumentos de 1.8 X a 11 X.

La identificación de las diásporas se llevó a cabo de las siguientes formas: 1) a través de la comparación de las diásporas colectadas en la lluvia de semillas con aquellos frutos y semillas de ejemplares de herbario identificados y completos para la zona (revisión de ejemplares del MEXU), 2) a través de la colecta de ejemplares en la zona de estudio y su posterior identificación y corroboración en el herbario (MEXU), 3) con el apoyo de manuales de flora y claves de identificación taxonómica para plantas vasculares del Valle de México como el de Rzedowski y Rzedowski (2005). Para determinar los síndromes de dispersión de las diásporas se tomó en cuenta la presencia de estructuras o apéndices especializados para la dispersión (clasificación de Dansereau y Lems, 1957), así como su posible asociación a un vector de dispersión (van der Pijil, 1982), esto con la finalidad de caracterizar a las diásporas en base a su morfología y también en base a su relación con un vector de dispersión biótico o abiótico.

La información obtenida se incorporó en una base de datos la cual está organizada en tablas de información florística (datos de composición de especies y sus diferentes atributos), información de los propágulos (datos de las cantidades de diásporas en cada tipo de vegetación y diferentes atributos de las mismas) e información de ejemplares (datos de las diferentes colectas).

### **Análisis de la información**

Se calculó la densidad de semillas por área ( $m^2$ ) de acuerdo con la medida de la trampa. Para lo anterior se obtuvo el área en  $m^2$  de cada trampa:  $\pi \cdot (r)^2$  y se

multiplicó \* 30 (factor que corresponde al número de trampas por parcela). El valor de densidad se obtuvo dividiendo el número de semillas entre 5.89, que es el área en m<sup>2</sup> de las 30 trampas colectoras de semillas/tipo de vegetación.

Para conocer la variabilidad de la lluvia de semillas, con base en el número de diásporas que cayeron en cada trampa y en cada tipo de vegetación, se calculó el coeficiente de variación para los diferentes tipos de vegetación, tanto en la época seca como en la lluviosa:

$$cv = s / x$$

Dónde: *s* es la desviación estándar del número de semillas de las diferentes especies por tipo de vegetación y por época y *x* es el promedio del número de semillas de las especies por tipo de vegetación y época (Zar, 1974).

Posteriormente se compararon las varianzas entre tipos de vegetación y entre épocas de colecta por medio de una prueba de *F* para determinar si los coeficientes de variación fueron estadísticamente diferentes (Zar, 1974), para lo cual se transformaron los datos con logaritmo base 10 y se aplicó la siguiente fórmula:  $F = (S^2 \log)_1 / (S^2 \log)_2$ , donde  $S^2$  es la varianza de los logaritmos del número de diásporas.

Para comparar el número de morfoespecies, el número de diásporas y su densidad en la lluvia de semillas entre los tres tipos de vegetación y entre las dos épocas del año, se realizó un Análisis de Varianza factorial con el programa StatSoft Inc, 2001; los datos fueron transformados previamente a su logaritmo natural [ln (x + 1)]. Dónde *x* es el número de especies y/o de semillas.

Además, se calcularon el índice de diversidad de Shannon-Weiner ( $H' = -\sum p_i \ln p_i$ ) con el paquete EstimateS (Versión 7.5.0) (Magurran, 1998; Colwell, 2005),

dónde  $p_i$  es la proporción de individuos de la especie  $i$  con respecto al total de individuos, es decir la abundancia relativa de la especie  $i$ , que se calcula así:  $n_i/N$ ,  $n_i$  es el número de diásporas de la especie  $i$  y  $N$  es el número de todas las diásporas de todas las especies. De esta forma, el índice contempla la cantidad de especies presentes en el área de estudio y la cantidad relativa de individuos (o diásporas en este caso) de cada una de esas especies. Para comprobar si existen o no diferencias significativas entre los valores del índice de diversidad entre tipos de vegetación y/o épocas, se realizaron los siguientes análisis:

**1)**  $H' = N \log N - \sum f_i \log f_i / N$ , donde  $f_i$  es la abundancia de diásporas de cada especie,  $N$  es el total de diásporas de todas las especies por época o por tipo de vegetación.

**2)** Posteriormente, se calcularon las varianzas de cada índice de diversidad a través de:  $S^2 H'_1 = \sum f_i \log^2 f_i - (\sum f_i \log f_i)^2 / N$ .

**3)** Los resultados de estos dos cálculos se integraron a la siguiente ecuación:  $S H'_1 - H'_2 = \sqrt{S^2 H'_1 - S^2 H'_2}$ , para posteriormente sustituir estos valores en la siguiente función.

**4)**  $t = H'_1 - H'_2 / S H'_1 - H'_2$ . El valor de  $t$  de tablas se calculó a través de la obtención inicial de los grados de libertad.

**5)**  $v = (S^2 H'_1 - S^2 H'_2)^2 / (S^2 H'_1)^2 / n_1 + (S^2 H'_2)^2 / n_2$ . Asumimos que a un  $\alpha = 0.05$ , siempre que el valor de  $t$  calculada sea mayor a  $t$  de tablas se rechaza la hipótesis nula ( $H_0$ ) y por lo tanto existen diferencias significativas entre los índices de diversidad de los dos elementos de una comparación (Zar, 1974).

También se calculó el índice de dominancia de Berger-Parker:  $d = N_{\max} / N$

Dónde:  $N_{\max}$  es la cantidad de diásporas de la especie más abundante y  $N$  es la cantidad total de diásporas de todas las especies presentes en la lluvia de semillas.

Para comparar la composición de especies de la lluvia de semillas se calculó con el mismo programa el índice de similitud de Sørensen ( $C_s = 2j / (a + b)$ ) entre la época seca y la lluviosa, así como entre tipos de vegetación, dónde  $j$  es el número de especies encontradas en ambos sitios,  $a$  es el número de especies en el sitio A y  $b$  es el número de especies en el sitio B (Magurran, 1998).

La distribución del número de diásporas por forma de vida y por síndrome de dispersión se comparó entre tipo de vegetación y época por medio de una prueba de  $\chi^2 = (o-e)^2 / e$ , donde  $o$  = frecuencias observadas,  $e$  = frecuencias esperadas. Cuando se observaron diferencias significativas se calcularon las varianzas y los residuos ajustados de Haberman para identificar en cual forma de vida y/o síndrome de dispersión se ubicaron dichas diferencias. Cada residuo de Haberman se calculó como el cociente de cada residuo estándar entre la raíz de la varianza (C. Martorell com. pers.).

## **RESULTADOS**

### *Número de diásporas*

En un tiempo de muestreo de quince meses, en la lluvia de semillas se registró un total de 10,926 diásporas de 147 morfo-especies de la flora vascular. En 479 días, en el bosque de *Q. rugosa* se recolectaron en las trampas 5,167 diásporas, un número mayor al encontrado en el bosque de *A. religiosa* (4,253 diásporas), seguido del bosque de *P. hartwegii* (1,506 semillas). La lluvia de semillas fue continua en los tres tipos de vegetación y se puede resaltar que en los tres tipos de vegetación se observaron dos picos, uno mayor a los 296 y otro menor a los

479 días de haberse iniciado la recolección de semillas, que corresponden a la época seca (abril) y al final de la lluviosa (octubre), respectivamente (Figura 1a).

En la figura 1b se observan los valores promedio por trampa.

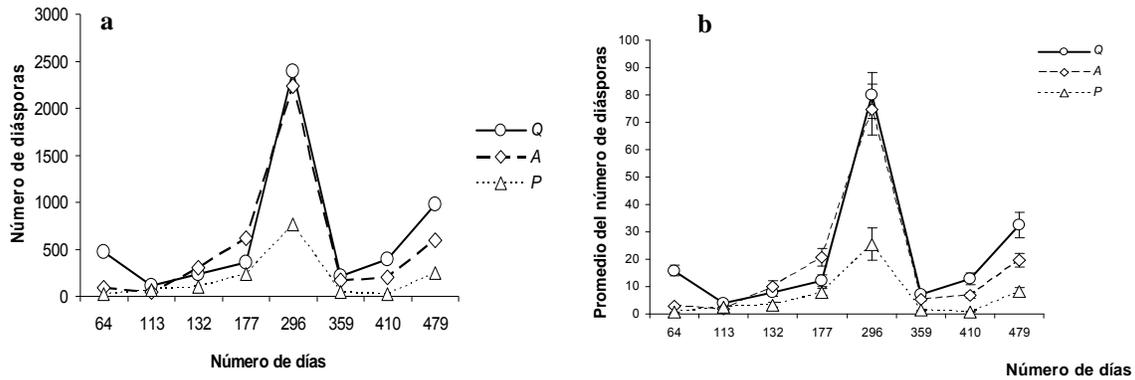


Figura 1.-Se presenta (a) el número de diásporas y (b) el número promedio de diásporas (ejes de las ordenadas) en la lluvia de semillas durante quince meses en 30 trampas colocadas en cada uno de los tipos de vegetación presentes en la CRM: Q = bosque de *Q. rugosa*, A = bosque de *A. religiosa*, P = bosque de *P. hartwegii*. En el eje de las abscisas se incluye el número de días a los cuales se realizó la recolecta de semillas: 64, 113, 359 y 410 días (época lluviosa) y 132, 177, 296 y 479 días (época seca).

Las tendencias del logaritmo del número de diásporas mostraron el menor valor para el bosque de *P. hartwegii* y para la época lluviosa (Figura 2a y 2b).

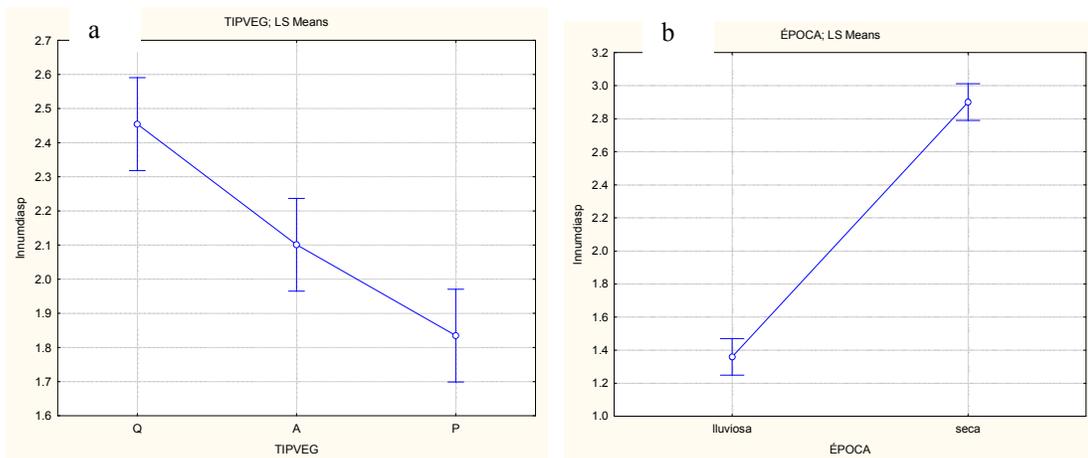


Figura 2.- Tendencias del logaritmo natural del número de diásporas en los tres tipos de vegetación de la CRM (a) y (b) en las dos épocas de recolecta de la lluvia de semillas en la CRM (Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii*).

Para el número de diásporas presentes en la lluvia de semillas, el análisis de varianza mostró diferencias significativas entre tipos de vegetación ( $F_{2,720} = 20.144$ ,  $p < 0.001$ ), así como entre épocas del año ( $F_{1,720} = 371.512$ ,  $p < 0.001$ ). La interacción también mostró un efecto significativo sobre el número de diásporas en la lluvia de semillas ( $F_{2,720} = 15.858$ ,  $p = 0.001$ ).

La prueba de Tukey mostró tres grupos distintos en los números de diásporas en lluvia de semillas, que corresponden a los tres tipos de vegetación bajo estudio, de éstos, el bosque de *Q. rugosa* (Q) mostró el mayor valor (Figura 3a). Asimismo, las dos épocas de muestreo se agruparon en dos categorías distintas de acuerdo con la prueba de Tukey, en las cuales la época seca mostró el mayor valor (Figura 3b).

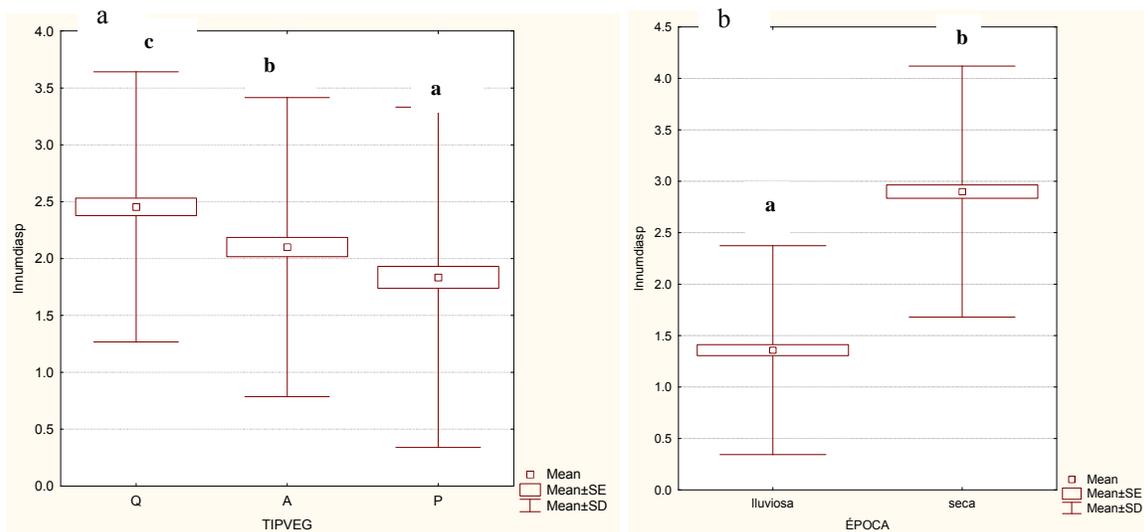


Figura 3.- Prueba de Tukey para el logaritmo del número promedio ( $\pm$  Std dev) de diásporas de los tres tipos de vegetación en la CRM (Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii*) (a) y para las dos épocas de colecta (b).

Al realizar el análisis de varianza para los factores tipo de vegetación y días de recolecta de la lluvia de semillas se observaron diferencias significativas para el número de diásporas. En el primer caso los valores del estadístico se comportaron

de la siguiente manera ( $F_{2, 720} = 39.42, p < 0.001$ ) (Figura 4a), mientras que por el factor día de recolecta el valor fue el siguiente ( $F_{7, 720} = 184.77, p < 0.001$ ) (Figura 4b); la interacción de estos factores resultó también significativa sobre el número de diásporas ( $F_{14, 720} = 14.11, p < 0.001$ ).

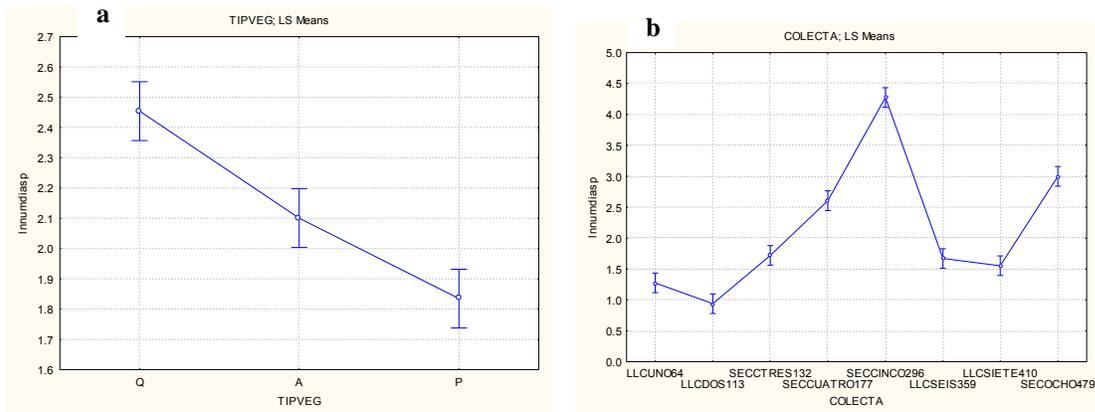


Figura 4.- Tendencias del logaritmo natural del número promedio de diásporas en los tres tipos de vegetación de la CRM (a) (Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii*) y (b) en los días de colecta: 64, 113, 359 y 410 días (época lluviosa) y 132, 177, 296, 479 días (época seca).

La prueba de Tukey mostró la presencia de tres grupos significativamente distintos en el número de diásporas por el tipo de vegetación, en el cual el bosque de *Q. rugosa* mostró el mayor valor (Figura 5a). La prueba de Tukey mostró ocho grupos distintos para el día de colecta sobre el número de diásporas (Figura 5b) entre los cuáles el correspondiente a los 296 días fue el de mayor valor promedio.

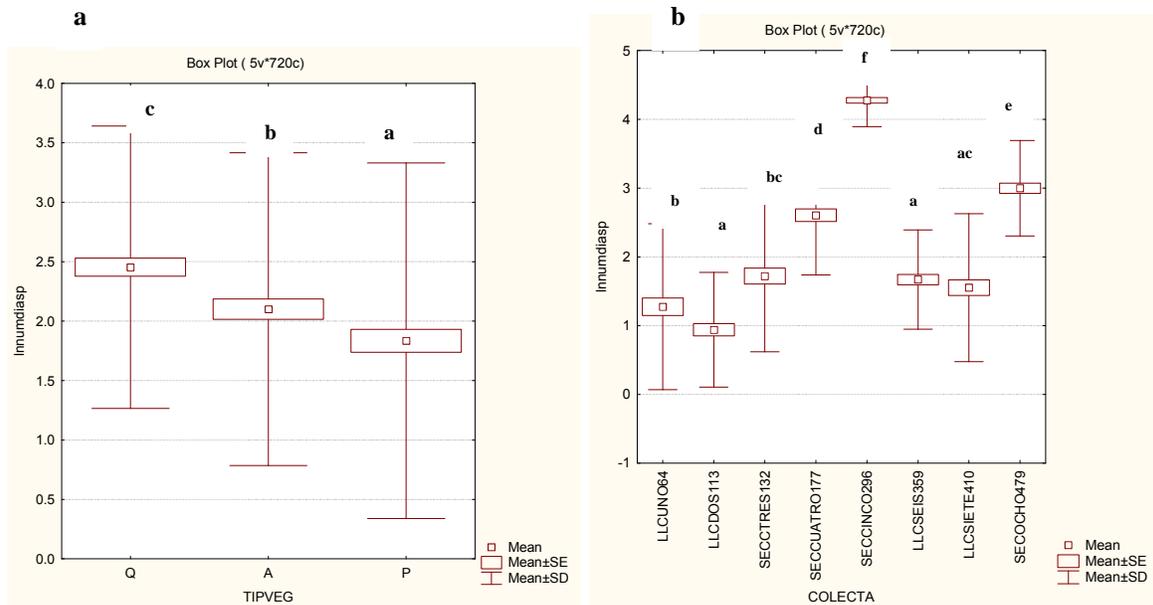


Figura 5.- Prueba de Tukey para el número promedio ( $\pm$  Std dev) de diásporas en tres tipos de vegetación de la CRM (Q= bosque de *Quercus rugosa*, A= bosque de *Abies religiosa*, P= bosque de *Pinus hartwegii*) (a) y (b) en ocho fechas de recolecta de la lluvia de semillas en la CRM. Las colectas 64, 113, 359 y 410 días (época lluviosa) y 132, 177, 296, 479 días (época seca).

Los valores promedio de diásporas por trampa en la lluvia de semillas fueron menores para el bosque de *P. hartwegii* en las dos épocas (la seca  $45.1 \pm 3.15$ , y la lluviosa:  $5.1 \pm 0.32$ ), mientras que los valores más altos correspondieron a la lluvia de semillas del bosque de *Q. rugosa* (seca  $132.63 \pm 5.13$ , lluviosa  $39.6 \pm 1.56$ ) y para el de *A. religiosa* (seca  $124.86 \pm 5.25$ , lluviosa  $16.9 \pm 0.73$ ).

Durante la época seca se capturó un total de 9,078 diásporas, lo que corresponde al 83.08 % del total de la lluvia de semillas. En dicha época la contribución de diásporas para el bosque de *Q. rugosa* fue de 3,979 (43.83 %), para el bosque de *A. religiosa* fue de 3,746 (41.26 %) y para el bosque de *P. hartwegii* fue de 1,353 (14.90 %) de las diásporas colectadas en cada sitio. Durante la época lluviosa se registró un total de 1,848 diásporas, lo que corresponde a un 16.91 % del total. El mayor porcentaje para dicha época fue proporcionado por el bosque de *Q. rugosa* con 1188 diásporas (64.28 %), seguido

por el bosque de *A. religiosa* con 507 diásporas (27.43 %) y por el bosque de *P. hartwegii* con 153 diásporas (8.27 %).

### *Densidad*

La lluvia de semillas del bosque templado de la CRM presentó 1855 diásporas  $m^{-2}$ . El tipo de vegetación con la mayor densidad de diásporas fue el bosque de *Q. rugosa* con 877.24 diásporas  $m^{-2}$ . El bosque de *A. religiosa* presentó 722.07 diásporas  $m^{-2}$ . En tanto que el bosque de *P. hartwegii* fue el que menor densidad presentó, con 255.68 diásporas  $m^{-2}$ . Por época, la densidad de diásporas en la lluviosa fue de 313.75 diásporas  $m^{-2}$  y de 1541 diásporas  $m^{-2}$  en la seca. Cada época se caracterizó por mostrar diferentes valores de densidad de la lluvia de semillas en cada tipo de vegetación. Para el bosque de *Q. rugosa* la época seca mostró un valor de 675.55 diásporas  $m^{-2}$  mientras que durante la lluviosa se observaron 201.69 diásporas  $m^{-2}$ . El bosque de *A. religiosa* mostró para el primer caso 636 diásporas  $m^{-2}$  y 86.07  $m^{-2}$  para el segundo. En el bosque de *P. hartwegii* durante la época seca se observaron 229.7 diásporas  $m^{-2}$  y 26 diásporas  $m^{-2}$  durante la lluviosa.

Las tendencias del logaritmo de la densidad de diásporas mostraron el menor valor para el bosque de *P. hartwegii* y para la época lluviosa (Figura 6a y 6b).

La densidad de diásporas mostró un efecto significativo del factor tipo de vegetación ( $F_{2, 720} = 25.14$ ,  $p < 0.001$ ), y de la época ( $F_{1, 720} = 194.54$ ,  $p < 0.001$ ). La interacción de éstas variables también resultó significativa sobre la densidad de diásporas de lluvia de semillas ( $F_{2, 720} = 11.72$ ,  $p < 0.001$ ).

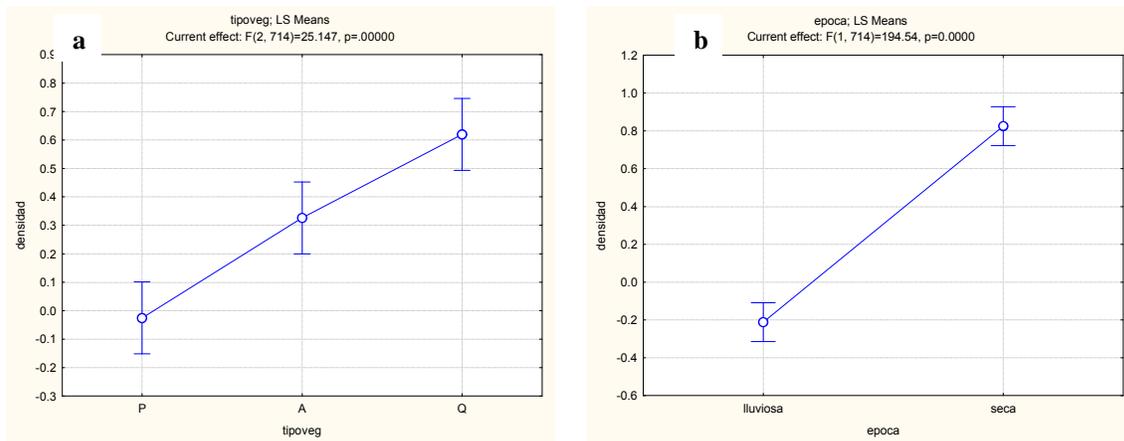


Figura 6.- Tendencias del logaritmo natural de la densidad de diásporas en los tres tipos de vegetación de la CRM (a) (Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii* y b) en las dos épocas de muestreo de la lluvia de semillas.

La prueba de Tukey mostró tres grupos distintos por la densidad de diásporas en la lluvia de semillas, que corresponden a los tres tipos de vegetación, de los cuales el bosque de *Q. rugosa* (Q) mostró el mayor valor (Figura 7a). Asimismo, las dos épocas de muestreo se agruparon en dos categorías distintas de acuerdo con esta prueba, en las cuales la época seca mostró el mayor valor (Figura 7b).

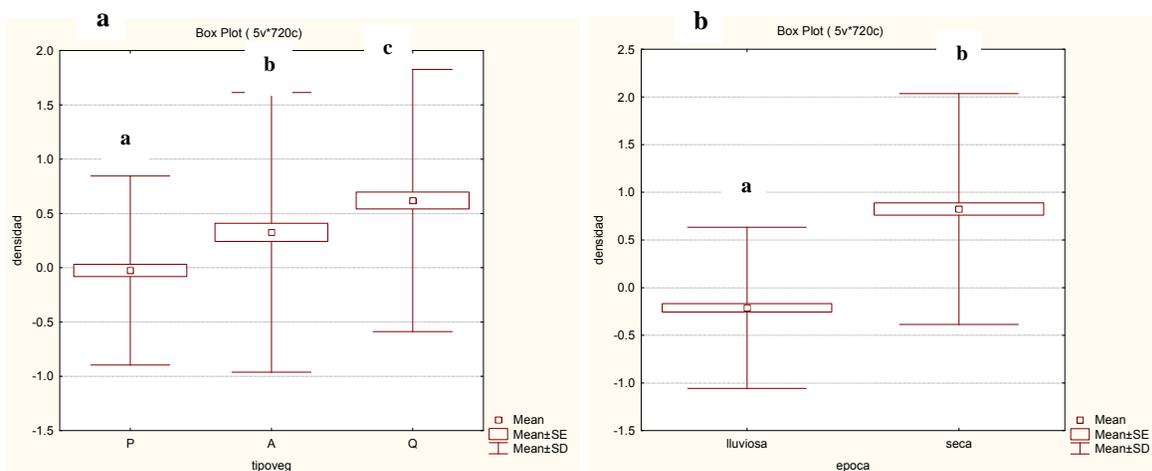


Figura 7.- Prueba de Tukey para la densidad (no. semillas/m<sup>2</sup>) promedio ( $\pm$  Std dev) de diásporas en tres tipos de vegetación de la CRM (Q= bosque de *Quercus rugosa*, A= bosque de *Abies religiosa*, P= bosque de *Pinus hartwegii*) (a) y (b) en las dos épocas de recolecta de la lluvia de semillas (lluviosa y seca).

El análisis de varianza factorial mostró un efecto significativo del tipo de

vegetación sobre la densidad ( $m^2$ ) de diásporas en la lluvia de semillas ( $F_{1, 720} = 42.32, p < 0.001$ ) y también del día de recolecta ( $F_{7, 720} = 109.51, p < 0.001$ ) (Figura 8a y 8b).

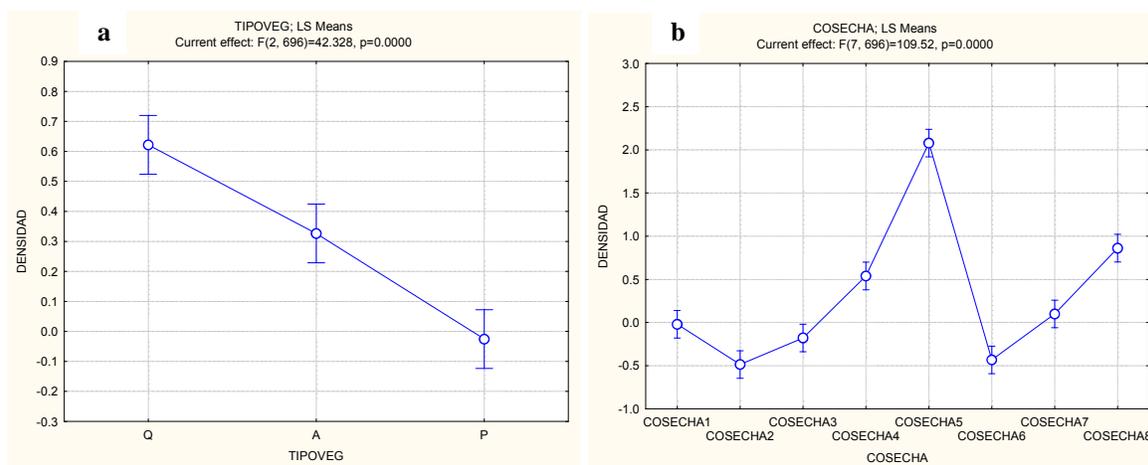


Figura 8.- Tendencias del logaritmo natural de la densidad de diásporas ( $m^2$ ) en tres tipos de vegetación de la CRM (Q= bosque de *Quercus rugosa*, A= bosque de *Abies religiosa*, P= bosque de *Pinus hartwegii*) (a) y (b) en las ocho fechas de recolecta de la lluvia de semillas (cosecha1 = 64 días (lluviosa), cosecha 2 = 113 días (lluviosa), cosecha 3 = 132 días (seca), cosecha 4 = 177 días (seca), cosecha 5 = 296 días (seca), cosecha 6 = 359 días (lluviosa), cosecha 7 = 410 días (lluviosa), cosecha 8 = 479 días (seca)) .

La interacción de estas variables también mostró un efecto significativo sobre la variable de respuesta ( $F_{14, 720} = 6.84, p < 0.001$ ). Se observó que el bosque de *P. hartwegii* fue el tipo de vegetación en el cuál las colectas 3, (días y temporada) 5 (días y temporada) y 8 (días y temporada) son las que más difirieron en cuanto a densidad de diásporas de los otros dos tipos de vegetación.

La prueba de Tukey mostró la existencia de tres grupos distintos de acuerdo con la densidad de diásporas ( $m^2$ ) que corresponden a los tres tipos de vegetación. De éstos, el bosque de *P. hartwegii* mostró el menor valor (Figura 9a). Se observaron cinco grupos distintos de acuerdo con los días de recolecta, de los cuales la cosecha 2, correspondiente a los 113 días (época lluviosa) y la 6, correspondiente a los 359 días (época lluviosa) presentaron los menores valores (9b).

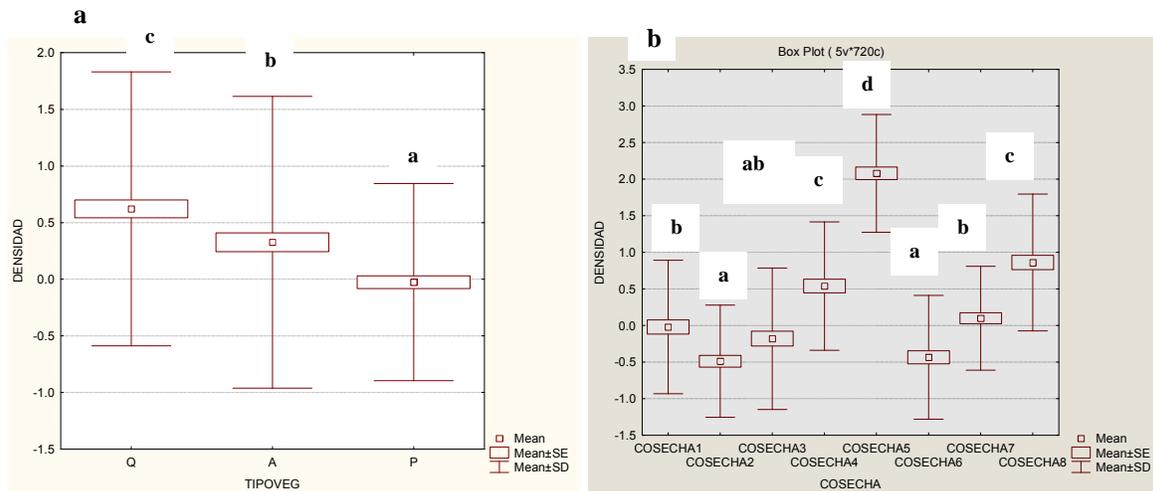


Figura 9.- Prueba de Tukey para la densidad (no. semillas/m<sup>2</sup>) promedio ( $\pm$  Std dev) de diásporas en tres tipos de vegetación de la CRM (Q= bosque de *Quercus rugosa*, A= bosque de *Abies religiosa*, P= bosque de *Pinus hartwegii*) (a) y (b) en las ocho fechas de recolecta de la lluvia de semillas (cosecha1 = 64 días (lluviosa), cosecha 2 = 113 días (lluviosa), cosecha 3 = 132 días (seca), cosecha 4 = 177 días (seca), cosecha 5 = 296 días (seca), cosecha 6 =359 días (lluviosa), cosecha 7 = 410 días (lluviosa), cosecha 8 =479 días (seca)) .

#### Número de morfoespecies en la lluvia de semillas

Se recolectaron 147 morfoespecies de diásporas en la lluvia de semillas, un 81 % de ellas fueron determinadas a nivel de especie. El bosque de *Q. rugosa* presentó el mayor número de morfoespecies, con un total de 107, 85 % de ellas identificadas a nivel de especie. El bosque de *A. religiosa* presentó 103 morfoespecies y 85 % de ellas fueron identificadas hasta especie, el bosque de *P. hartwegii* presentó el menor valor: 49 morfoespecies, 95 % de ellas determinadas a dicho nivel. La presencia de un mayor número de especies en los tres tipos de vegetación ocurrió a los 296 días, recolecta correspondiente a la época seca (abril). En esta recolecta se observaron los picos máximos en el número de morfoespecies, con 67 para el bosque de *Q. rugosa*, y también para el de *A. religiosa*, mientras que en la lluvia de semillas de *P. hartwegii* se registraron 34 especies. El bosque de *Q. rugosa* mostró el menor número de morfoespecies en la recolecta correspondiente a los 113 días (21 morfoespecies), esto ocurrió a los 64

días para el bosque de *A. religiosa* (16) y para el de *P. hartwegii* (4); estas colectas corresponden a la época lluviosa (Figura 10a). El número de morfoespecies nuevas en la lluvia de semillas fue menor desde los 359 días (Figura 10b), cuando para el bosque de *Q. rugosa* se registraron únicamente dos especies nuevas a los 479 días, las cuales fueron *Verbesina virgata* y *Loeselia mexicana*. Para el bosque de *A. religiosa* se registró también una estabilización de la curva del número de especies a los 359 días, con *Muhlenbergia quadridentata* y *Cyperus aggregatus* registradas hasta esta fecha. Después de esta fecha no se registraron más especies nuevas en la lluvia de semillas del bosque de *P. hartwegii*, siendo *Psacalium peltatum*, *Senecio mulgedifolius* y *Senecio sanguisorbae*, las últimas en incorporarse en el registro de la lluvia de semillas.

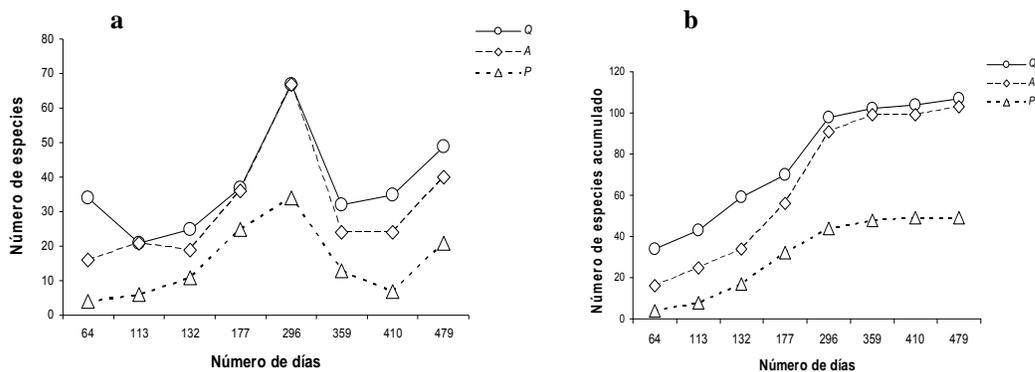


Figura 10.- (a) Número de morfoespecies en la lluvia de semillas en cada tipo de vegetación y día de recolecta (Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii*). (b) Número de especies acumulado (eje de las ordenadas) en cada día de recolecta (eje de las abscisas). Las colectas correspondientes a los 64, 113, 359 y 410 días corresponden a la temporada de lluvias. Las colectas 177, 232, 296 y 479 a la temporada de secas.

Durante la época lluviosa se registraron en el bosque de *Q. rugosa* (Q-LI) 69 morfoespecies, A-LI presentó 39 y 23 fueron registradas en P-LI. Durante la época seca, el bosque de *Q. rugosa* (Q-S) registró 89 morfoespecies, 85 fueron registradas en A-S y 23 en P-S.

El tipo de vegetación mostró tener un efecto significativo sobre el número de morfoespecies de la lluvia de semillas ( $F_{2, 720} = 39.66, p < 0.001$ ). Asimismo, el número de morfoespecies mostró diferencias significativas por el factor época ( $F_{1, 720} = 262.49, p < 0.001$ ) (Figuras 11a y 11b).

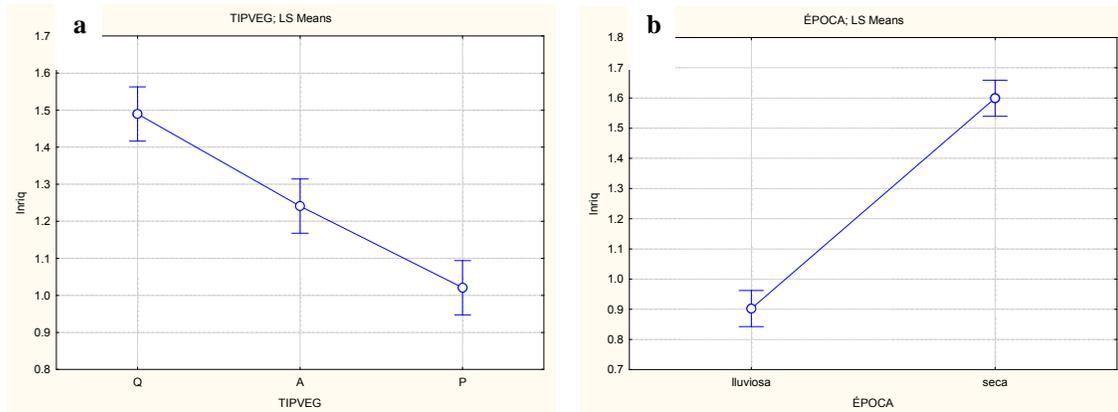


Figura 11.- Número de morfoespecies (logaritmo natural) en la lluvia de semillas de los tres tipos de vegetación de la CRM (a) (Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii*) y (b) en las dos épocas de recolecta de la lluvia de semillas.

La interacción de estas dos variables también resultó significativa para el número de morfoespecies ( $F_{2, 720} = 10.46, p < 0.001$ ).

Se observaron tres grupos distintos por el número de morfoespecies, los cuales corresponden a cada tipo de vegetación, de éstos, el que mostró el mayor valor fue el bosque de *Q. rugosa* (Figura 12a). Asimismo, la prueba de Tukey separó a las dos épocas de colecta en dos grupos distintos por el número de morfoespecies en la lluvia de semillas (12b), de los cuales el correspondiente a la seca fue el mayor.

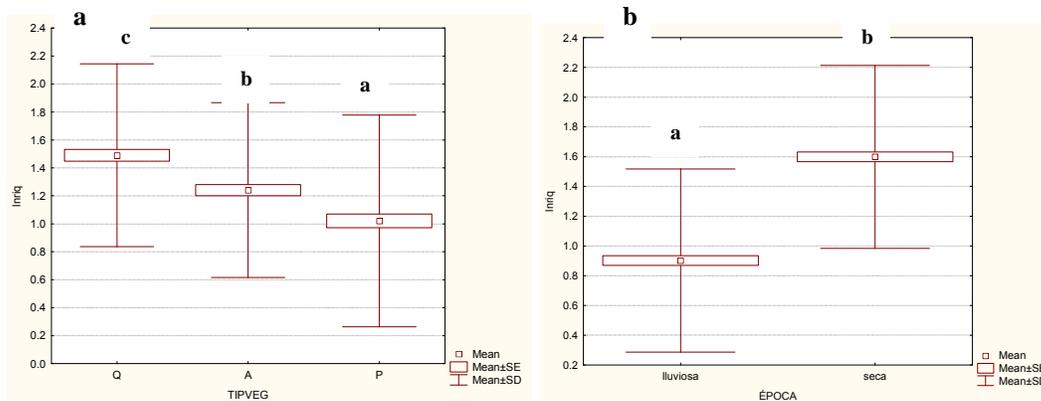


Figura 12.- Prueba de Tukey para (a) el número promedio (+ Std dev) de morfoespecies en la lluvia de semillas en los tres tipos de vegetación (Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii*) y (b) para las dos épocas de muestreo (lluviosa y secas).

El análisis de varianza factorial mostró un efecto significativo en el número de morfoespecies en la lluvia de semillas por el factor tipo de vegetación ( $F_{2, 720} = 68.388$ ,  $p < 0.001$ ). Asimismo, el número de morfoespecies mostró diferencias significativas por el factor día de recolecta ( $F_{7, 720} = 119.066$ ,  $p < 0.001$ ) y por la interacción de ambos ( $F_{2, 720} = 13.581$ ,  $p < 0.001$ ).

La tendencia de la variable de respuesta mostró los mayores valores en el bosque de *Q. rugosa* (Figura 13a) y en el día de recolecta correspondiente a los 296 días (Figura 13b).

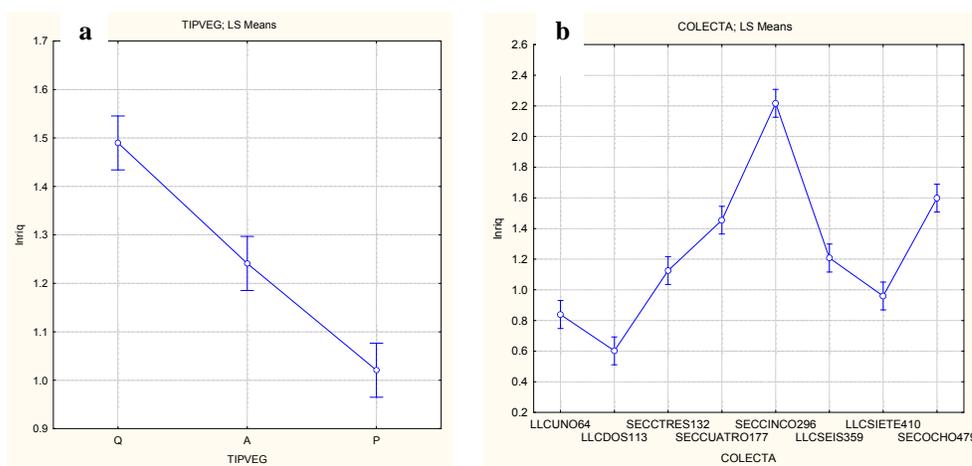


Figura 13.- Número de morfoespecies (logaritmo natural) en la lluvia de semillas de los tres tipos de vegetación de la CRM (a) (Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii*) y (b) en las dos épocas de recolecta de la lluvia de semillas.

La prueba de Tukey agrupó a los tipos de vegetación en tres grupos distintos, de los cuales el bosque de *Q. rugosa* fue el que mayor valor en el número de morfoespecies presentó (Figura 14a). En número de morfoespecies, las ocho colectas formaron también grupos distintos, de los cuales la correspondiente a los 296 días presentó el mayor valor. Cabe resaltar que los grupos similares en el número de morfoespecies fueron los de los 177 y 479 días (Figura 14b).

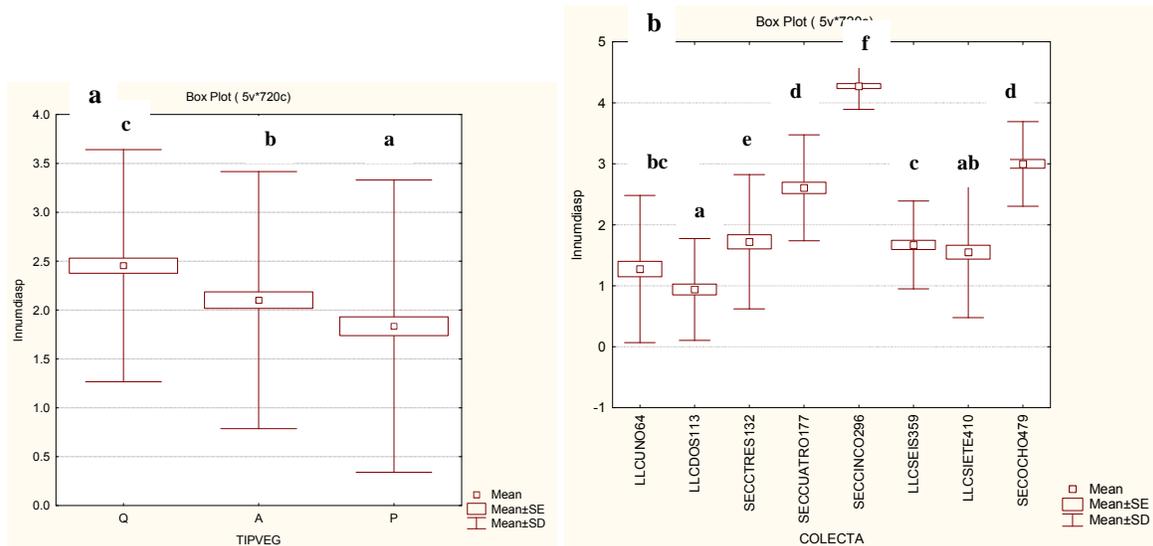


Figura 14.- Prueba de Tukey para (a) el número promedio ( $\pm$  Std dev) de morfoespecies en la lluvia de semillas en los tres tipos de vegetación (Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii*) y (b) para las ocho recolectas.

### Composición

A continuación se analizan las contribuciones de las distintas especies de diásporas a la lluvia de semillas de los bosques templados de la CRM.

*Ageratina enixa* fue la especie más abundante en la lluvia de semillas global, con 1352 diásporas, lo que corresponde a un 12.34 %. Esta especie representó el 12.37 % y el 13.51 % de la lluvia de semillas de los bosques de *Q. rugosa* y de *A. religiosa* respectivamente y no se presentó en el bosque de *P. hartwegii*. Por tipo de vegetación las especies más abundantes fueron *Q. rugosa*, *A. religiosa* y *P.*

*hartwegii* en los bosques de los cuales son características. En la tabla 2 se observan las especies con más de 150 diásporas y sus proporciones por tipo de vegetación, así como para la lluvia de semillas global.

Tabla 2.- Proporción de las especies más abundantes en la lluvia de semillas de tres tipos de vegetación de la CRM.

	proporción (%) en <i>Q. rugosa</i>	proporción (%) en <i>A. religiosa</i>	proporción (%) en <i>P. hartwegii</i>	proporción (%) en la CRM
<i>Ageratina enixa</i>	12.37	13.51	-	12.34
<i>Quercus rugosa</i>	16.25	-	-	7.68
<i>Abies religiosa</i>	-	17.89	-	7
<i>Pinus hartwegii</i>	-	-	41	5.61
<i>Acaena elongata</i>	-	12.15	-	4.63
<i>Ageratina glabrata</i>	2.16	16.23	-	3.43
<i>Phytolacca icosandra</i>	6.03	0.35	-	2.99
<i>Solanum cervantesii</i>	2.59	3.38	2.45	2.88
<i>Prunus serotina</i>	3.07	2.60	-	2.47
<i>Buddleia cordata</i>	3.87	1.36	0.19	2.38
<i>Ageratina ramirezorum</i>	2.03	2.44	0	1.91
<i>Conyza sp</i>	0.40	3.78	0	1.66
<i>Ageratina vernicosa</i>	0.65	2.28	2.12	1.49
<i>Melampodium sp.</i>	1.41	0.84	3.12	1.42

Cabe notar que algunas de las especies más abundantes en la lluvia de semillas fueron exclusivas de sólo un tipo de vegetación, mientras que *S. cervantesii*, *B. cordata*, *A. vernicosa* y *Melampodium sp* estuvieron presentes en los tres tipos de vegetación (Figura 15, Tabla 2).

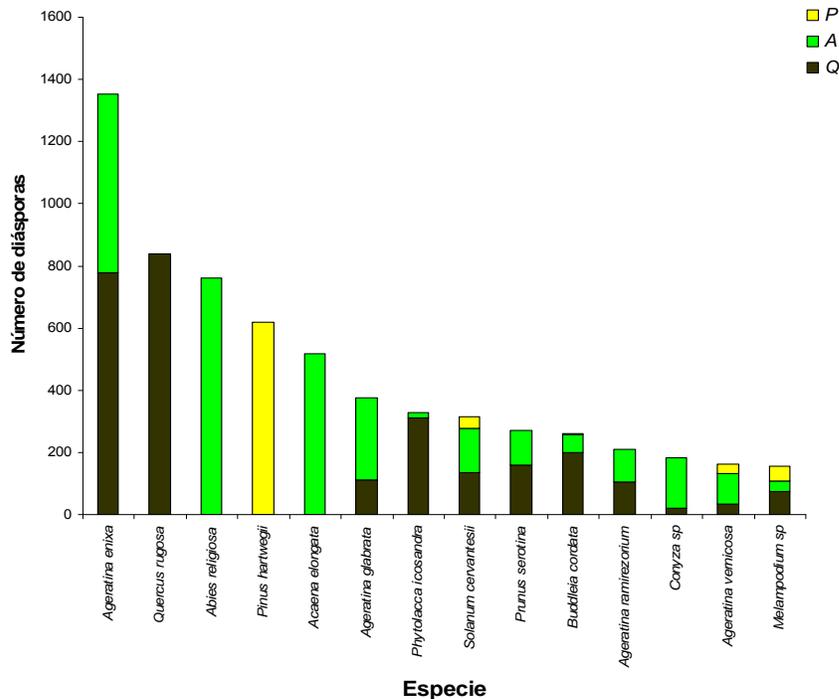


Figura 15.- Especies con mayor número de diásporas en la lluvia de semillas en tres tipos de vegetación en la CRM (Q= bosque de, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii*).

Los listados florísticos para la CRM (Ávila-Akerberg, 2002) reportan 469 especies. Un total de 147 morfo especies fueron encontradas en la lluvia de semillas del presente estudio, de las cuales 119 fueron identificadas. La proporción resultante de especies de la lluvia de semillas que a su vez están presentes en dicho listado es de 25 %.

Las familias mejor representadas por el número de especies presentes en la lluvia de semillas fueron la Asteraceae (52), Poaceae (13), Rosaceae (12), Solanaceae (7), Cyperaceae (6), Scrophulariaceae (6), Lamiaceae (5), Commelinaceae (3), Euphorbiaceae (3), Urticaceae (3). Mientras que las 20 familias restantes presentaron sólo una o dos especies.

En relación con el ciclo de vida de las especies presentes en la lluvia de

semillas (Figura 16), se registraron 15 especies anuales, distribuidas en 9 familias y con números de diásporas distribuidas en la siguiente manera: 324 para el bosque de *Q. rugosa*, 79 para el de *A. religiosa* y 44 diásporas para el bosque de *P. hartwegii*. Las especies perennes estuvieron representadas por 107 especies de 27 familias, de las cuales se capturaron 4449 diásporas para el bosque de *Q. rugosa*, 3859 para *A. religiosa* y 1329 para *P. hartwegii*. Las 822 diásporas restantes correspondieron a especies que no fueron identificadas.

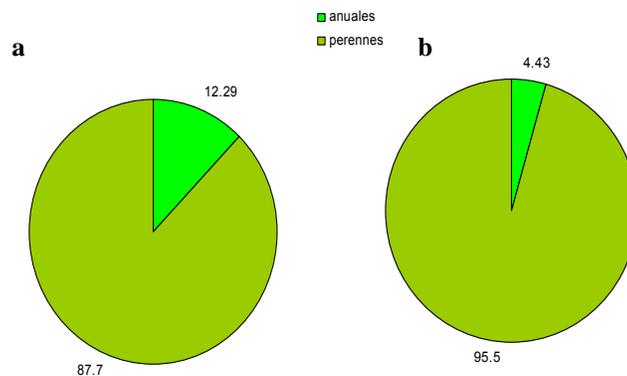


Figura 16.- Porcentaje de (a) especies y (b) de diásporas de especies anuales y perennes en la lluvia de semillas de la CRM.

La forma de crecimiento dominante por el número de especies en la lluvia de semillas fue la herbácea (78), con una distribución de la cantidad de diásporas en la forma siguiente: 1532 para el bosque de *Q. rugosa*, 929 para el bosque de *A. religiosa* y 692 para el de *P. hartwegii*. Los arbustos estuvieron representados por 26 especies de 6 familias, con 1493 diásporas para el bosque de *Q. rugosa*, 1208 para el de *A. religiosa* y 112 para el de *P. hartwegii*. Diez especies son árboles de 9 familias, con números de diásporas distribuidos de la siguiente manera: 1333

para el bosque de *Q. rugosa*, 1072 para el de *A. religiosa* y 633 para el de *P. hartwegii* (Figura 17). Otras formas de vida como los subarbustos, estuvieron representadas por 11 especies de 6 familias con menores cantidades de diásporas. Las hierbas subarbusivas, hierbas trepadoras y los arbustos trepadores, estuvieron representadas cada una por una sola especie.

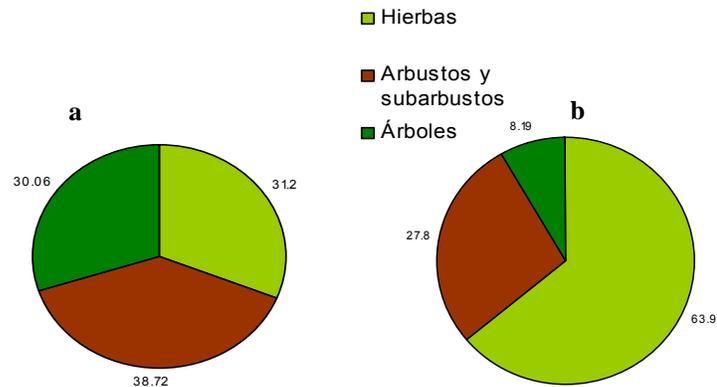


Figura 17.- Porcentajes de (a) diásporas y de especies (b) presentes por forma de crecimiento en la lluvia de semillas de la CRM.

Se observó que 116 especies de 17 familias presentaron frutos como diáspora, con cantidades distribuidas de la siguiente manera: para el bosque de *Q. rugosa* (4200), *A. religiosa* (3199) y *P. hartwegii* (767). Mientras que 36 especies de 13 familias presentaron semillas como diásporas, con la siguiente distribución: bosque de *Q. rugosa* (1024), bosque de *A. religiosa* (1007) y bosque de *P. hartwegii* (725) (Figura 18).

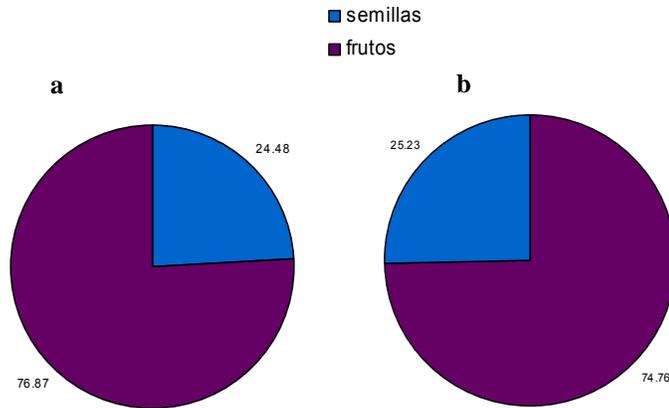


Figura 18.- Porcentajes de (a) diásporas y de especies (b) presentes por forma de crecimiento en la lluvia de semillas de la CRM.

Con relación a las formas de vida presentes en la lluvia de semillas, se observó que las fanerofitas conformaron la mayoría con 58 especies distribuidas en 19 familias. Las cantidades de diásporas de esta forma de vida se distribuyeron de la siguiente manera: para el bosque de *Q. rugosa* (3482), *A. religiosa* (3225) y 746 para el bosque de *P. hartwegii*. Las hemicriptofitas estuvieron representadas por 23 especies distribuidas en cinco familias, para esta forma de vida los números de diásporas resultaron ser de 390 para el bosque de *Q. rugosa*, 254 para el de *A. religiosa* y 169 para el de *P. hartwegii*. Las camefitas estuvieron presentes en 17 especies que corresponden a 7 familias, sus números de diásporas fueron de 394 para el bosque de *Q. rugosa*, 198 para el de *A. religiosa*, y 194 para el de *P. hartwegii*. Las terofitas estuvieron representadas por 15 especies en 9 familias, con 324 diásporas en el bosque de *Q. rugosa*, 79 en el de *A. religiosa* y 44 para el de *P. hartwegii*. Por último, las criptofitas estuvieron representadas por 10 especies de 3 familias, con 183 diásporas para el bosque de *Q. rugosa*, 132

diásporas para el bosque de *A. religiosa* y 214 para el de *P. hartwegii* (Figura 19).

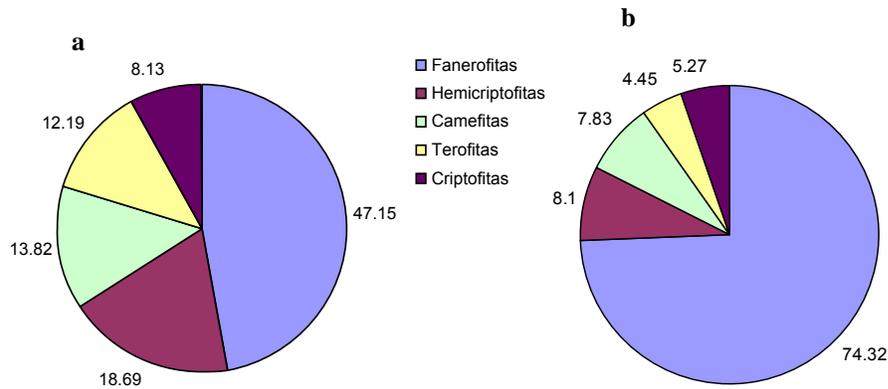


Figura 19.- Porcentajes de (a) especies y de diásporas (b) presentes por forma de vida en la lluvia de semillas de la CRM.

El análisis de la distribución del número de diásporas de las formas de vida por medio de la prueba de  $X^2$  mostró diferencias significativas en todas las comparaciones realizadas. Al considerar los tres tipos de vegetación, el valor fue de  $X^2 = 733$ ,  $gl = 4$ ,  $p < 0.001$ . Las diferencias en cada tipo de vegetación a través de los residuos ajustados de Haberman para este caso se ubicaron en las fanerofitas para el bosque de *A. religiosa*, en las criptofitas para el bosque de *P. hartwegii* y en las terofitas para el bosque de *Q. rugosa*. Este análisis se realizó entre épocas de colecta de las diásporas, dentro de cada época sin hacer la distinción entre los tres tipos de vegetación y dentro de cada tipo de vegetación entre sus variantes época de colecta, todas las pruebas revelaron diferencias significativas (Tabla 3)

Tabla 3.- Resultados de la prueba de  $\chi^2$  para las frecuencias del número de diásporas por forma de crecimiento en la lluvia de semillas entre ambas épocas de muestreo y para los tres tipos de vegetación de la CRM con su variante época. Diferencias significativas (\*\*\*)

Tipo de vegetación/época	$\chi^2$	Diferencias (residuos ajustados de Haberman)
época seca vs época lluviosa	$\chi^2 = 379$ , gl = 4, p < 0.001 ***	LI= He, S= Fa
<i>Q. rugosa</i> vs <i>A. religiosa</i>	$\chi^2 = 170$ , gl = 4, p < 0.001 ***	Q= Te, A=Fa
<i>Q. rugosa</i> vs <i>P. hartwegii</i>	$\chi^2 = 410.78$ , gl = 4, p < 0.001 ***	Q= Fa, P= Cr
<i>A. religiosa</i> vs <i>P. hartwegii</i>	$\chi^2 = 506.58$ , gl = 4, p < 0.001 ***	A= Fa, P= Cr
<i>Q. rugosa</i> S vs LI	$\chi^2 = 215$ , gl = 4, p < 0.0001 ***	LI= He, S= Fa
<i>A. religiosa</i> S vs LI	$\chi^2 = 287$ , gl = 4, p < 0.001 ***	LI= He, S= Fa
<i>P. hartwegii</i> S vs LL	$\chi^2 = 34$ , gl = 4, p < 0.001 ***	LI= He, S= Cr
época seca	$\chi^2 = 745.75$ , gl = 4, p < 0.0001***	A= Fa, P=Cr, Q= Te
época lluviosa	$\chi^2 = 118.86$ , gl = 4, p < 0.0001***	A= Te, P= Ca, Q=Cr
general	$\chi^2 = 733.4$ , gl = 4, p < 0.0001 ***	A= Fa, P=Cr. Q=Te

#### Coeficiente de variación

El valor del coeficiente de variación (cv) en este trabajo hace referencia a la variabilidad en la lluvia de semillas en cada tipo de vegetación, en cada época y también en cada día de recolecta. El bosque de *P. hartwegii* mostró el mayor valor de variación (18 %). Los valores para los bosques de *Q. rugosa* y de *A. religiosa* fueron menores: 11 % y 14 % respectivamente. A pesar de lo anterior, la prueba de *F* no mostró diferencias significativas entre estos valores, el valor del estadístico para la comparación entre el bosque de *Q. rugosa* y el de *P. hartwegii* fue de  $F_{0.05(2)106,48} = 1.66$ . Para la comparación entre los bosques de *A. religiosa* y *P. hartwegii* el estadístico se comportó de la siguiente manera:  $F_{0.05(2)102,48} = 1.61$ . Se encontró un valor de  $F_{0.05(2)106,102} = 1.48$ , para la comparación de los coeficientes de variación de los bosques de *Q. rugosa* y de *A. religiosa* (Tabla 4). Por época de muestreo la época lluviosa mostró un valor de 19 %, mientras que la seca presentó un cv del 27 %. Estos valores fueron significativamente distintos de acuerdo con la prueba de  $F_{0.05(2),129, 107} = 1.55$  (Tabla 4).

Para cada tipo de vegetación la variabilidad de la lluvia de semillas fue distinta entre las dos épocas del año. El bosque de *P. hartwegii* presentó un cv de 19 % para la época seca y 17 % para la lluviosa, sin embargo la prueba de *F* no mostró diferencias significativas entre ambos cv ( $F_{0.05(2),39,22} = 2.07$ ). El cv para el bosque de *Q. rugosa* fue de 11 % para la época lluviosa y de 20 % durante la seca, de acuerdo con la prueba de *F* éstos valores fueron significativamente distintos ( $F_{0.05(2),88,68} = 1.75$ ). Para el bosque de *A. religiosa* se observó un 23 % en la época seca, mientras que se observó 12 % del cv para la lluviosa, el valor del estadístico indicó que ambos valores fueron significativamente distintos ( $F_{0.05(2),84,38} = 3.03$ ) (Tabla 4).

Los valores del cv fueron variables también para cada día de recolecta de la lluvia de semillas. En el orden del muestreo se observaron los siguientes valores. Cabe señalar que cada día de colecta corresponde a una época y así son mostrados los valores a continuación: 64 días (lluviosa): 32 %, 113 días (lluviosa): 16 %, 132 días (seca): 40 %, 177 días (seca): 30 %, 296 días (seca): 24 %, 359 días (lluviosa): 35 %, 410 días (lluviosa): 36 %, 479 días (seca): 28 %.

Tabla 4.- Valores del coeficiente de variación (cv) para los tres tipos de vegetación de la CRM, para las épocas de muestreo, así como para la variante época dentro de cada tipo de vegetación para la lluvia de semillas. Diferencias significativas (\*\*\*).

Tipo de vegetación	cv	F
<i>Q. rugosa</i>	11 %	<i>Q. rugosa-A. religiosa</i> $F_{0.05(2)106,102} = 1.48$
<i>A. religiosa</i>	14 %	<i>A. religiosa-P. hartwegii</i> $F_{0.05(2)102,48} = 1.61$
<i>P. hartwegii</i>	18 %	<i>Q. rugosa-P. hartwegii</i> $F_{0.05(2)106,48} = 1.66$
época seca	27 %	
época lluviosa	19 %	época seca-época lluviosa $F_{0.05(2)129,107} = 1.55$ ***
<i>Q. rugosa</i> seca	20 %	
<i>Q. rugosa</i> lluviosa	11 %	<i>Q. rugosa</i> seca- <i>Q. rugosa</i> lluviosa $F_{0.05(2),88,68} = 1.75$ ***
<i>A. religiosa</i> seca	23 %	
<i>A. religiosa</i> lluviosa	12 %	<i>A. religiosa</i> seca- <i>A. religiosa</i> lluviosa $F_{0.05(2),84,38} = 3.03$ ***
<i>P. hartwegii</i> seca	19 %	
<i>P. hartwegii</i> lluviosa	17 %	<i>P. hartwegii</i> seca- <i>P. hartwegii</i> lluviosa $F_{0.05(2),39,22} = 2.07$

### Similitud

De manera global, los bosques de *Q. rugosa* y *A. religiosa* compartieron el mayor número de especies (44), a su vez, el bosque de *Q. rugosa* compartió 15 especies con el bosque de *P. hartwegii*. Por último el bosque de *A. religiosa* y de *P. hartwegii* compartieron 13 especies. Tomando en cuenta solo la presencia de las especies a través del índice de similitud de Sørensen los bosques de *Q. rugosa* y de *A. religiosa* compartieron 46 % de las especies, *Q. rugosa* y *P. hartwegii* compartieron el 24 %. Finalmente un 22 % de las especies fue compartido entre los bosques *A. religiosa* y *P. hartwegii*. El número de especies compartidas entre las dos épocas de muestreo fue de 91, por lo que el valor del índice de similitud entre ambas fue de 76 %. Los valores de similitud dentro de cada tipo de vegetación con sus variantes épocas del año se muestran en la tabla 5.

Al comparar la similitud entre distintos tipos de vegetación entre diferentes épocas, el menor valor correspondió a la comparación entre los bosques de *Q. rugosa* y *P. hartwegii* ambos de la época lluviosa (17 %). El mayor valor correspondió para la comparación entre el bosque de *Q. rugosa* y de *A. religiosa* durante la época seca (58 %).

Tabla 5.- Valores del índice de similitud de Sørensen entre los tres tipos de vegetación de la CRM, entre las dos épocas de muestreo y entre las épocas de muestreo dentro de cada tipo de vegetación.

	<i>Q. rugosa</i>	<i>A. religiosa</i>	<i>P. hartwegii</i>
<i>Q. rugosa</i>		0.46	0.24
<i>A. religiosa</i>			0.22
<i>P. hartwegii</i>			
<hr/>			
época lluviosa-época seca			0.76
<i>Q. rugosa</i> lluviosa y seca			0.54
<i>A. religiosa</i> lluviosa y seca			0.33
<i>P. hartwegii</i> lluviosa y seca			0.44

### Diversidad

El valor del índice de diversidad de Shannon-Weiner para la lluvia de semillas del bosque templado de la CRM fue de  $H' = 2.92$ . En la tabla 6 se muestran los valores de este índice para cada tipo de vegetación y época, así como para la variante época para cada tipo de vegetación. También se muestran los resultados de las pruebas de  $t$  aplicadas para comparar los valores de este índice entre tipos de vegetación y entre épocas.

Tabla 6.- Valores del índice de diversidad de Shannon-Weiner ( $H'$ ) para la lluvia de semillas de cada tipo de vegetación de la CRM, para cada época de muestreo y para la variante época dentro de cada tipo de vegetación. Se muestran los resultados de las pruebas de  $t$  para la comparación de  $H'$  entre los tres tipos de vegetación y entre las dos épocas de muestreo.

Tipo de vegetación/época	$H'$	$t$
<i>Q. rugosa</i>	2.61	<i>Q. rugosa</i> y <i>A. religiosa</i> $t_{0.05(2)8665} = 1.97 < 14.17$ ***
<i>A. religiosa</i>	2.29	
<i>P. hartwegii</i>	1.66	<i>A. religiosa</i> y <i>P. hartwegii</i> $t_{0.05(2)2449} = 1.97 < 13.59$ ***
época seca	2.78	<i>P. hartwegii</i> y <i>Q. rugosa</i> $t_{0.05(2)2134} = 1.97 < 23.23$ ***
época lluviosa	2.87	
<i>Q. rugosa</i> seca	2.37	
<i>Q. rugosa</i> lluviosa	2.43	
<i>A. religiosa</i> seca	2.15	
<i>A. religiosa</i> lluviosa	2.78	
<i>P. hartwegii</i> seca	2.46	
<i>P. hartwegii</i> lluviosa	2.51	

### Dominancia

El índice de dominancia de Berger-Parker mostró un valor del 12 % en la lluvia de semillas global, este valor está influenciado por la especie más abundante en la lluvia de semillas que fue *Ageratina enixa*. Por tipo de vegetación se observó que

en el bosque de *Q. rugosa* el valor de este índice fue de 14 %, valor como consecuencia de la dominancia de *Ageratina glabrata*. Para los bosques de *A. religiosa* y de *P. hartwegii*, los valores de este índice fueron 17 % y 41 %, respectivamente. Para ambos, estos valores son consecuencia de las máximas cantidades de las diásporas de las especies arbóreas que caracterizan cada tipo de vegetación.

Por época del año se observó que la seca está dominada de manera global por *A. enixa*, lo que generó un 11 % de dominancia. Mientras que durante la lluviosa, la cantidad de diásporas de *Ageratina glabrata* se relacionó con un 13 % del valor de este índice. Por estrato se observó que las especies arbustivas (en número de diásporas) representaron al estrato dominante de la vegetación con un 38 %.

Si comparamos la dominancia por tipo de vegetación con su variante época del año, encontramos que el mayor valor de dominancia corresponde al bosque de *P. hartwegii* durante la época lluviosa (43 %), este tipo de vegetación mostró un valor de dominancia de 22 % durante la época seca. En ambas la especie dominante fue *P. hartwegii*. Para el bosque de *A. religiosa* la variante estacional mostró una dominancia de 16 % durante la época lluviosa, en la cual *Stevia monardifolia* fue la más abundante, mientras que para la seca, *A. religiosa* estuvo asociada a un 19 % de dominancia. El bosque de *Q. rugosa* mostró una dominancia de *A. glabrata* durante la época lluviosa (19 %) y de *Q. rugosa* durante la seca (19 %) (Tabla 7).

Tabla 7.- Valores del índice de dominancia de Berger-Parker (D) para cada tipo de vegetación y época en la lluvia de semillas de la CRM, se presentan los valores para la variante época dentro de cada tipo de vegetación. S= época seca, LI= época lluviosa.

<b>Tipo de vegetación/época</b>	<b>D</b>
General	12%
<i>Q. rugosa</i>	14%
<i>A. religiosa</i>	17%
<i>P. hartwegii</i>	41%
época seca	11%
época lluviosa	13%
<i>Q. rugosa</i> S	19%
<i>Q. rugosa</i> LI	19%
<i>A. religiosa</i> S	19%
<i>A. religiosa</i> LI	16%
<i>P. hartwegii</i> S	22%
<i>P. hartwegii</i> LI	43%

### *Síndromes de dispersión*

Desde un punto de vista global, el síndrome de dispersión mejor representado en la lluvia de semillas de la CRM fue la poganocoria (31 %). En orden descendiente, la pterocoria ocupó el segundo lugar (17.29 %). Ambos síndromes están asociados a un vector de dispersión anemocoro (viento). La sarcocoria ocupó el tercer lugar (14.78 %) y dicho síndrome presenta un vector de dispersión zoocoro, son diásporas carnosas que son dispersadas por animales. Aquellas diásporas que no presentan ninguna estructura claramente asociada con la dispersión al momento de ser separadas de la colección de la lluvia de semillas estuvieron presentes en un 10.86 % y representan al síndrome de la esclerocoria. Por su parte aquellas diásporas muy pequeñas (esporocoras) (menores a 1 mm de largo) conformaron un 9.14 % de la lluvia de semillas y su vector de dispersión también es anemocoro. La barocoria, propia de aquellas semillas pesadas o que sólo caen, estuvo presente en un 7.68 %. Cabe aclarar que estas diásporas pueden ser re-

dispersadas de manera secundaria a través de un diferente síndrome o vector de dispersión, como ejemplo las bellotas de los encinos, que caen y pueden ser re-dispersadas por mamíferos. Los síndromes de dispersión con menores porcentajes fueron acantocoria (4.73 %), sacocoria (2.82 %), ascocoria (0.67 %), ixocoria (0.20 %), y balocoria (0.04 %). El primero y cuarto de esta última serie, se asocian también a un vector de dispersión zoocoro, pues se adhieren mediante espinas, pubescencia rígida o sustancias resinosas al plumaje de aves o pelaje de mamíferos (Figura 20 y Figura 21).

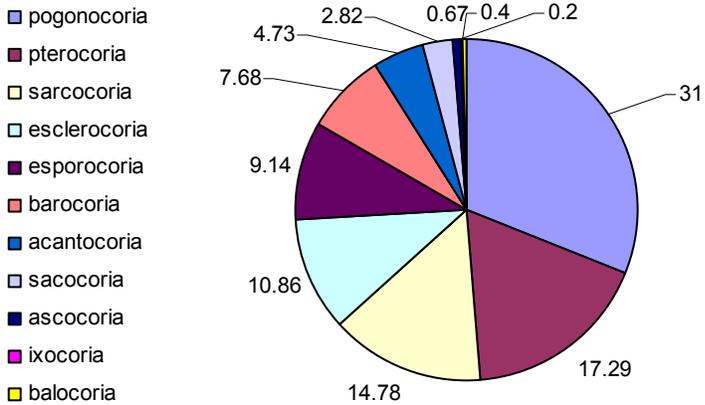


Figura 20.- Porcentajes de diásporas por síndrome de dispersión (Dansereau y Lems, 1957) en la lluvia de semillas de la CRM.

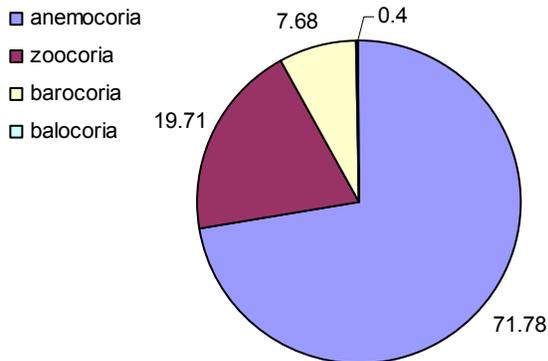


Figura 21.- Porcentajes de diásporas por síndrome de dispersión (Van der Pijil, 1982) en la lluvia de semillas de la CRM.

Por tipo de vegetación observamos que en el bosque de *Q. rugosa*, la presencia de especies con apéndices especializados para la dispersión por viento (pogonocoria) es la de mayor proporción. Mientras que en el bosque de *A. religiosa* y de *P. hartwegii*, las diásporas aladas (pterocoria), igualmente dispersadas por viento como en el caso anterior, son las más frecuentes (Tabla 8). Las épocas lluviosa y seca estuvieron caracterizadas por la pogonocoria. Resulta interesante que al interior de cada tipo de vegetación, las dos épocas de muestreo estuvieron representadas por síndromes de dispersión diferentes. Sin embargo, pogonocoria, pterocoria y sarcocoria fueron las más frecuentes por lo general, tal y como se describe en el párrafo inicial de esta sección. En la tabla 8 se muestran los porcentajes de los síndromes de dispersión por tipo de vegetación y por época.

Tabla 8.- Porcentajes (%) de los síndromes de dispersión presentes en cada tipo de vegetación (Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa* y P= bosque de *P. hartwegii*), época (ES= época seca, ELI= época lluviosa) y tipo de vegetación por época (QS= bosque de *Q. rugosa* época seca, QLI= bosque de *Q. rugosa* época lluviosa, AS= bosque de *A. religiosa* época seca, ALI= bosque de *A. religiosa* época lluviosa, PS= bosque de *P. hartwegii* época seca, PLI= bosque de *P. hartwegii* época lluviosa).

Síndrome/tipo de vegetación/época	Q	A	P	ES	ELI	QS	QLI	AS	ALI	PS	PLI
<b>Acantocoria</b>	0	12.15	0	5.04	3.08	0	0	12.20	11.97	0	0
<b>Ascocoria</b>	0.75	0.82	0	10.2	1.33	0.32	0.25	0.93	0	0.69	0
<b>Balocoria</b>	0.05	0.04	0	0.03	0.10	0.75	0	0	0.39	0	0
<b>Barocoria</b>	16.2	0	0	8.21	4.92	18.69	0.94	0	0	0	0
<b>Esclerocoria</b>	13	6.25	16.53	9	21.86	10.70	33.96	6.03	24.95	5.67	19.6
<b>Esporocoria</b>	10.1	4.30	19.52	9.59	6.67	10.35	<b>58.11</b>	4.72	1.19	1.39	9.15
<b>Ixocoria</b>	0.36	0.07	0	0	0.15	0.47	0	0	0.59	0	0
<b>Pogonocoria</b>	<b>30.8</b>	41	8.49	<b>30.47</b>	<b>38.14</b>	<b>28.77</b>	4.45	<b>42</b>	25	9.01	36
<b>Pterocoria</b>	7.29	<b>20.76</b>	<b>41.83</b>	12.19	5.33	7.46	0.51	22	3.39	16.70	<b>24.8</b>
<b>Sacocoria</b>	2.82	1.73	5.90	2.95	2.10	2.66	0.39	1.94	0.19	6.13	0
<b>Sarcocoria</b>	18.4	12.83	7.70	12.32	16.27	20.45	1.36	10.25	<b>32.33</b>	<b>60.37</b>	10.4

El análisis de la distribución de los síndromes de dispersión a través de la prueba de  $\chi^2$  mostró diferencias significativas en las cantidades de diásporas de cada síndrome de dispersión a nivel global, entre épocas, para cada tipo de vegetación

con su variante época y entre los tres tipos de vegetación dentro de cada época.

Los residuos ajustados de Haberman indican para cada caso cuales fueron los síndromes con las mayores frecuencias (Tabla 9).

Tabla 9.- Resultados de la prueba de  $\chi^2$  para el número de diásporas por síndrome de dispersión en la lluvia de semillas de la CRM. Se realizó el cálculo general para los tres tipos de vegetación (global), entre las dos épocas (lluviosa y seca), para cada tipo de vegetación con su variante época y para los tres tipos de vegetación dentro de cada época. Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa* y P= bosque de *P. hartwegii*. QS= bosque de *Q. rugosa* época seca, QLI= bosque de *Q. rugosa* época lluviosa, AS= bosque de *A. religiosa* época seca, ALI= bosque de *A. religiosa* época lluviosa, PS= bosque de *P. hartwegii* época seca, PLI= bosque de *P. hartwegii* época lluviosa. S= época seca, LI época lluviosa. Diferencias significativas (\*\*\*).

Tipo de vegetación/época	valor de $\chi^2$	Diferencias (residuos ajustados de Haberman)
Global Q-A-P	$\chi^2 = 14528$ , gl = 10, p < 0.0001 ***	acantocoria A, pterocoria P, barocoria Q
Época lluviosa vs época seca	$\chi^2 = 1577860$ , gl = 10, p < 0.0001 ***	pogonocoria S, pogonocoria LI
QS vs QLI	$\chi^2 = 342263$ , gl = 9, p < 0.0001 ***	barocoria S, pogonocoria LI
AS vs ALI	$\chi^2 = 357009$ , gl = 9, p < 0.0001 ***	pogonocoria S, sarcocoria LI
PS vs PLI	$\chi^2 = 77420$ , gl = 9, p < 0.0001 ***	esporocoria S, pterocoria LI
Q-A-P época seca	$\chi^2 = 12424$ , gl = 10, p < 0.0001 ***	barocoria Q, acantocoria A, pterocoria P
Q-A-P época lluviosa	$\chi^2 = 514$ , gl = 10, p < 0.001 ***	pogonocoria Q, sarcocoria A, pterocoria P

## DISCUSIÓN

La dispersión está íntimamente relacionada con la fenología reproductiva de las especies, ésta puede generar por tanto un patrón particular de producción y dispersión de diásporas en un momento del año (Murray, 1988). En general, en la mayoría de los ambientes existe una estacionalidad en la disponibilidad de los recursos relacionada con la heterogeneidad en espacio y tiempo de la producción y dispersión de propágulos (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Wilby y Shachak, 2000). Dicha estacionalidad puede estar presente de forma muy marcada, lo que generará un patrón de producción y dispersión de diásporas en un momento particular del año. Por esto algunos ambientes son temporalmente

muy heterogéneos en la producción y dispersión de sus propágulos, como los áridos, y contrastan con aquellos en los cuales sus especies dispersan sus semillas durante todo el año, como algunos ambientes tropicales (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990). En los bosques templados la dispersión es marcadamente estacional, con periodos de mayor abundancia de frutos y semillas maduros durante dos o tres meses en el año que corresponden a la época seca (Jian *et al.*, 2008). Este patrón coincide con el de los bosques templados de la Cuenca del río Magdalena donde se presentó la mayor dispersión de diásporas durante la época seca, abarcando los meses de febrero, marzo y abril. Para otros ambientes también se ha observado este patrón estacional en la dispersión y aunque se trata de sitios más calidos y húmedos, reportan un número pequeño de diásporas por unidad de área de la mayoría de las especies presentes, con un pico máximo en la época seca y principios de la lluviosa (Grombone-Guaratini y Ribeiro-Rodrigues, 2002). La riqueza de especies de diásporas de la CRM también fue mayor para la época seca. Esto se ha observado en otros estudios como el realizado por Chang *et al.* (2001), quienes reportaron que la lluvia de semillas ocurre en un 90 % durante la época seca. En particular, de los tres tipos de bosque templado en la CRM, el de *A. religiosa* fue el que presentó una estacionalidad más marcada, con el mayor porcentaje (ca. 80 %) de diásporas dispersadas durante esta época.

Las diferencias en números de propágulos en la lluvia de semillas pueden también ser explicadas por la asignación diferencial de recursos a la reproducción sexual entre las especies (Cano-Santana, 1994). Algunos trabajos realizados en la Cuenca de México reportan que las especies muestran diferentes patrones de

asignación de recursos hacia la producción de diferentes estructuras, entre ellas las reproductivas, así como una mayor producción y por tanto dispersión de diásporas durante la época seca (Camacho, 2007).

Del Castillo y Pérez (2008) reportaron para un bosque templado de niebla una densidad de  $\approx 58\,725$  diásporas año<sup>-1</sup>, cifra mayor a la registrada en el presente estudio (1855 diásporas año<sup>-1</sup>). Por su parte, Grombone-Guarantini y Ribeiro-Rodrigues (2002) reportaron para un bosque semi-deciduo una densidad de 493 diásporas m<sup>2</sup> durante la época seca, mientras que para la CRM se observaron 1541 diásporas m<sup>-2</sup> para la misma época. Para un bosque de oyamel Hofgaard (1993) reportó una densidad de 79 diásporas m<sup>-2</sup> durante un año. Lo anterior evidencia que la lluvia de semillas no sólo varía en densidad y en su estacionalidad en un ambiente, sino que también se presenta una variación importante entre ambientes, la cuál es consecuencia de variables como la composición y fenología de las especies en cada sitio. Las variables que influyen en la densidad de la lluvia de semillas son: la estructura de la vegetación (Harper, 1977), la distancia a la que se encuentra la fuente de diásporas, la capacidad de dispersión de las diásporas (peso, forma, apéndices especializados para la dispersión) y la actividad de los agentes de dispersión (Bonvissuto y Busso, 2007). En particular, la vegetación en pie posee una mayor cobertura arbórea y arbustiva en los bosques de *Q. rugosa* y de *A. religiosa* (Ávila-Akerberg, 2004), mismos que presentaron mayores valores de densidad y de número de diásporas, a diferencia de los del bosque de *P. hartwegii*, cuyas coberturas de dichos estratos son menores (Ávila-Akerberg, 2004).

Las diásporas que ingresan a un sistema tienen principalmente dos

orígenes, en general podemos hablar de diásporas autóctonas y diásporas alóctonas (Martínez-Ramos y Soto-Castro, 1993). En el presente estudio se registraron varias especies que habitan comúnmente los bosques templados de la región, pero también se registraron otras especies que son comunes en ambientes perturbados (de la vegetación secundaria o arvenses) y especies exóticas. El análisis de los cambios en la composición de especies permite describir el papel de las diferentes especies en el proceso de sucesión ecológica del sitio de estudio o de sitios en condiciones parecidas. Esto es muy importante si consideramos que esta zona es además aledaña a la zona urbana de la ciudad de México. La presencia de diásporas de especies típicas de estos bosques nos indica que en el sitio de estudio existen las condiciones para la reproducción y dispersión de las mismas (Šerá, 2005).

El análisis de la lluvia de semillas puede ser por tanto utilizado como un indicador del estado de conservación del sistema, ya que si las especies están presentes en esta fase del ciclo de vida, podemos inferir que están formando parte de la estructura y composición de la comunidad en este momento, la identidad de las especies y sus cantidades tendrán influencia sobre los posibles cambios en la estructura. El establecimiento y crecimiento de las plantas, después de su arribo y germinación, estarán determinados por la densidad de la cobertura arbórea y arbustiva así como por la profundidad y características del suelo (Dovčiak *et al.*, 2003).

La presencia de diásporas de especies alóctonas en la lluvia de semillas, nos puede hablar de algún cambio ocurrido en la composición de especies, lo que puede ser resultado de las diferentes actividades antropogénicas que afectan al

sitio de estudio y su entorno (Nathan y Muller-Landau, 2000). Probablemente algunos factores ambientales, o variables inherentes a la reproducción de las especies exóticas favorecen su abundancia, lo que puede generar cambios importantes en la estructura y composición de la comunidad, provocando a su vez pérdida de diversidad sobre todo si son ampliamente dispersadas (Nathan y Muller-Landau, 2000). En el sitio de estudio, la cantidad de diásporas de origen autóctono fue mayor, lo que nos indica que estos bosques aún conservan una composición en la cual las especies nativas -que pueden conferir resiliencia a estos bosques- contribuyen activamente al proceso de regeneración natural.

Considerando sólo las especies identificadas y en relación con su identidad en la lluvia de semillas, 64 son de bosques húmedos de encino y de coníferas, bosques de *Abies*, zacatonal alpino, matorral y tipos de vegetación que se distribuyen en la región montañosa del valle de México a altitudes entre los 2250 y los 3950 m snm. Algunas de ellas son de amplia distribución en el valle de México y en la parte central del país, por ejemplo las especies más abundantes en la lluvia de semillas como *A. enixa*, *Q. rugosa* y *A. religiosa*. En ocasiones estas especies forman bosques puros, y conformaron un 56 % de la lluvia de semillas (Rzedowski y Rzedowski, 2005).

También se encontraron 42 especies que son características de sitios perturbados y de la vegetación secundaria, se consideran como malezas, arvenses o de tipo ruderal, crecen a orillas de caminos o en condiciones de disturbio y en sitios deforestados (Rzedowski y Rzedowski, 2005). Estas especies corresponden a un 36 % de la lluvia de semillas total, entre las más abundantes en la lluvia de semillas figuran: *Acaena elongata*, *Phytolaca iccosandra*, *Solanum*

*cervantesi*, *Buddleia cordata*, *Salvia mexicana*, *Potentilla haematocorus*, *Montanoa frutescens* y *Ageratina lucida*.

Se encontraron nueve especies no nativas en la lluvia de semillas, en el siguiente orden de acuerdo con sus abundancias, *Poa pratensis*, cuyo origen es Europa (Rzedowski y Rzedowski, 2005) y ha sido introducida a todo el mundo. Sus cariopsis se encontraron en el bosque de *A. religiosa* (57) y de *P. hartwegii* (89). *Duchesnea indica* es una especie introducida de Asia, con 47 aquenios en el bosque de *A. religiosa* y cinco en el de *P. hartwegii*. *Penisetum villosum* es una especie introducida de África (Rzedowski y Rzedowski, 2005), y sus cariopsis se encontraron sólo en el bosque de *Q. rugosa* (42). *Poa annua* es una especie europea con siete cariopsis capturadas en el bosque de *A. religiosa*. *Erodium cicutarium* es introducida del sureste de Europa (Rzedowski y Rzedowski, 2005), y sus esquizocarpos fueron encontrados en las cantidades de tres y dos para el bosque de *Q. rugosa* y de *A. religiosa*, respectivamente. *Sonchus oleraceus* es nativa de Eurasia (Rzedowski y Rzedowski, 2005) y se encontraron cinco aquenios de esta especie en el bosque de *Q. rugosa* únicamente. *Euphorbia peplus* es una especie euroasiática naturalizada en América (Rzedowski y Rzedowski, 2005), con tres semillas en el bosque de *Q. rugosa*. *Taraxacum officinale*, especie originaria de Eurasia, de muy amplia distribución en el mundo, presentó dos aquenios. *Urtica urens* presentó sólo un aquenio en el bosque de *A. religiosa* y es una maleza introducida de Europa, la cual se reporta como rara en el valle de México. Estas especies conformaron un 7.8 % de las especies presentes en la lluvia de semillas.

Ya que las diferencias en espacio y tiempo de la lluvia de semillas son un

reflejo de la composición de especies de la vegetación en pie así como de su abundancia (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990), las diferencias en la composición y estructura de los bosques estudiados se reflejan en las diferencias significativas en la riqueza de la lluvia de semillas. A pesar de que algunas especies fueron compartidas entre los tres tipos de vegetación, únicamente los bosques de *Q. rugosa* y de *A. religiosa* compartieron casi el 50 % de las especies en la lluvia de semillas, probablemente como resultado de la proximidad de ambos. Sin embargo, a pesar de que los bosques de *A. religiosa* y de *P. hartwegii* también son contiguos en el gradiente altitudinal, el porcentaje de especies compartidas por ambos fue menor (24 %). Tal vez, a pesar de que numerosas especies de la vegetación en pie en este sitio tienen una amplia distribución en estos bosques (Rzedowski y Rzedowski, 2005), puede ser que no todas estén produciendo y dispersando sus diásporas en las mismas abundancias ni en los mismos intervalos altitudinales donde se encuentran presentes, ocurriendo de esta manera cambios a una escala microambiental en el arribo de las diásporas en los sitios de colecta. Esta diferencia sería mayor en el caso de aquellas especies anemocoras, cuyos propágulos pueden ser dispersados en sitios muy distantes, lo que provoca diferencias en la similitud entre los sitios donde fueron colectados. Es importante mencionar que la lluvia de semillas registró especies que fueron exclusivas de cada bosque, lo que también causó un valor bajo del índice de similitud. Entre este tipo de especies se encuentran *A. religiosa*, *Q. rugosa* y *P. hartwegii*. Dichos taxa son ejemplos de elementos boreales u holárticos en la flora de la Cuenca de México (Rzedowski y Rzedowski, 2005).

Continuando con la composición de la lluvia de semillas, otros géneros también

de afinidad holártica y registrados en la fase de dispersión fueron *Amelanchier* y *Penstemon*. La mayoría de las especies encontradas en la lluvia de semillas tienen una amplia distribución en los sistemas templados-húmedos de la Cuenca de México (Rzedowski y Rzedowski, 2005). En cuanto al endemismo en la CRM, cabe citar que muy pocas especies se conocen únicamente de este territorio como *Iresine ajuscana*, pero no se conocen géneros de distribución restringida a los límites de la Cuenca (Rzedowski y Rzedowski, 2005). De cualquier manera, la presencia de diversos elementos comunes en los bosques templados de esta región en forma de diásporas podría representar indicador del estado de la vegetación esta zona. Las diásporas de especies típicas de estos bosques son importantes en el mantenimiento de su riqueza y por ende de la diversidad del sistema.

Las diásporas de especies de naturaleza exótica y/o invasora encontradas en este estudio no estuvieron presentes en grandes abundancias. Sin embargo a lo largo del tiempo pueden convertirse en dominantes, si es que son favorecidas por algún régimen de disturbio, así como a través de una producción masiva de sus diásporas, que en el caso de ser pequeñas se dispersarán fácilmente incrementando su probabilidad de colonizar nuevos ambientes (Rejmanek y Richardson, 1996). La presencia de especies de la vegetación secundaria y/o introducidas en la vegetación de la Cuenca de México ha sido favorecida por el establecimiento de campos de cultivo (Rzedowski y Rzedowski, 2005) y por otras actividades antropogénicas que ejercen presión al estar aledañas a la Ciudad de México. Esto justifica su presencia en la lluvia de semillas del presente estudio. Los disturbios de origen antropogénico en las zonas naturales aledañas a la

Ciudad de México han favorecido también la presencia de una proporción importante de plantas arvenses que no existían en la Cuenca de México antes de la llegada del hombre, estas provienen de otros lugares del país y continente y según Rzedowski y Rzedowski (2005) esta proporción corresponde a un 9 % de la flora de la Cuenca de México. Algunas de las especies introducidas encontradas en la lluvia de semillas han llegado a este sitio en forma accidental como consecuencia de las actividades humanas, acompañando cultivos de avena o de maíz. Tales son los casos de *Taraxacum officinale* y *Poa annua*.

La colonización de algunas especies puede ser favorecida por el disturbio pues se abren nuevos sitios, además, su distribución en un sistema puede ampliarse si es que las diásporas de dichas especies poseen estructuras que les permitan dispersarse a grandes distancias (Dukes y Mooney, 1999). En cuanto a su capacidad de dispersión, las especies muestran estructuras que se asocian a algún tipo de dispersión. Los tipos de dispersión observados en los bosques templados son diversos, en particular, para la CRM se encontraron especies que representaron 11 síndromes de dispersión, destacándose aquellos asociados a la dispersión por viento por la presencia de apéndices plumosos, alados y el tamaño pequeño, dependiendo de la especie. Los estudios de Wilson *et al.*, 1990, Amico y Aizen (2005) reportan que en los bosques templados la dispersión zoocora es la que ocupa el primer lugar en importancia. Sin embargo, el presente estudio mostró el tercer lugar en importancia para dicho síndrome en la CRM. El hecho de que las especies de frutos carnosos (en particular de especies arbóreas y arbustivas) sean más comunes en los bosques templados del hemisferio sur que en los bosques templados de norte América sustenta este resultado (Gentry, 1982). Asimismo,

Howe y Smallwood (1982) reportaron de un 10 a un 25 % de especies arbóreas con frutos carnosos en bosques templados de norte América, porcentaje similar al encontrado en la CRM (14 %). La presencia de especies con frutos carnosos en mayor o menor grado refleja parte de la composición florística de un área determinada. En este sentido, la CRM, ubicada en la cuenca de México posee componentes tanto de afinidad holártica (bosques templados de norte América) como de afinidad neotropical (los bosques templados del hemisferio sur) (Rzedowski y Rzedowski, 2005), por lo que a pesar de la existencia de frutos carnosos, su abundancia es menor en comparación con otros bosques templados ubicados en el hemisferio sur de América, y probablemente mayor si la comparamos con la de bosques más norteños. También es cierto que las especies de ambientes templados más secos presentan una proporción grande de taxa que se dispersan por viento (anemocoria) (Howe y Smallwood, 1982). Así tenemos que los bosques templados mas húmedos están caracterizados por sólo un 19 % de diásporas anemócoras, mientras que un 58 % de las especies en la CRM, se dispersan a través del viento. Además de la composición florística de un sitio y de su ubicación latitudinal, otros factores que están relacionados con la presencia y dispersión de diásporas carnosas son la actividad y diversidad de los animales que las dispersan (Amico y Aizen, 2005), sin embargo no se han realizado estudios puntuales sobre este mutualismo para la CRM, a pesar de que el número de especies de aves en este sitio se ha estimado en 128 especies (Cantoral-Uriza *et al.*, 2009). Otra razón de la alta proporción de diásporas anemócoras encontradas en la CRM se sustenta en que en algunos bosques templados, donde el componente arbustivo está bien representado (como en este caso), las especies

de esta forma de crecimiento se encuentran sobre todo como dominantes en áreas abiertas (de origen natural y/o antrópico), así como en los bordes de los bosques y la anemocoria es el síndrome más común en dichos hábitats abiertos (Howe y Smallwood, 1982).

Otro factor, en este caso abiótico, que se relaciona con la alta proporción de especies anemocoras en un sitio es su exposición a vientos más o menos intensos (Howe y Smallwood, 1982; van der Pijl, 1982). Considerando que la Cuenca del Río Magdalena ha sufrido una constante deforestación (Ávila-Akerberg, 2004) y que por tanto, los sitios abiertos son más extensos que en años anteriores, la dispersión de especies anemocoras puede ser favorecida ante la pérdida de barreras naturales para la dispersión (Camacho, 2007), que consistían en vegetación arbórea, por lo que el viento, como vector de dispersión, representa un factor que actúa en mayor intensidad ante la eliminación de barreras físicas como la vegetación en pie. Asimismo, destaca en la composición florística de estos bosques (como en otros de las zonas templadas de nuestro país) la presencia de especies de la familia Asteraceae (Rzedowski y Rzedowski, 2005), la mayoría de ellas con diásporas tipo aquenio, que poseen apéndices pilosos, plumosos y/o alados que se dispersan por viento.

En el mismo sentido debemos recordar que las especies de esta familia crecen principalmente en el sotobosque y su dispersión requiere también en cierta medida de espacios abiertos, lo que explica su abundancia. Además de las especies de la familia Asteraceae que representaron a la anemocoria, también la presentaron especies importantes del estrato arbóreo y de importancia maderable de estos bosques templados como: *A. religiosa*, *P. hartwegii*. Cabe tomar en cuenta que

estas especies pueden también presentar una dispersión secundaria por la actividad de roedores y aves (VanderWall, 2003).

La presencia de las diásporas aladas dispersadas también por animales (además de por el viento) y de aquellas que son carnosas, está relacionada con los patrones de selección del hábitat de las especies de aves frugívoras (Leck, 1987). Se ha documentado que la riqueza y abundancia de especies de aves es mayor en las zonas de borde de los bosques, así como en claros y zonas de crecimiento secundario, donde las especies de arbustos con frutos carnosos son más comunes (Amico y Aizen, 2005), lo cual justifica la mayor proporción de diásporas carnosas para el bosque de *A. religiosa* en comparación con los de *Q. rugosa* y *P. hartwegii* para la CRM. Por otra parte, la mayor proporción de diásporas anemocoras para el bosque de *P. hartwegii* en comparación con los otros dos tipos de vegetación en la CRM se relaciona con el hecho de que la incidencia del viento es mayor y las coberturas arbórea y arbustiva menores, dos factores que favorecen dicho tipo de dispersión.

Hasta ahora hemos discutido las proporciones de los síndromes más característicos por el número de diásporas que los presentan en el bosque templado de la CRM. En particular, además de la mayor proporción de la anemocoria (que engloba a la pogonocoria, pterocoria y esporocoria), a una escala de tipo de vegetación también se observaron síndromes característicos. Así pues durante la época seca, y a nivel global, las diásporas barocoras de *Q. rugosa* fueron las más abundantes para dicho tipo de vegetación. Las diásporas acantocoras lo fueron para el bosque de *A. religiosa* y las pterocoras para el de *P. hartwegii*. Lo anterior señala, para el primer caso, que las bellotas sólo caen por

gravedad, pero pueden ser secundariamente re-dispersadas por mamíferos que las mueven de un sitio a otro principalmente para depredarlas (Sork, 1984). Para el segundo caso las diásporas tienen un vector zoocoro, probablemente ganado. Y en el tercer caso un vector anemocoro. Además de la escala del tipo de vegetación dentro de cada uno de ellos resulta interesante la existencia de diferencias significativas entre épocas. Por ejemplo, durante la época lluviosa la abundancia de diásporas carnosas es significativamente distinta al resto de los otros tipos de dispersión en el bosque de *A. religiosa*, autores como Miller (1999) argumentan que esto sucede en algunos ambientes como respuesta a la disponibilidad de agua durante dicha época. No hay que olvidar que los síndromes de dispersión son útiles como una herramienta general de organización y su identificación no es sustituta para un análisis completo de la dispersión (Gentry, 1982).

Las formas de vida de las especies que conforman la lluvia de semillas, también fueron estadísticamente distintas entre los tipos de vegetación, a este respecto podemos decir que en el bosque de *A. religiosa* la forma mejor representada fue la fanerofita dado que el estrato arbustivo es el dominante por el número de especies en dicho tipo de vegetación. En el bosque de *Q. rugosa*, las terofitas fueron las mejor representadas ya que el estrato herbáceo abarca una mayor cobertura que en los otros dos tipos de vegetación. En el bosque de *P. hartwegii*, las diferencias significativas están dadas por la forma de vida criptofita, esto tiene relación con el hecho de que las especies con esta forma de vida han sido favorecidas por factores como los incendios, ya que las plantas que poseen bulbos subterráneos, como los pastos amacollados, dominantes en este tipo de

vegetación, presentan esta estrategia para permanecer en la comunidad ya que sus estructuras subterráneas, sobreviven de esta manera a las altas temperaturas alcanzadas con el incendio (Whelan, 1995; Rzedowski y Rzedowski, 2005).

Al estar representado en la lluvia de semillas de la CRM un 35 % de las especies reportadas para este bosque templado (Ávila-Akerberg 2002; 2004), se puede deducir que no se encontraron diásporas de otras especies en el año de estudio probablemente debido a una escasa producción de semillas durante el tiempo de recolección, o a que su sombra de dispersión no fue cubierta durante el mismo. Aun así, la información generada con el presente trabajo nos permite estimar a esta escala la diversidad vegetal que conforma este lugar, así como la abundancia de los recursos genéticos de las especies ya sean maderables o no maderables cuyo germoplasma está disponible. Los árboles son los componentes estructurales mayores de los ecosistemas forestales (Vargas *et al.*, 2004), por lo tanto, el haber encontrado diásporas de las tres especies arbóreas más importantes en la lluvia de semillas nos habla del potencial para la regeneración natural de estos bosques y de sus constituyentes o eslabones esenciales, como una propiedad del sitio. Su ausencia en la lluvia de semillas representaría un problema grave, pues sin diásporas, las poblaciones de las especies que dependen de la reproducción sexual para su permanencia en la comunidad podrían colapsarse. Por esto, la información de la disponibilidad de semillas es una de las características que deben tomarse en cuenta para estimar el estado de conservación de un bosque.

Es por esto que la disponibilidad de diásporas en la lluvia de semillas representa una característica favorable para los bosques templados de la Cuenca

del río Magdalena, ya que el lugar cuenta con un potencial de regeneración natural *in situ* debido a la existencia de material genético adaptado al mismo, el cual también es importante en términos de reforestación y restauración ecológica.

## **CAPITULO II. BANCO DE SEMILLAS**

La heterogeneidad ambiental varía a diferentes escalas e incluye tanto factores bióticos como abióticos. La luz y el agua son los factores limitantes más importantes en las diferentes fases del ciclo de vida de las plantas, como son la germinación y establecimiento. Esto a su vez determina la composición y estructura de las comunidades vegetales (Thompson y Grime, 1979). Gracias al desarrollo de diversas adaptaciones, las especies pueden responder al ambiente y si dicha adaptación resulta exitosa, se mantienen en un sitio. La latencia y la longevidad de las semillas son ejemplos de dichas adaptaciones. De esta forma las semillas pueden permanecer latentes gracias al desarrollo de estas estrategias adaptativas ya sea en la planta madre o formando parte de lo que conocemos como bancos de semillas en el suelo (Baker, 1989).

Los bancos de semillas son por tanto un reservorio de la comunidad y maximizan la permanencia de las especies en el tiempo y en el espacio (Harper, 1977). El tipo de banco de semillas formado por alguna especie varía de acuerdo con el tiempo que permanecen viables las semillas en él, por esto existen bancos transitorios y bancos persistentes (Bakker *et al.*, 1996). En los bancos transitorios la gran mayoría de las semillas que son producidas en un año no sobrevive a la siguiente temporada de producción y los bancos de semillas persistentes son aquellos en los que la mayoría de las semillas producidas en un un año permanecen viables en el suelo, de manera que su presencia se sobrelapa con las semillas producidas en años posteriores (Baskin y Baskin, 1998). Este tipo de banco ocurre frecuentemente en aquellas especies anuales y en aquellas perennes que pueden tolerar o evadir cambios drásticos en las condiciones

abióticas y por lo tanto pueden sobrevivir en sitios no seguros para su germinación y establecimiento por periodos largos (Forcella, 1984). Los requerimientos para la germinación y/o para el rompimiento de la latencia y la longevidad de las semillas determinan el tipo de banco que se forme. La existencia de un banco de semillas permanente en el suelo es una característica muy importante en ambientes con precipitación impredecible, ya que las semillas se mantienen en “espera” mientras la humedad, temperatura y luz no son favorables para la germinación. De esta forma se distribuye en el tiempo el riesgo de mortalidad y la probabilidad de establecerse en un momento adecuado se incrementa (Guterman, 1993).

Los estudios del banco de semillas son particularmente importantes para entender la regeneración en un sitio ya sea como parte natural del sistema o después de un disturbio antropogénico o natural. La importancia del banco de semillas en la regeneración será diferente dependiendo del ambiente en cuestión y de su grado de perturbación. En las selvas tropicales, por ejemplo, la composición del banco de semillas viable no refleja aquella de la vegetación en pie (Graham y Hopkins, 1990), sin embargo representa una medida de la composición potencial en la sucesión después de eventos como la caída de árboles (Putz y Appanah, 1987) y huracanes (Olsen y Lamb, 1988). En ambientes tropicales convertidos a agrosistemas el 85% del establecimiento de especies leñosas depende del banco de semillas, al menos en etapas tempranas de la sucesión (Putz y Appanah, 1987; Lawton y Putz, 1988).

En regiones templadas y árticas, las especies forman bancos de semillas y la latencia representa la estrategia para evadir las bajas temperaturas durante el invierno, ya que son inadecuadas para el establecimiento de las plántulas

(Thompson, 2000). Por otro lado, se sabe que en estos ambientes, también existen especies de la sucesión tardía, en particular árboles y arbustos que están pobremente representadas en el banco de semillas. En tanto que otras especies del sotobosque producen cantidades moderadas de semillas que permanecen viables por tiempos cortos en el suelo, por lo que no se acumulan en el banco de semillas. En estos ambientes, las especies formadoras de bancos de semillas permanentes son aquellas que logran germinar en claros de bosque y que corresponden por tanto a la sucesión temprana (Pickett y McDonnell, 1989; Grandin y Rydin, 1998 y Grandin, 2001).

Siendo que los bancos de semillas viables del suelo contienen información acerca de la dinámica de la vegetación que puede no ser evidente en la vegetación en pie, su composición nos da información de las comunidades que ocuparon previamente un sitio (Graham y Hopkins, 1990; Hopfensperger, 2007).

Su estudio también provee de información sobre los efectos de la restauración y reforestación en un sitio (Bekker et al., 1997), sobre los efectos de los disturbios (Chambers, 1995), acerca del proceso sucesional (Bossuyt y Hermy, 2004), y sobre la presencia de especies invasoras (Drake, 1998). Estos estudios parten de un común que consiste en analizar la similitud entre la composición florística del banco de semillas y aquella de la vegetación en pie (Hopfensperger, 2007) para entender los mecanismos que intervienen en los cambios en la composición de la comunidad, y describir los patrones en escalas espaciales y temporales que revelan si el banco de semillas dirige la composición de la vegetación o la vegetación dirige la composición del banco de semillas (Henderson *et al.*, 1988). Esta comparación nos revela la resiliencia de una comunidad ante un disturbio y

los mecanismos disponibles para la sucesión (Hopensperger, 2007).

Estudiar el proceso de regeneración de una comunidad a través del banco de semillas es sumamente importante porque también permite evaluar el grado de conservación del sistema.

## **HIPÓTESIS**

Dado que el banco de semillas es uno de los elementos más importantes en la regeneración de un sitio y que es heterogéneo en espacio y tiempo en los bosques templados, se espera observar diferencias significativas en el número de plántulas y en el número de especies, tanto por el gradiente altitudinal como por la temporalidad.

## **OBJETIVOS**

El objetivo general de este capítulo es:

**Caracterizar los patrones espaciales y temporales del banco de semillas del bosque templado de la cuenca alta del Río Magdalena (CRM).**

Como objetivos particulares figuran los siguientes:

**Describir la composición y abundancia del banco de semillas en tres tipos de vegetación del bosque templado de la CRM en la época lluviosa y la seca.**

**Caracterizar el tipo de banco de acuerdo a la dominancia de especies que emergen en cada tipo de vegetación.**

## **MÉTODOS. Muestreo**

Se establecieron tres parcelas experimentales de 100 m × 100 m en tres tipos de vegetación del bosque templado de la CRM: bosque de encino, bosque de oyamel y bosque de pino en los que las especies dominantes son: *Quercus rugosa*-*Q. laurina*, *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii*. Para analizar el banco de semillas de cada parcela, se colectaron al azar y con un nucleador 30 muestras de suelo de los primeros cinco cm de profundidad, cada muestra fue de unos 300 g aproximadamente. Las muestras de cada parcela se reunieron en una muestra compuesta. Estas recolectas se realizaron una en la época seca (febrero del 2008) y otra al final de la época lluviosa (octubre del 2008). Se eliminaron bulbos y demás estructuras perennes, así como rocas, dejándolo lo más limpio posible. El método utilizado para estudiar el banco de semillas fue el de emergencia (conteo e identificación) de las plántulas de las muestras de suelo colectadas y colocadas en charolas que se llevaron a un invernadero (Thompson, 1987). Cada muestra se colocó en charolas de 25 × 15 cm, y 8 cm de profundidad. Estas muestras se mantuvieron en el invernadero de la Facultad de Ciencias con riego periódico. La emergencia de las plántulas fue registrada quincenalmente por un tiempo de 180 días (días de cosecha), hasta que no se observó germinación de más semillas. Las plántulas fueron trasplantadas para permitir su crecimiento y/o floración para así facilitar su posterior identificación.

## **Análisis de la información**

Se realizó un análisis de varianza factorial (ANOVA) con el programa StatSoft, Inc. 2001, con el fin de comparar el número de plántulas y el número de morfo especies en el banco de semillas entre los tres tipos de vegetación y entre épocas

(seca y lluviosa) de recolecta del suelo. Los datos fueron previamente transformados con  $[\ln(x+1)]$  para cumplir los supuestos de normalidad (Zar, 1974).

Por otro lado se calculó la densidad de plántulas en el banco de semillas considerando el área de las 30 charolas que contenían las muestras de suelo, cada una de  $0.15 \times 0.25 \text{ m}^2$ . Esto se realizó dividiendo el número de plántulas total y de cada tipo de vegetación o de cada época entre el valor del área abarcada por las 30 charolas que se mantuvieron en el invernadero. Con los datos de densidad del banco de semillas se realizó también un análisis de varianza factorial (ANOVA) con el programa StatSoft, Inc. 2001, con el fin de conocer si la densidad de plántulas en el banco de semillas presenta diferencias significativas por la época de muestreo del suelo, el tipo de vegetación, la fecha de cosecha de las plántulas y por la interacción de estos factores.

Se calculó el coeficiente de variación para conocer la variabilidad del banco de semillas con la siguiente fórmula:  $cv = s / \bar{x}$  donde  $s$  es la desviación estándar del número de plántulas de las diferentes especies por tipo de vegetación y por época y  $\bar{x}$  es el promedio del número de plántulas por tipo de vegetación y por época. Se calcularon las varianzas del número de plántulas en el banco de semillas en los tipos de vegetación y en las épocas de recolecta. Por medio de una prueba de  $F$  se determinó si existieron diferencias significativas entre los coeficientes de variación de los tipos de vegetación y épocas. Con este fin se transformaron los datos con logaritmo base 10 y se aplicó la siguiente fórmula:  $F = (S^2 \log)_1 / (S^2 \log)_2$ , donde  $S^2$  es la varianza de los logaritmos del número de plántulas (Zar, 1974).

Se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weiner con la siguiente fórmula:  $H'$

=  $-\sum p_i (\ln p_i)$  (Magurran, 1998), donde  $p_i$  es la proporción de plántulas de la especie  $i$  con respecto al total de las plántulas, es decir la abundancia relativa de la especie  $i$ , que se calcula de la siguiente manera:  $n_i/N$ ,  $n_i$  es el número de plántulas de la especie  $i$  y  $N$  es el número de todas las plántulas de todas las especies. De esta forma, el índice contempla el número de especies de plántulas en cada tipo de vegetación y época, así como la cantidad relativa de plántulas de cada una de esas especies. Se realizó una prueba de  $t$  para discernir si existen diferencias significativas entre los valores del índice de diversidad de los tipos de vegetación y épocas. Para esto se calcularon previamente las varianzas de cada índice de diversidad a través de la siguiente fórmula:

$$S^2H'_1 = \frac{\sum f_i \log^2 f_i - (\sum f_i \log f_i)^2 / n}{n^2}$$

Dónde  $f_i$  es el número de plántulas de cada especie,  $n$  es el total de plántulas de todas las especies en un tipo de vegetación y/o sitio.

Posteriormente se calculó la diferencia entre varianzas a través de la siguiente fórmula:

$$SH'_1 - SH'_2 = \sqrt{SH'_1 + SH'_2}$$

Después se calculó el valor de  $t$

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{SH'_1 - SH'_2}$$

y los grados de libertad para comparar el valor de  $t$  calculada y el de  $t$  de tablas

$$v = \frac{\frac{(S^2H'_1 + S^2H'_2)^2}{(S^2H'_1) + (S^2H'_2)}}{n_1 + n_2}$$

Asumimos que a un  $\alpha = 0.05$ , siempre que el valor de  $t$  calculada sea mayor a  $t$  de tablas se rechaza la hipótesis nula ( $H_0$ ) y por lo tanto existen diferencias significativas entre los índices de diversidad de los dos elementos de una

comparación (Zar, 1974).

También se calculó el índice de dominancia de Berger-Parker ( $d = N_{\max} / N$ ) por tipo de vegetación y por época, donde  $N_{\max}$  es el número de plántulas de la especie más abundante y  $N$  es el número total de plántulas de todas las especies presentes en el banco de semillas.

Para comparar la composición de especies se calculó el índice de similitud de Sørensen ( $C_s = 2j / (a + b)$ ) entre épocas, así como entre tipos de vegetación, donde  $j$  es el número de especies encontradas en ambos sitios (compartidas),  $a$  es el número de especies en el sitio A y  $b$  es el número de especies en el sitio B (Magurran, 1998).

Las especies que emergieron del banco de semillas fueron categorizadas en formas, ciclo de vida y formas de crecimiento para realizar análisis comparativos entre tipos de vegetación y épocas.

Se comparó la distribución del número de plántulas y del número de especies del banco de semillas por forma de vida y forma de crecimiento entre tipos de vegetación y entre épocas de recolecta del suelo a través de pruebas de  $\chi^2 = (o - e)^2 / e$ , donde  $o$  = frecuencias observadas,  $e$  = frecuencias esperadas. Cuando se observaron diferencias significativas se calcularon las varianzas y los residuos ajustados de Haberman para identificar en cual forma de vida o en cual forma de crecimiento se ubicaron dichas diferencias. Cada residuo de Haberman se calculó como el cociente de cada residuo estándar entre la raíz de la varianza (C. Martorell com. pers.).

## **RESULTADOS**

### *Número de plántulas en el banco de semillas*

Se observó la emergencia de 725 plántulas de 39 especies en el banco de semillas del bosque templado de la Cuenca del río Magdalena. Por época de recolecta del suelo, se cuantificaron 222 plántulas de 38 especies durante la seca. De la recolecta realizada durante la época lluviosa emergieron 503 plántulas de 38 especies.

Para la recolecta de la época seca, los bosques de *Q. rugosa* y de *P. hartwegii* presentaron un mayor número de plántulas y de especies a los 105 días de cosecha, mientras que para el banco de semillas del bosque de *A. religiosa*, la mayor emergencia de plántulas se registró a los 135 días de cosecha, con un máximo en el número de especies a los 165 días de cosecha (Figura 1a y 1b).

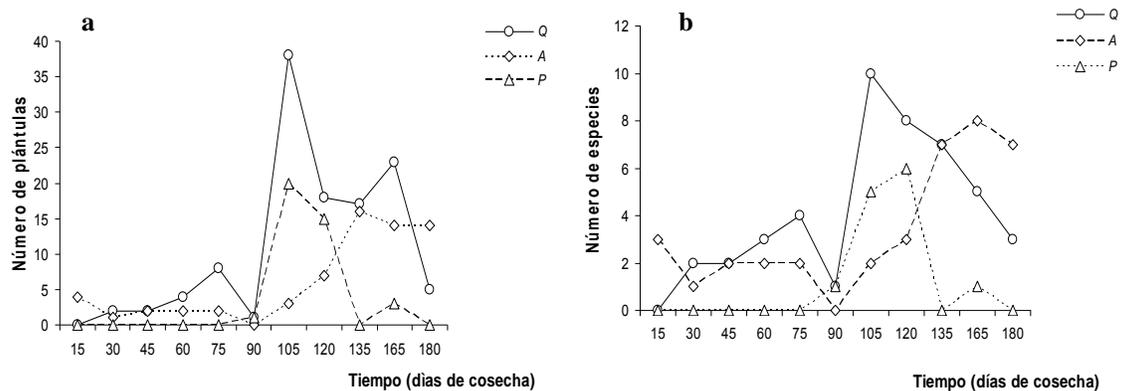


Figura 1.- Se presenta (a) el número de plántulas y (b) el número de especies (ejes de las ordenadas) en el banco de semillas de la época seca en 30 charolas de suelo colectado en los tres tipos de vegetación presentes en la CRM y mantenidas durante durante 180 días en el invernadero (eje de las abscisas). Q = bosque de *Q. rugosa*, A = bosque de *A. religiosa*, P = bosque de *P. hartwegii*.

Para la colecta de suelo realizada durante la época lluviosa, la mayor emergencia de plántulas del banco de semillas se registró a los 105 días para los bosques de *Q. rugosa* y de *P. hartwegii*, mientras que el mayor número de plántulas para el bosque de *A. religiosa* se observó en el día 165.

El número de especies por día de cosecha alcanzó su mayor valor en el banco de

semillas del bosque de *Q. rugosa* a los 120 días de cosecha, a los 105 días en el banco de *P. hartwegii*, y a los 165 días en el de *A. religiosa*, siendo este último el del mayor valor (Figura 2a y 2b).

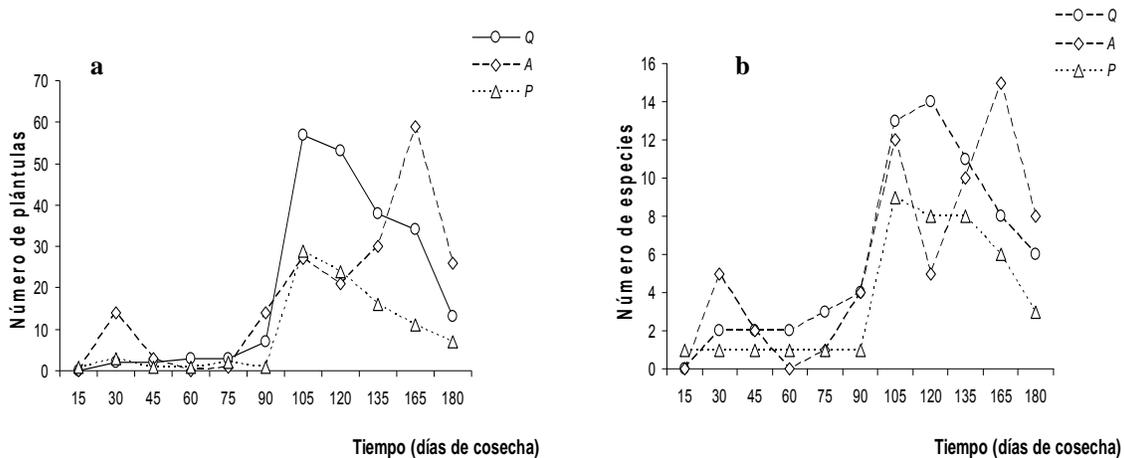


Figura 2.- Se presenta (a) el número de plántulas y (b) el número de especies (ejes de las ordenadas) en el banco de semillas de la época lluviosa en 30 charolas de suelo colectado en los tres tipos de vegetación presentes en la CRM y mantenidas durante durante 180 días en el invernadero (eje de las abscisas). Q = bosque de *Q. rugosa*, A = bosque de *A. religiosa*, P = bosque de *P. hartwegii*.

Los números de plántulas por tipo de vegetación fueron los siguientes: el banco de semillas del bosque de *Q. rugosa* presentó 330, el de *A. religiosa* 260, y el de *P. hartwegii* 135. Por épocas, el banco de semillas del suelo colectado en la seca presentó 118 plántulas para el bosque de *Q. rugosa*, mientras que 212 plántulas emergieron de la colecta realizada en la época lluviosa. El banco de semillas de *A. religiosa* presentó un valor de 65 plántulas en la época seca y 195 en la lluviosa. El de *P. hartwegii* tuvo 39 plántulas en la época seca y 96 en la lluviosa.

Las tendencias del logaritmo natural del número promedio de plántulas se observan en la figura 3a y 3b.

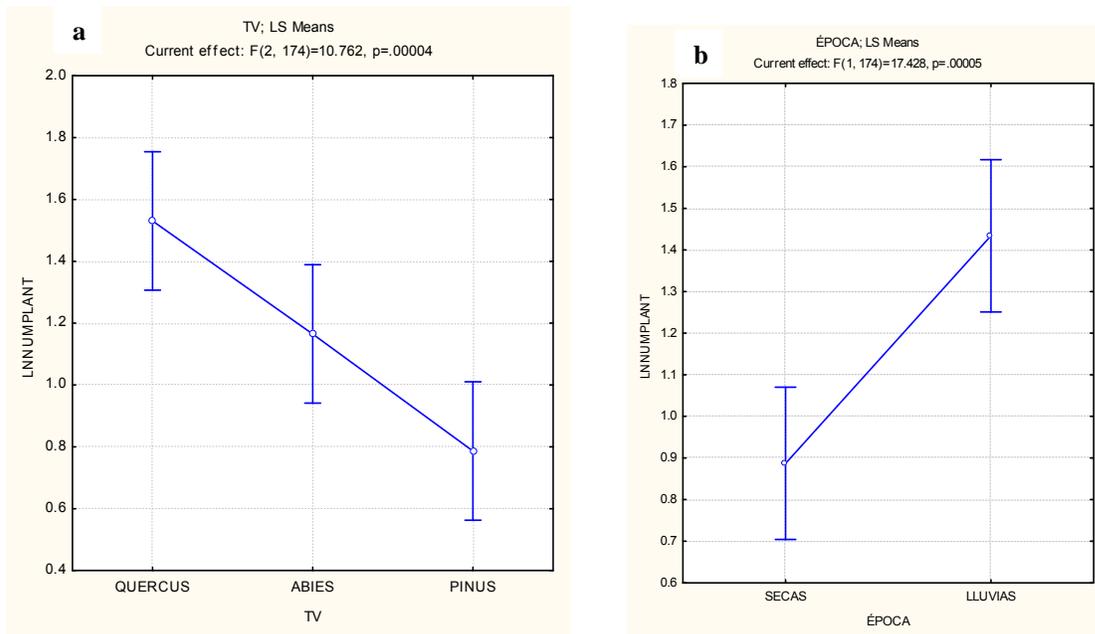


Figura 3.- Tendencia del logaritmo natural del número de plántulas en el banco de semillas de la CRM en (a) los tres tipos de vegetación y (b) en las dos épocas de muestreo de las 30 muestras de suelo. QUERCUS = bosque de *Q. rugosa*, ABIES = bosque de *A. religiosa*, PINUS = bosque de *P. hartwegii*.

El análisis de varianza factorial mostró diferencias significativas en el número de plántulas entre los tres tipos de vegetación ( $F_{2, 174} = 10.76$ ,  $p = 0.0004$ ), y entre los muestreos del banco de semillas correspondientes a la época seca y a la época lluviosa ( $F_{1, 174} = 17.42$ ,  $p = 0.00005$ ). La interacción de estas variables no mostró un efecto significativo sobre el número de plántulas en el banco de semillas ( $F_{2, 174} = 0.9866$ ,  $p = 0.37$ ).

Dado que se detectaron diferencias significativas en el número de plántulas por el tipo de vegetación y por la época de muestreo del suelo, se realizaron las siguientes pruebas de Tukey (Figura 4a y 4b), cuyas figuras muestran a los bosques de *Q. rugosa* y de *A. religiosa* como los del mayor valor promedio del número de plántulas y en un mismo grupo. Dicho grupo fué significativamente mayor al del bosque de *P. hartwegii* (Figura 4a). Por época de

muestreo del suelo, Tukey mostró la formación de dos grupos distintos, en los cuales el de la época lluviosa presentó el mayor valor (Figura 4b).

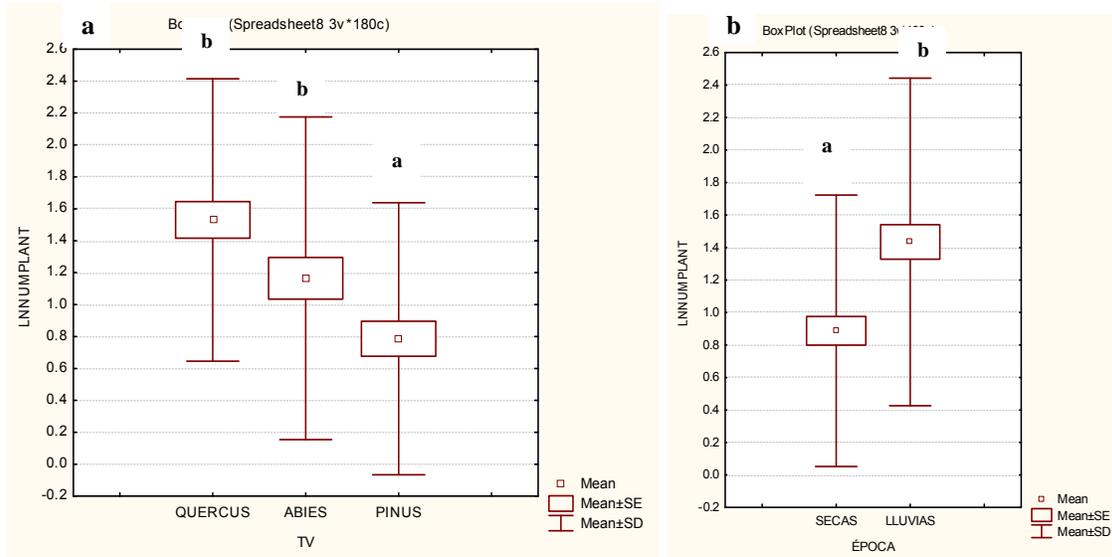


Figura 4.- Resultado de las pruebas de Tukey para el promedio ( $\pm$  Std dev) de plántulas en el banco de semillas por (a) el factor tipo de vegetación y (b) época del año, que emergieron de 30 muestras de suelo de tres tipos de vegetación de la CRM. QUERCUS = bosque de *Q. rugosa*, ABIES = bosque de *A. religiosa*, PINUS = bosque de *P. hartwegii*.

Dentro de cada tipo de vegetación también se observaron diferencias significativas por los factores época y por el día de cosecha en el número promedio de plántulas emergidas (Figura 5).

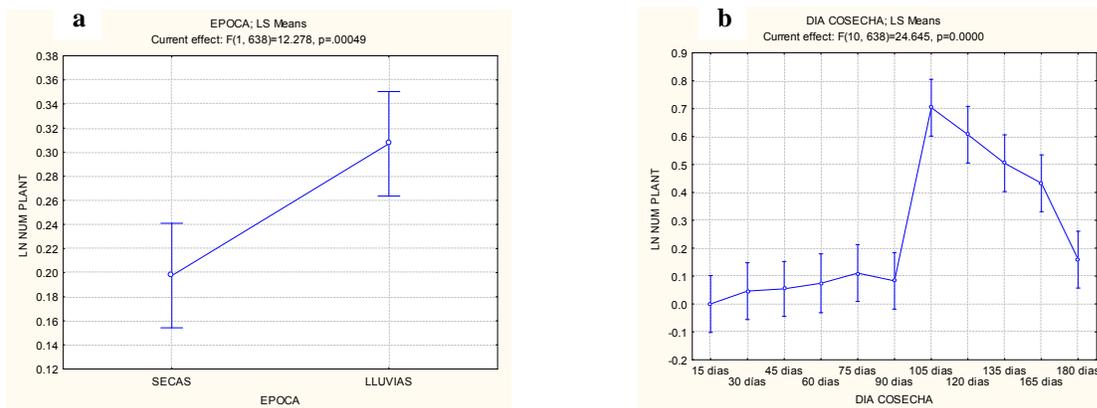


Figura 5.- Tendencia del logaritmo natural del número promedio de plántulas en el banco de semillas de la CRM en (a) las dos épocas de colecta del suelo y (b) en las once fechas de cosecha de las plántulas emergidas de 30 muestras de suelo para el bosque de *Q. rugosa*.

Se observaron diferencias significativas en el número de plántulas del banco de semillas del bosque de *Q. rugosa* entre las épocas de colecta del suelo ( $F_{1, 638} = 12.27$ ,  $p = 0.00049$ ), y entre las fechas de cosecha ( $F_{10, 638} = 24.64$ ,  $p < 0.001$ ). Asimismo la interacción de estas variables también mostró un efecto significativo sobre el número de plántulas en el banco de semillas ( $F_{10, 638} = 2.58$ ,  $p = 0.004$ ).

Las pruebas de Tukey indicaron la presencia de dos grupos distintos de acuerdo con la época de muestreo del suelo, de los cuales, el correspondiente a realizado en la época lluviosa presentó el mayor valor (Figura 6a) y de tres grupos de acuerdo con la fecha de cosecha, de los cuales el correspondiente a los 105 días presentó el mayor valor en el número de plántulas (Figura 6b).

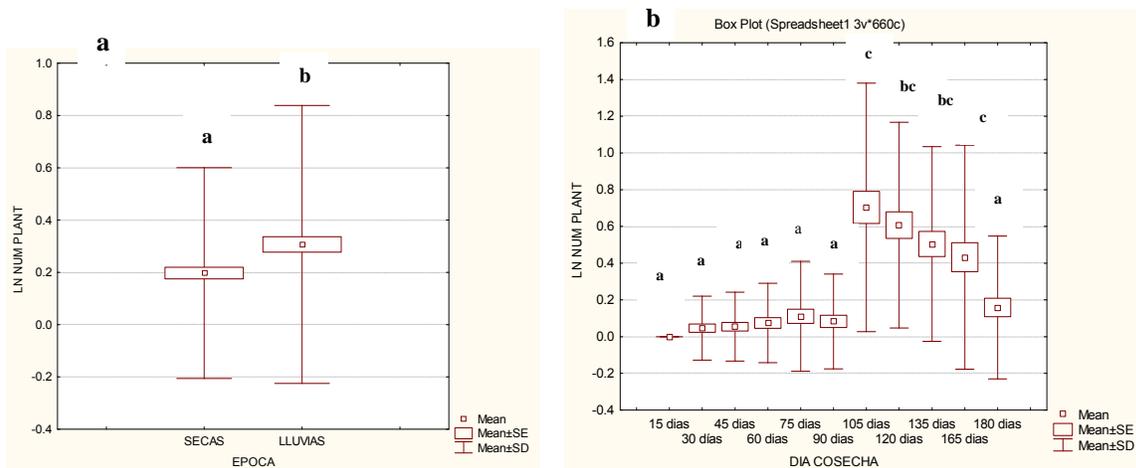


Figura 6.- Resultado de las pruebas de Tukey para (a) la época de colecta del suelo y (b) fecha de cosecha en el número promedio de plántulas ( $\pm$  Std dev) que emergieron del banco de semillas de 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *Q. rugosa*.

Para la interacción de las variables época de colecta y día de cosecha, la prueba de Tukey mostró la presencia de seis grupos, de los cuales las cosechas correspondientes a los 105 y a los 120 días de la época lluviosa fueron los más altos en los promedios de plántulas.

En el caso del bosque de *A. religiosa*, se observaron diferencias

significativas en el número de plántulas del banco de semillas por los factores época de colecta del suelo y fecha de cosecha. Las tendencias de la variable de respuesta por ambos factores se observan en la figura 7.

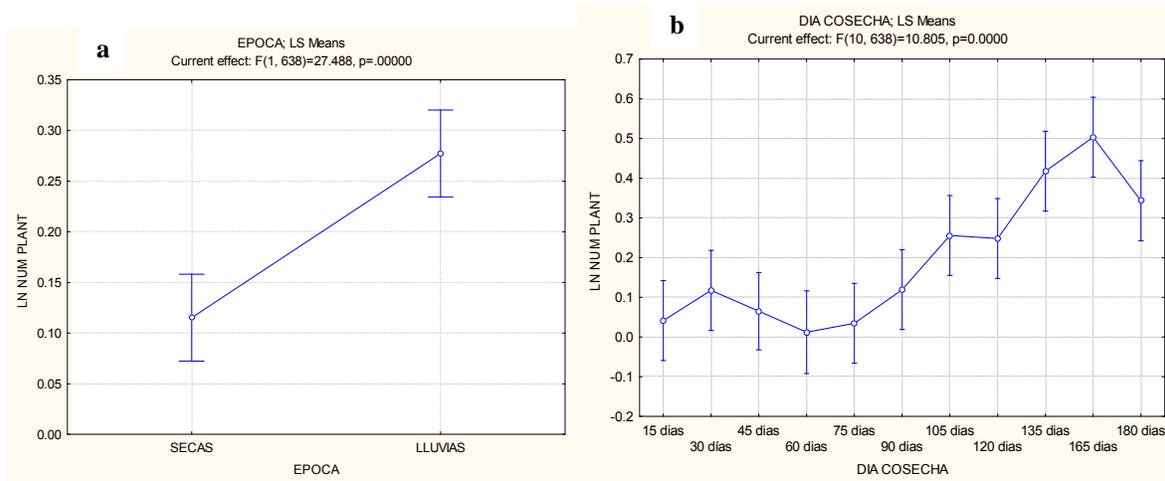


Figura 7.- Tendencias del logaritmo natural del número promedio de plántulas en el banco de semillas de la CRM en (a) las dos épocas de colecta del suelo y en (b) las once fechas de cosecha de las plántulas en 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *A. religiosa*.

Los valores de F para el número promedio de plántulas en el banco de semillas del bosque de *A. religiosa* se comportaron de la siguiente manera:  $F_{1, 638} = 27.48$ ,  $p < 0.001$  para el factor época de colecta y  $F_{10, 638} = 10.80$ ,  $p < 0.001$  para el factor fecha de cosecha. La interacción de estas variables también fue significativa:  $F_{10, 638} = 3.40$ ,  $p = 0.00024$ .

Las pruebas de Tukey mostraron la presencia de dos grupos de acuerdo con el promedio del número de plántulas, de los cuales, el correspondiente al muestreo de la época lluviosa presentó el mayor valor (Figura 8a). Se observaron siete grupos diferentes en el número promedio de plántulas por la variable fecha de cosecha, siendo el mayor el correspondiente a los 165 días (Figura 8b).

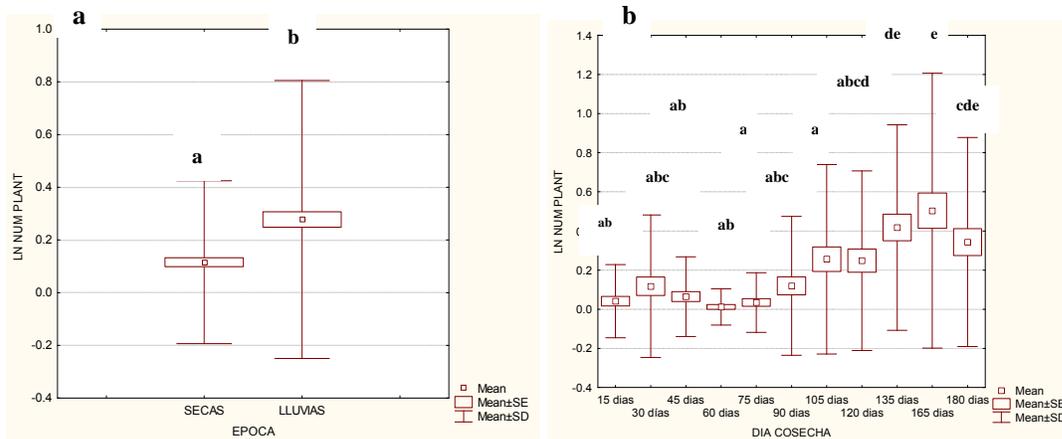


Figura 8.- Resultados de las pruebas de Tukey para el número promedio de plántulas ( $\pm$  Std dev) en (a) la época de colecta de suelo y en (b) día de cosecha en la emergencia de plántulas del banco de semillas de 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *A. religiosa*.

La prueba de Tukey para la interacción de las variables mostró la presencia de seis grupos, de los cuales los de mayor valor correspondieron a los 135 y a los 165 días de cosecha, ambos correspondientes a la colecta de suelo de la época lluviosa. El banco de semillas del bosque de *P. hartwegii* mostró también diferencias en el número de plántulas por los factores época de colecta del suelo y días de cosecha, las tendencias del logaritmo natural de la variable de respuesta se comportaron como se observa en la figura 9.

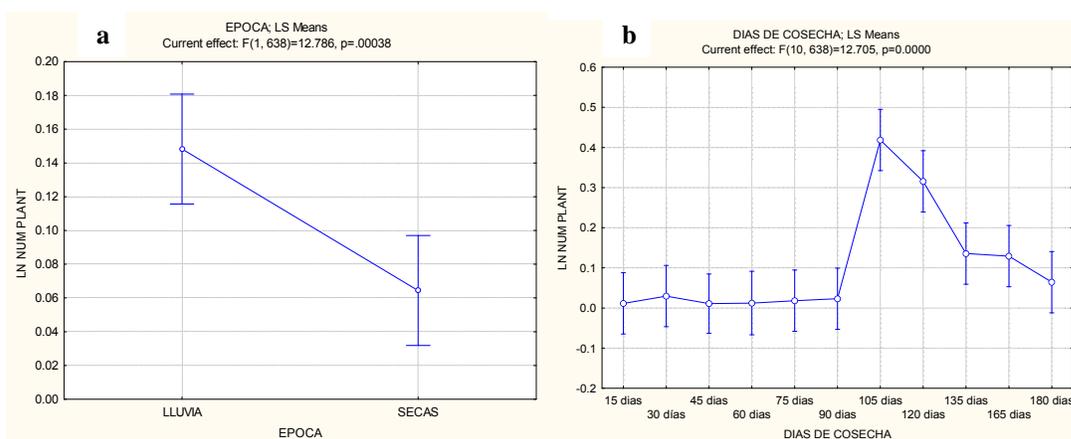


Figura 9.- Tendencias del logaritmo natural del número promedio de plántulas en el banco de semillas de la CRM en (a) las dos épocas de colecta del suelo y en (b) las once fechas de cosecha de las plántulas en 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *P. hartwegii*.

El análisis de varianza mostró los siguientes valores del estadístico para el factor época de colecta del suelo  $F_{1, 638} = 12.78$ ,  $p = 0.0003$ . Para el factor día de cosecha se observó un valor de  $F_{10, 638} = 12.705$ ,  $p < 0.001$ . Sin embargo, la interacción de ambas no resultó significativa  $F_{10, 638} = 1.09$ ,  $p = 0.36$ .

Las pruebas de Tukey mostraron la presencia de dos grupos distintos en el número de plántulas por la época de colecta del suelo, de los cuales el correspondiente a la época lluviosa presentó el mayor valor (Figura 10a). Se observaron dos grupos en la abundancia de plántulas de acuerdo con la fecha de cosecha (Figura 10b) de los cuales los de los 120 y los 105 días de cosecha mostraron los mayores valores.

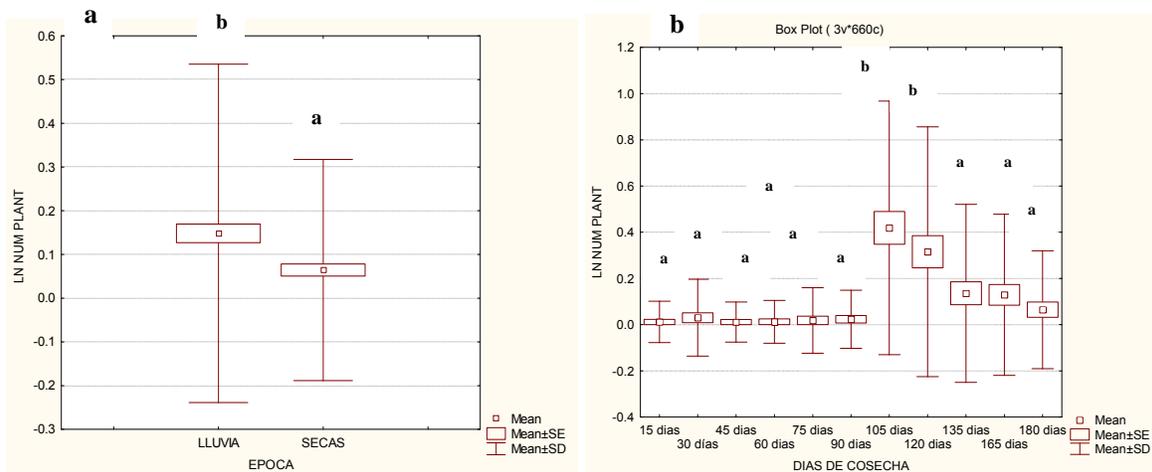


Figura 10.- Resultados de las pruebas de Tukey para el número promedio de plántulas ( $\pm$  Std dev) emergidas en (a) época de colecta de suelo y en (b) día de cosecha en la emergencia de plántulas del banco de semillas de 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *P. hartwegii*.

### Número de especies en el banco de semillas

Del banco de semillas del bosque templado de la CRM emergieron 39 especies en total. Por tipo de vegetación, el bosque de *Q. rugosa* presentó 21 especies en total, con 18 especies durante la época seca y 19 durante la lluviosa. El bosque de *A.*

*religiosa* presentó 31 especies, 23 de ellas presentes durante la época seca y 29 durante la lluviosa. Por último, del bosque de *P. hartwegii* emergieron 14 especies, 11 emergieron del suelo colectado en la época seca y 14 de la lluviosa.

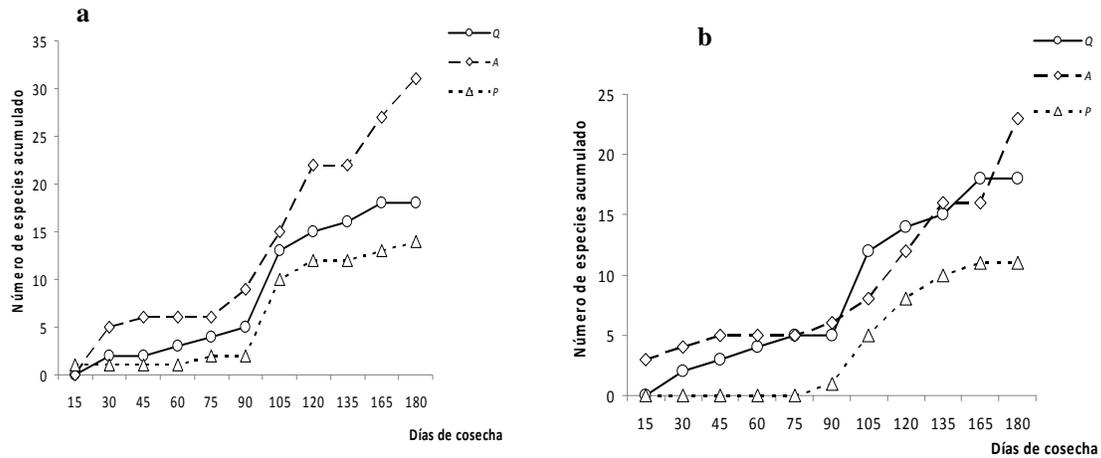


Figura 11.- Número de especies acumulado encontrado para 30 muestras del banco de semillas en tres tipos de vegetación Q= bosque de *Q. rugosa*, A. = bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii* y en dos épocas de recolecta del suelo (a) lluviosa y (b) seca.

Las curvas de especies acumuladas (11a y 11b) mostraron que para todos los tipos de vegetación en ambas épocas, el incremento en el número de especies de plántulas emergidas del banco de semillas fue notorio a partir de los 105 días de cosecha. A partir de esta fecha para todos los tipos de vegetación ocurrió un incremento gradual en el número de especies hasta estabilizarse en los 180 días. Sin embargo, para el bosque de *A. religiosa* se detectaron dos pulsos importantes en la emergencia de especies en el banco, para la época seca el más grande ocurrió entre los 165 y los 180 días, con la emergencia de 7 especies nuevas. Para la recolecta de suelo de la época lluviosa, el primer pulso de emergencia de especies ocurrió a los 105 días, el segundo después de los 135 días y el tercero después de los 165 días.

El análisis de varianza factorial mostró que existe un efecto significativo en el número promedio de especies del banco de semillas por el factor tipo de vegetación (Figura 12a) y por el factor época de colecta del suelo (Figura 12b).

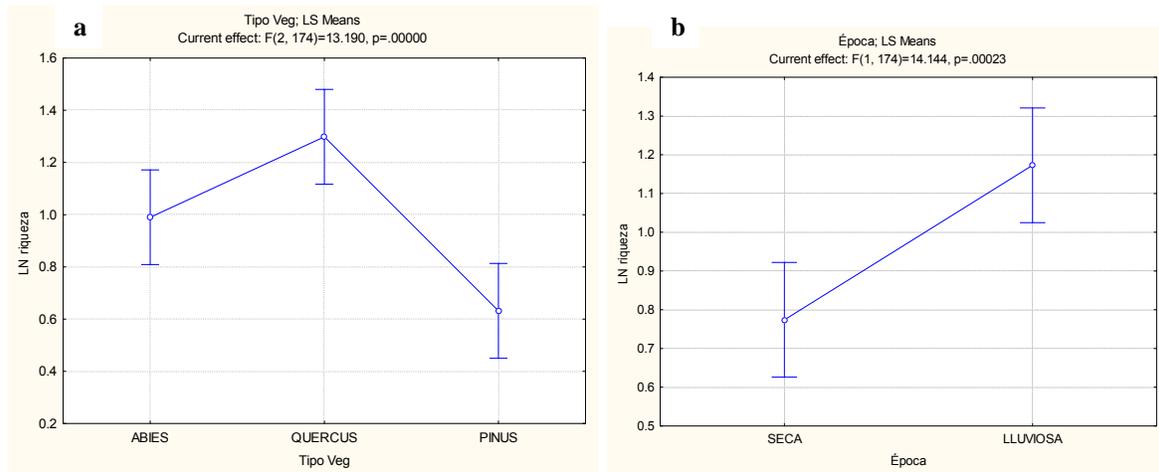


Figura 12.- Tendencias del logaritmo natural del número promedio de especies en el banco de semillas de la CRM en (a) los tres tipos de vegetación y en (b) las dos épocas de colecta del suelo ABIES= *A. religiosa*, QUERCUS= *Q. rugosa*, PINUS= *P. hartwegii*.

El número promedio de especies en el banco de semillas mostró diferencias significativas por el tipo de vegetación ( $F_{2, 174} = 13.19, p < 0.001$ ). El factor época también fue significativo ( $F_{1, 174} = 14.14, p = 0.00023$ ). Como ya se mencionó la interacción de estos factores no fue significativa ( $F_{2, 174} = 1.7, p = 0.18$ ).

La prueba de Tukey mostró que el bosque de *A. religiosa* y el de *Q. rugosa* presentaron los mayores valores del número promedio de especies y formaron un mismo grupo (Figura 13a). El bosque de *P. hartwegii* formó un grupo aparte y con el menor valor promedio del número de especies de plántulas. Por otro lado, la colecta de suelo correspondiente a la época lluviosa formó un grupo distinto y de mayor valor que el de la época seca (Figura 13b).

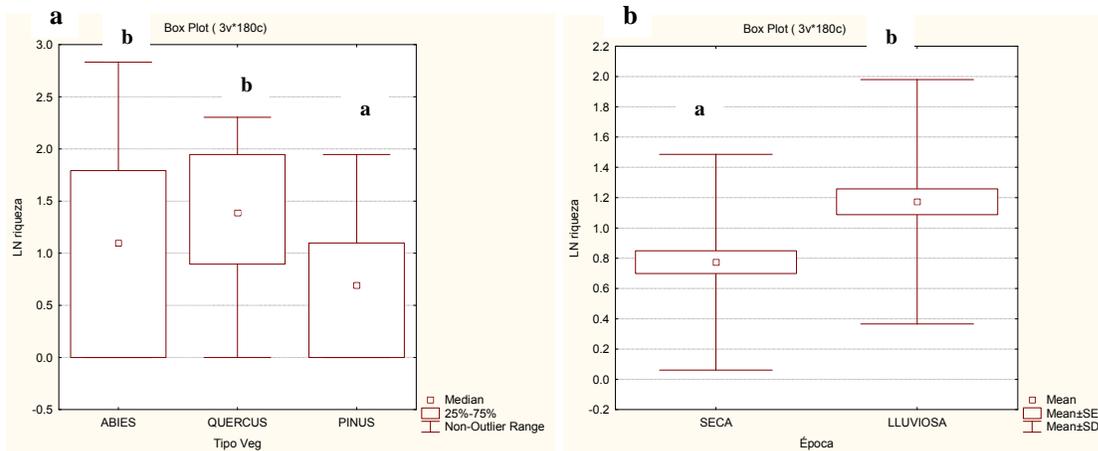


Figura 13.- Resultados de las pruebas de Tukey para el efecto de (a) el tipo de vegetación y de (b) la época de colecta del suelo sobre el número promedio ( $\pm$  Std dev) de especies presentes en el banco de semillas de 30 muestras de suelo de la CRM. ABIES= bosque de *A. religiosa*, QUERCUS= bosque de *Q. rugosa*, PINUS= bosque de *P. hartwegii*.

Durante el tiempo de emergencia de las plántulas del banco de semillas (días de cosecha), el número de especies mostró diferentes tendencias tanto en el tiempo como en la época de colecta del suelo en cada tipo de vegetación.

Para el bosque de *Q. rugosa* la época de colecta del suelo (Figura 14a) y el día de cosecha tuvieron efectos significativos sobre el número promedio de morfo especies de plántulas del banco de semillas (Figura 14b). La interacción de ambas variables también mostró un efecto significativo en la variable de respuesta.

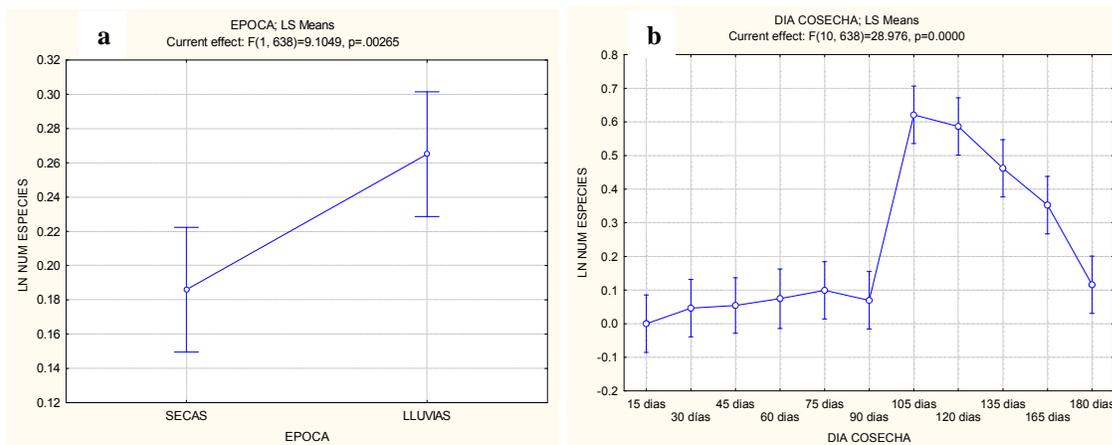


Figura 14.- Tendencias del logaritmo natural del número de especies de plántulas en el banco de semillas de la CRM en (a) las dos épocas de colecta del suelo y en (b) durante los días de emergencia de las plántulas en el bosque de *Q. rugosa*.

El factor época fue significativo ( $F_{1, 638} = 9.1, p = 0.0026$ ), así como el día de cosecha ( $F_{10, 638} = 28.97, p < 0.001$ ). La interacción de ambos mostró también un efecto significativo en el bosque de *Q. rugosa* ( $F_{10, 638} = 2.98, p = 0.0018$ ).

Las pruebas de Tukey mostraron a las épocas de colecta como dos grupos diferentes, de los cuales el de la época lluviosa presentó el mayor valor (Figura 15a). Las fechas de cosecha conformaron cuatro grupos, de los cuales el correspondiente a los 105 días presentó el mayor valor promedio de morfo especies de plántulas en el banco de semillas del bosque de *Q. rugosa* (Figura 15b).

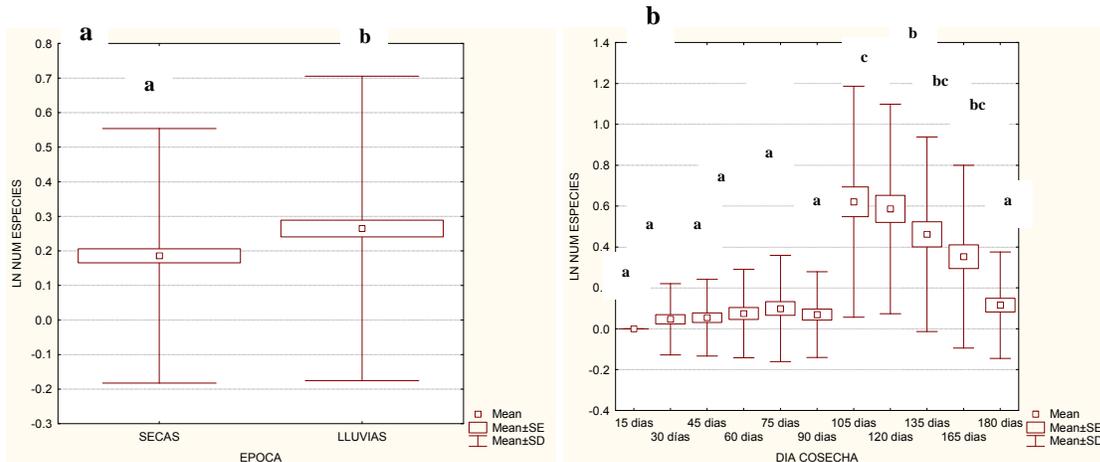


Figura 15.- Resultados de las pruebas de Tukey para el número promedio ( $\pm$  Std dev) de especies de plántulas en (a) las dos épocas de colecta del suelo y (b) durante los once días de cosecha de las plántulas en el banco de semillas de 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *Q. rugosa*.

La interacción de las variables a través de la prueba de Tukey mostró 10 grupos, de los cuales el de la época lluviosa y el de los 120 días de cosecha fue el que presentó el mayor valor promedio del número de especies de plántulas del banco de semillas en el bosque de *Q. rugosa*. La época de colecta del suelo y el tiempo de emergencia de las plántulas (día de cosecha) tuvieron un efecto significativo sobre el número promedio de morfo especies de plántulas en el banco de semillas

del bosque de *A. religiosa* (Figura 16a y 16b).

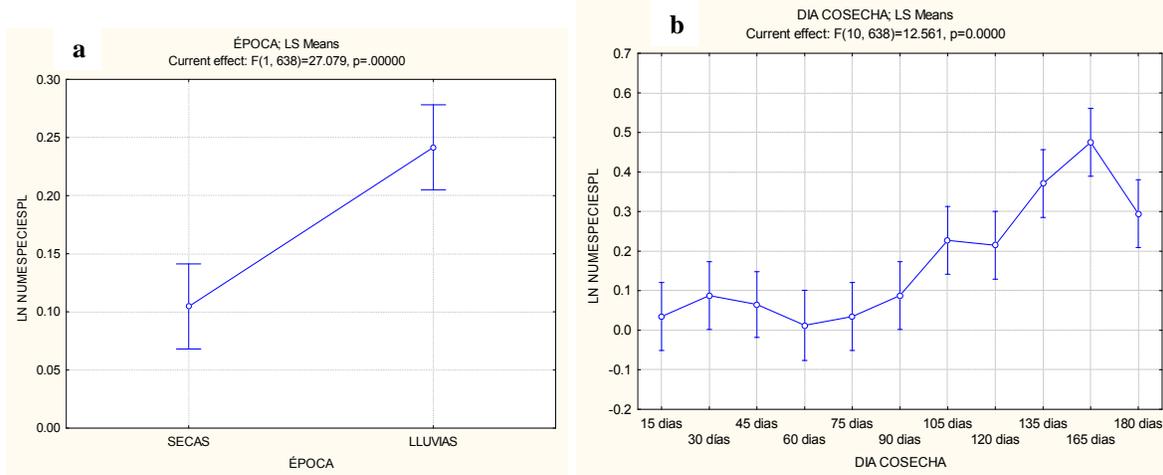


Figura 16- Tendencias del logaritmo natural del número de especies de plántulas en el banco de semillas de la CRM en (a) las dos épocas de colecta del suelo y (b) durante los días de emergencia de las plántulas en el bosque de *A. religiosa*.

El análisis de varianza mostró que la época de colecta de suelo en el bosque de *A. religiosa*, el día de cosecha y la interacción de ambos tuvieron un efecto significativo ( $F_{1, 638} = 27.07$ ,  $p < 0.001$ ,  $F_{10, 638} = 12.56$ ,  $p < 0.001$  y  $F_{10, 638} = 3.97$ ,  $p = 0.000027$ , respectivamente).

La prueba de Tukey mostró la presencia de dos grupos diferentes por el número promedio de morfoespecies de plántulas en el banco de semillas de las dos épocas de colecta del suelo, siendo el de la época lluviosa el grupo con el mayor valor (Figura 17a). La figura 17b muestra los cinco grupos distintos en el número promedio de especies del banco de semillas por el factor fecha de cosecha, a los 165 días se alcanzó el mayor valor.

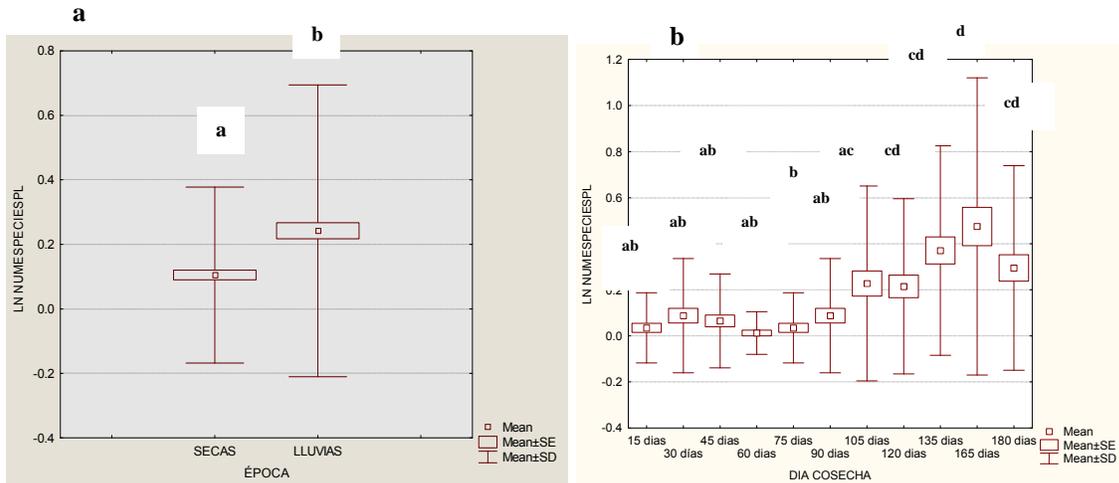


Figura 17- Resultado de las pruebas de Tukey para el número promedio de especies ( $\pm$  Std dev) de plántulas en (a) las dos épocas de colecta del suelo y (b) durante los once días de cosecha de las plántulas en el banco de semillas de 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *A. religiosa*.

Se observaron siete grupos distintos en la prueba de Tukey para la interacción de las variables. Siendo el grupo correspondiente a la época lluviosa y al día de cosecha 165, los de mayor valor promedio del número de especies de plántulas.

El bosque de *P. hartwegii* también presentó diferencias significativas en su número de morfo especies de plántulas por los factores época de colecta del suelo y por su tiempo de emergencia (día de cosecha). Las figuras 18a y 18b muestran las tendencias de la variable de respuesta por dichos factores.

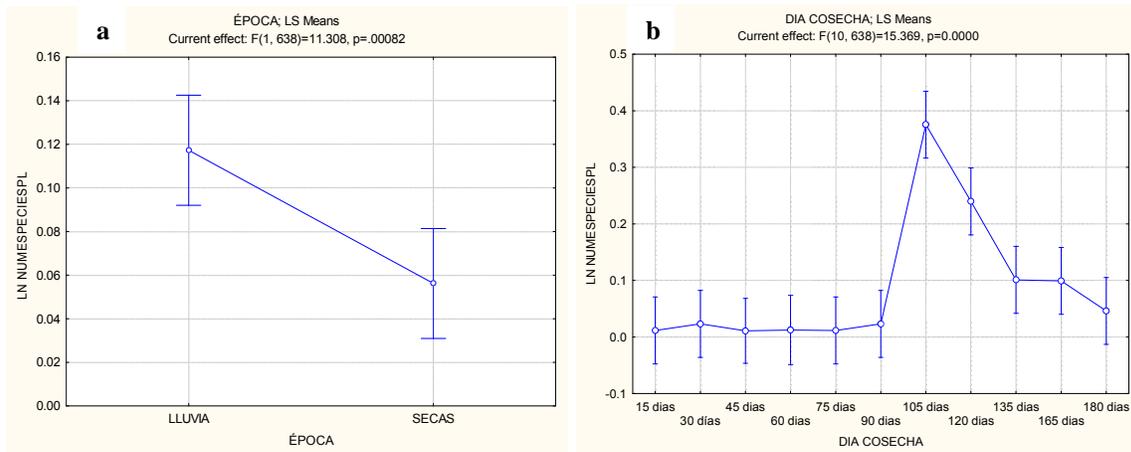


Figura 18.- Tendencias del logaritmo natural del número de especies de plántulas en el banco de semillas de la CRM en (a) las dos épocas de colecta del suelo y (b) durante los días de emergencia de las plántulas en el bosque de *P. hartwegii*.

El análisis de varianza mostró que la época de colecta de suelo en el bosque de *P. hartwegii* y el día de cosecha tuvieron un efecto significativo ( $F_{1, 638} = 11.30$ ,  $p = 0.00082$ ,  $F_{10, 638} = 15.36$ ,  $p < 0.001$  respectivamente). La interacción de ambos no fue significativa ( $F_{10, 638} = 1.11$ ,  $p = 0.35$ ).

Las pruebas de Tukey realizadas mostraron los mayores valores promedio de especies de plántulas del banco de semillas del bosque de *P. hartwegii* para la época lluviosa (Figura 19a) grupo distinto al de la época seca. Para los días de cosecha se observaron dos grupos distintos, de los cuales los de los días de cosecha 135 y 165 (Figura 19b) fueron los mayores.

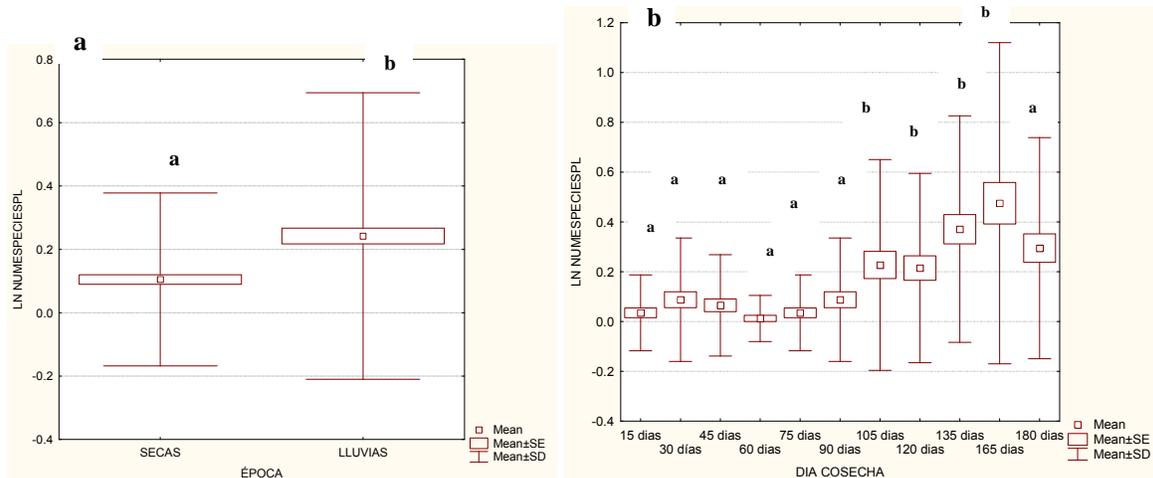


Figura 19- Resultado de las pruebas de Tukey para el número promedio de especies ( $\pm$  Std dev) en (a) las dos épocas de colecta del suelo y (b) durante los once días de cosecha de las plántulas en el banco de semillas en 30 muestras de suelo procedentes del bosque de *P. hartwegii*.

### Densidad de plántulas en el banco de semillas

La densidad de plántulas para el bosque templado de la CRM es de 214 plántulas  $m^{-2}$ . Para el bosque de *Q. rugosa*: 293 plántulas  $m^{-2}$ , para el bosque de *A. religiosa*: 231 plántulas  $m^{-2}$  y para el de *P. hartwegii*: 120 plántulas  $m^{-2}$ . Por época de muestreo del suelo se observó una densidad de 197 plántulas  $m^{-2}$  para la seca, mientras que 447 plántulas  $m^{-2}$  emergieron para la lluviosa.

El análisis de varianza mostró que el tipo de vegetación y la época tuvieron un efecto significativo sobre la densidad de plántulas del banco de semillas (Figura 20a y 20b). La interacción de los factores no fue significativa para la variable de respuesta.

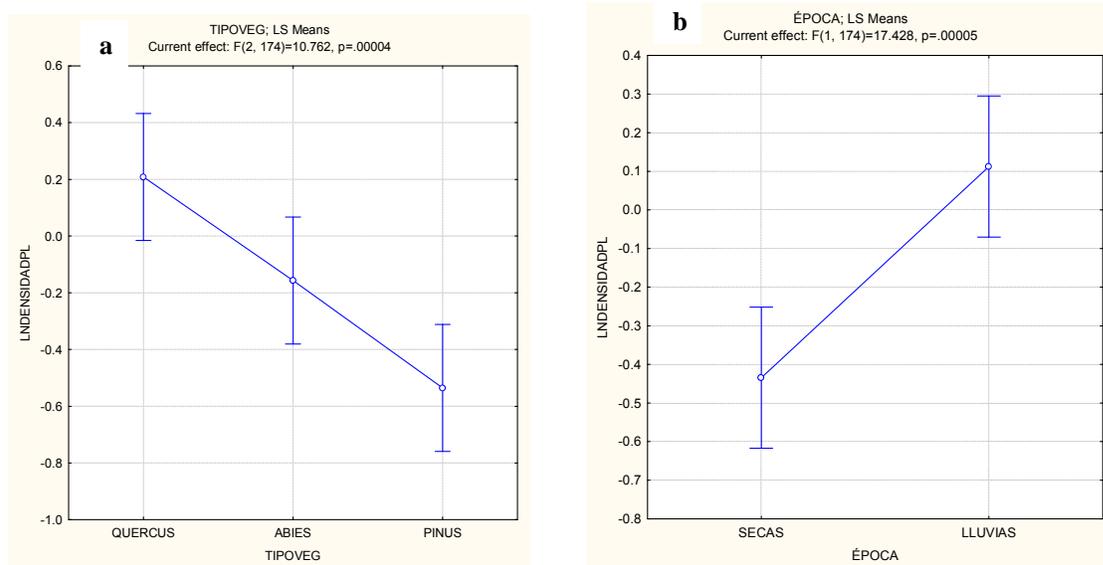


Figura 20- Tendencias de la densidad promedio de plántulas (LN) en (a) los tres tipos de vegetación y (b) en las dos épocas de colecta del banco de semillas del bosque templado de la CRM. QUERCUS= bosque de *Q. rugosa*, ABIES= bosque de *A. religiosa*, PINUS= bosque de *P. hartwegii*.

El análisis de varianza mostró que el tipo de vegetación tuvo un efecto significativo sobre la densidad promedio de plántulas del banco de semillas  $F_{2, 174} = 10.76$ ,  $p = 0.00004$ , así como la época  $F_{1, 174} = 17.42$ ,  $p < 0.00005$ . La interacción de ambos no fue significativa  $F_{2, 174} = 0.9865$ ,  $p = 0.37$ .

Las pruebas de Tukey indicaron la presencia de dos grupos en la densidad de plántulas del banco de semillas en los tipos de vegetación, de los cuales los bosques de *Q. rugosa* y de *A. religiosa* conformaron un mismo grupo con mayores valores al del grupo del bosque de *P. hartwegii* (Figura 21a). Las dos épocas de colecta del suelo formaron dos grupos distintos, de los cuales el correspondiente a

la lluviosa mostró el mayor valor promedio de la densidad de plántulas del bosque templado de la CRM (Figura 21b).

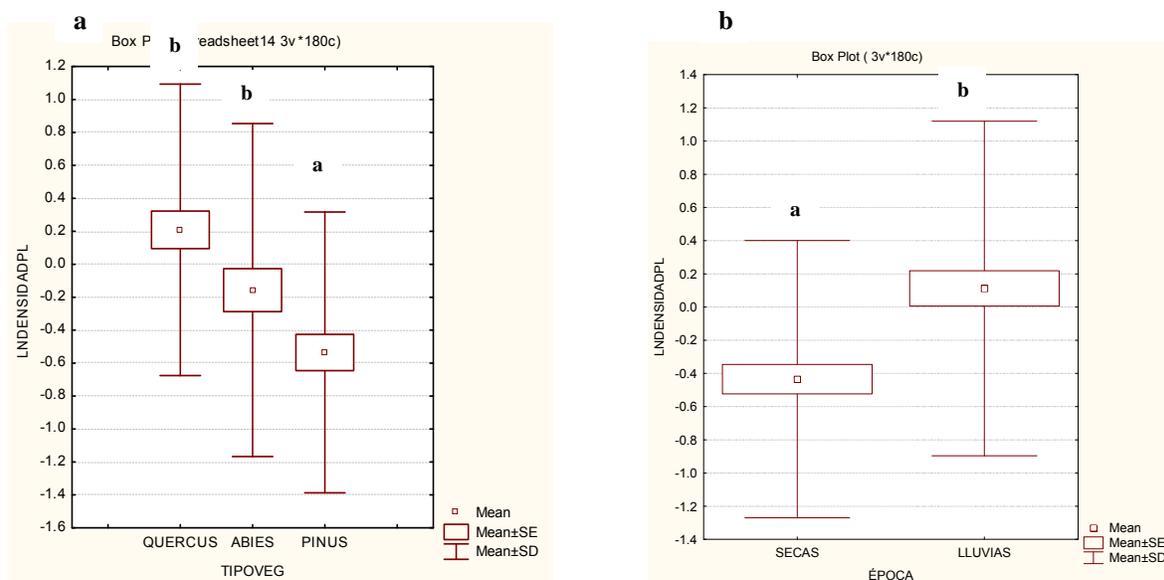


Figura 21- Resultado de las pruebas de Tukey para la densidad promedio de plántulas ( $\pm$  Std dev) del banco de semillas de 30 muestras de suelo de los tres tipos de vegetación bajo estudio (a) y (b) en las dos épocas de colecta del suelo (seca y lluviosa). QUERCUS= bosque de *Q. rugosa*, ABIES= bosque de *A. religiosa*, PINUS= bosque de *P. hartwegii*.

### Coefficiente de variación

Para el banco de semillas del bosque templado de la CRM el valor del coeficiente de variación (cv) fue de 28 %. Esta medida nos indica que tan variable fue el número de plántulas de las especies contenidas en el banco de cada tipo de vegetación y de cada época de muestreo del suelo (Tabla 1).

Tabla 1.- Valores del coeficiente de variación (cv) para los tres tipos de vegetación de la CRM y para las dos épocas de muestreo del banco de semillas. Se incluye el valor de la prueba de *F* para la comparación de los valores del cv. Diferencias significativas (\*\*\*).

Tipo de vegetación	cv	<i>F</i>
<i>Q. rugosa</i>	49%	<i>Q. rugosa</i> - <i>A. religiosa</i> $F_{0.05(2)20,30} = 1.93 > 0.19$
<i>A. religiosa</i>	74%	<i>A. religiosa</i> - <i>P. hartwegii</i> $F_{0.05(2)30,13} = 2.38 < 21.28$ ***
<i>P. hartwegii</i>	38%	<i>P. hartwegii</i> - <i>Q. rugosa</i> $F_{0.05(2)20,13} = 2.45 < 4.21$ ***
época seca	73%	
época lluviosa	78%	época seca-época lluviosa $F_{0.05(2)37,37} = 1.84 > 0.69$

### Similitud

El banco de semillas mostró valores de similitud cercanos al 50 % entre los tres tipos de vegetación. El mayor valor de similitud se observó entre el bosque de *Q. rugosa* y el de *A. religiosa* (57 %), con 15 especies compartidas entre ellos. Entre el bosque de *P. hartwegii* y el de *A. religiosa* se compartieron 10 especies, y entre el bosque de *Q. rugosa* y de *P. hartwegii* se compartieron 7 especies (Tabla 2).

Tabla 2.- Valores del índice de similitud de Sørensen del banco de semillas de los tres tipos de vegetación de la CRM.

	<i>Q. rugosa</i>	<i>A. religiosa</i>	<i>P. hartwegii</i>
<i>Q. rugosa</i>		0.57	0.4
<i>A. religiosa</i>			0.44
<i>P. hartwegii</i>			

Al realizar el análisis de similitud entre las épocas de colecta del suelo, se obtuvo un 96 % en base a la presencia-ausencia de las especies. Si se toman en cuenta las abundancias relativas de cada especie, este valor desciende a un 47 %.

Dentro de cada tipo de vegetación la variante época de colecta del suelo evidenció diferentes valores de este índice (Tabla 3).

Tabla 3.- Valores del índice de similitud de Sørensen (IS) para el banco de semillas de cada tipo de vegetación entre sus variantes época de colecta del suelo. Se muestran también los valores de éste índice considerando las abundancias relativas de las especies. LI= época lluviosa, S= época seca.

<b>Tipo de vegetación/época</b>	<b>IS</b>	<b>IS (abundancias relativas)</b>
<i>Q. rugosa</i> LI- <i>Q. rugosa</i> S	0.86	0.43
<i>A. religiosa</i> LI- <i>A. religiosa</i> S	0.8	0.4
<i>P. hartwegii</i> LI- <i>P. hartwegii</i> S	0.88	0.5

### Diversidad y Dominancia

Los valores del índice de diversidad de Shannon-Weiner se comportaron de la siguiente manera: el banco de semillas del bosque templado de la CRM presentó un valor de  $H' = 1.28$ . El valor de la dominancia (índice de Berger-Parker) de especies presentó un 10%. Por tipo de vegetación, por época y para cada tipo de vegetación con su variante época, los valores del índice de diversidad y de dominancia se comportaron como se ilustra en la tabla 4.

Tabla 4.- Valores del índice de diversidad de Shannon-Weiner ( $H'$ ) y de dominancia de Berger-Parker ( $D$ ) para el banco de semillas de cada tipo de vegetación, para cada época y para las variantes época dentro de cada tipo de vegetación. LI= época lluviosa, S= época seca.

<b>Tipo de vegetación/época</b>	<b>H'</b>	<b>D</b>
<i>Q. rugosa</i>	2.1	9%
<i>A. religiosa</i>	2.37	10%
<i>P. hartwegii</i>	1.56	11%
<i>Q. rugosa</i> S	2.74	9%
<i>A. religiosa</i> S	2.83	12%
<i>P. hartwegii</i> S	2.25	17%
<i>Q. rugosa</i> LI	2.83	10%
<i>A. religiosa</i> LI	3.15	10%
<i>P. hartwegii</i> LI	2.54	10%
época seca	1.4	7%
época lluviosa	1.48	6%

El índice de diversidad del banco de semillas de la época seca fue significativamente distinto al de la época lluviosa  $t_{0.05(2),612} = 1.97 < 6.58$ . Entre tipos de vegetación, los valores de diversidad del banco de semillas del bosque de *Q. rugosa* y de *P. hartwegii*  $t_{0.05(2),426} = 1.97 < 6.37$  también fueron significativamente distintos. Para la comparación de la diversidad entre los bosques de *A. religiosa* y *P. hartwegii* también se observaron diferencias significativas  $t_{0.05(2),393} = 1.97 < 11.92$ . El único caso en cual los valores del índice de diversidad no fueron significativamente distintos se presentó entre los bosques de *Q. rugosa* y *A. religiosa*  $t_{0.05(2),589} = 1.97 > -5.67$ .

### *Especies dominantes y composición*

Las especies dominantes del banco de semillas de la CRM fueron *B. conferta* y *B. dolichocarpus*. Por tipo de vegetación con su variante época se observó que *B. conferta* y *Euphorbia postrata* fueron las especies más abundantes y por tanto dominantes en el banco de semillas del bosque de *Q. rugosa* de la época seca. Para la época lluviosa las mejor representadas fueron *F. thymifolia* y *Trisetum virletii*.

El bosque de *A. religiosa* estuvo dominado por *Salvia elegans* en la colecta de la época seca, mientras que *Solanum cervantesii* y *Melampodium repens* fueron las más abundantes en la lluviosa. El banco de semillas del bosque de *P. hartwegii* estuvo dominado en la época seca por dos especies: una de la familia Brassicaceae (no determinada) y *Piptochaetium fimbriatum*, mientras que la época lluviosa estuvo caracterizada por una especie del género *Baccharis* y por *P. fimbriatum*.

El banco de semillas del bosque templado de la CRM estuvo dominado por dos especies de las cuales emergieron 43 plántulas de cada una: *Bromus dolichocarpus* y *Baccharis conferta*. Por tipo de vegetación *Fuchsia thymifolia* fue la dominante en el bosque de *Q. rugosa*, con 30 plántulas, ocupando el tercer lugar en abundancia en el banco de semillas, con 42 plántulas. En el banco del bosque de *A. religiosa*, *Solanum cervantesii* fue la especie más abundante (28 plántulas). Como especie dominante en el bosque de *P. hartwegii* figuró *Piptochaetium fimbriatum*.

La emergencia de 39 morfoespecies de 24 géneros y 14 familias de plántulas de la flora vascular del banco de semillas global de la CRM mostró las

siguientes características en cuanto a composición. Un total de 13 especies correspondientes a 117 plántulas no fueron identificadas. La familia mejor representada por el número de especies fue la Asteraceae, con 19 especies y 274 plántulas. La familia Poaceae presentó cuatro especies de las cuales emergieron 92 plántulas, siendo la que ocupó el segundo lugar en orden descendiente por el número de especies. Ocho familias estuvieron representadas únicamente por una morfoespecie: Brassicaceae, Cyperaceae, Ericaceae, Fagaceae, Phytolaccaceae, Rubiaceae, Onagraceae y Oxalidaceae. De éstas, solo la familia Ericaceae estuvo representada únicamente por una plántula.

El 53 % de las especies en el banco de semillas son especies de bosque templado, un 39 % corresponde a especies de la vegetación secundaria, que también han sido caracterizadas como malezas ruderales, típicas de campos de cultivos, arvenses ó que habitan lugares perturbados o sitios de bosques deforestados, favorecidas por disturbio. Por último, un ocho porciento de las especies del banco de semillas son introducidas: *Sonchus oleraceus* y *Taraxacum officinale*. Las cuatro especies más abundantes del banco de semillas del bosque templado de la CRM fueron en orden descendente: *B. dolichocarpus*, *B. conferta*, *F. thymifolia*, *S. cervantesii*. Cabe notar que en términos de la proporción de especies del banco de semillas que a su vez han sido reportadas por Ávila-Akerberg (2002) para los bosques de la CRM sólo estuvo representado un 6 %.

Por forma de crecimiento, el banco de semillas de la CRM se caracterizó por contener predominantemente especies herbáceas (29), los arbustos y subarbustos representaron la segunda forma de crecimiento más frecuente con siete y dos especies respectivamente. Solo una especie de árbol emergió del banco de

semillas: *Q. rugosa* (Figura 22a). Los números de plántulas variaron de la siguiente manera: 527 para las herbáceas, 163 para las arbustivas y 18 para los subarbustos y 17 para el único árbol (Figura 22b).

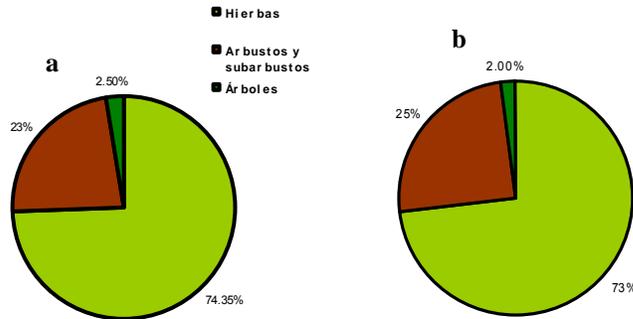


Figura 22.- Porcentajes de especies (a) y de plántulas (b) en el banco de semillas de la CRM por forma de crecimiento.

La mayoría de las especies del banco de semillas son perennes, igualmente a este ciclo corresponde el mayor número de plántulas emergidas (Figura 23a y 23b).

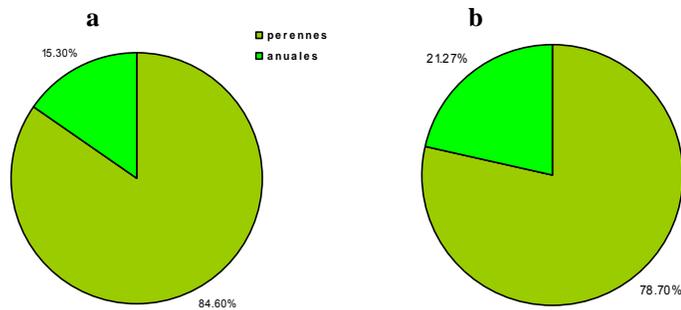


Figura 23.- Porcentajes de especies (a) y de plántulas (b) por ciclo de vida en el banco de semillas de la CRM.

Las formas de vida estuvieron distribuidas de forma tal que por el número de especies las dominantes fueron las fanerofitas, con 14 especies y 231 plántulas (Figura 24a y 24b).

En cada tipo de vegetación el número de especies y de plántulas en cada forma de crecimiento, ciclo de vida y forma de vida fueron distintos entre las dos variantes de época de colecta del suelo (Tabla 5).

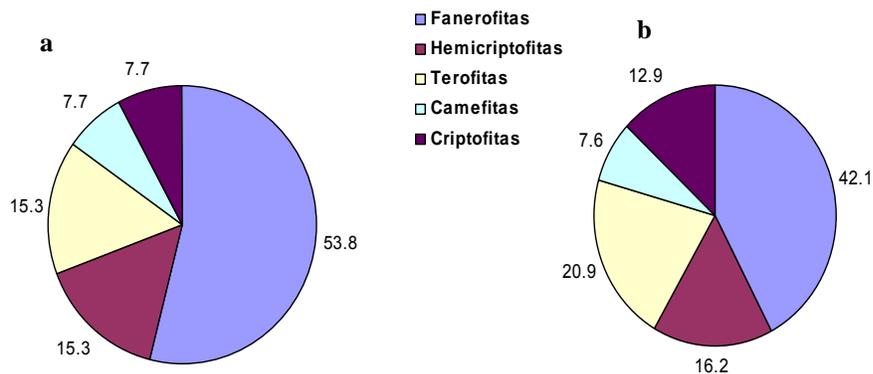


Figura 24.- Porcentajes de especies (a) y de plántulas (b) por forma de vida en el banco de semillas de la CRM.

Tabla 5- Número de especies y de plántulas en cada época de muestreo del suelo para el estudio del banco de semillas de tres tipos de vegetación del bosque templado de la CRM. Se presenta la información por forma de crecimiento (FC) Árb= árboles, arb= arbustos, Hie= hierbas, Sub= subarbustos; Ciclo de vida (CV) An= anuales, Per= perennes y Forma de vida (FV) Ca= camefitas, Cri= criptofitas, Fan= fanerofitas, Hem= hemicriptofitas, Ter= terofitas. Las especies no identificadas se incluyeron en la FC únicamente.

TV/ época	Q.	Q.	Q.	Q.	A.	A.	A.	A.	P.	P.	P.	P.
	<i>rugosa</i> lluvias	<i>rugosa</i> Lluvias	<i>rugosa</i> secas	<i>rugosa</i> secas	<i>religiosa</i> lluvias	<i>religiosa</i> Lluvias	<i>religiosa</i> Lluvias	<i>religiosa</i> lluvias	<i>hartwegii</i> secas	<i>hartwegii</i> Secas	<i>hartwegii</i> lluvias	<i>hartwegii</i> secas
	num esp	num ind	num esp	num ind	num esp	num Ind	num esp	num ind	num esp	num ind	num esp	num ind
<b>FC</b>	19	212	18	118	23	95	22	65	14	96	11	39
Árb	1	10	1	7	0	0	0	0	0	0	0	0
arb	4	43	4	24	6	58	5	16	3	19	1	3
Hie	13	151	12	84	21	131	17	48	11	77	10	36
Sub	1	8	1	3	2	6	1	1	0	0	0	0
<b>CV</b>												
An	3	30	3	24	4	36	2	2	3	16	3	9
Per	12	148	11	68	17	121	15	50	5	36	3	10
<b>FV</b>												
Ca	15	12	1	10	2	15	2	5	0	0	0	0
Cri	2	29	2	12	1	9	1	7	1	8	1	6
Fan	6	61	6	34	11	80	10	34	3	19	1	3
Hem	3	46	3	12	3	17	2	4	1	9	1	1
Ter	3	30	3	24	4	36	2	2	3	16	3	9

### *Emergencia de las plántulas*

La emergencia de plántulas de las especies que componen el banco de semillas fue diferencial entre las dos épocas de colecta del suelo y entre los días de cosecha en los tres tipos de vegetación. Especies como *Baccharis conferta*, *Euphorbia postrata*, *Taraxacum officinale* y *Archibaccharis asperifolia* se mantuvieron en emergencia más o menos continua desde los primeros hasta los últimos días de emergencia (Tabla 6).

Tabla 6.- Emergencia diferencial en los días de cosecha de las plántulas de diferentes especies en el banco de semillas del suelo del bosque templado de la CRM de tres tipos de vegetación. LL= muestreo del suelo de la época lluviosa. S= muestreo del suelo de la época seca.

TIPO DE VEGETACIÓN	<i>Q. rugosa</i> LL	<i>Q. rugosa</i> S	<i>A. religiosa</i> LL	<i>A. religiosa</i> S	<i>P. hartwegii</i> LL	<i>P. hartwegii</i> S
Días de cosecha						
15-60 días	<i>Baccharis conferta</i> <i>Dahlia pinnata</i>	<i>Montanoa frutescens</i>	<i>Taraxacum officinale</i> <i>Archibaccharis sp</i>	<i>Bromus dolichocarpus</i> <i>Chimaphilla umbellata</i>	<i>Ageratina enixa</i>	
75-120 días	<i>Fuchsia thymifolia</i> <i>Baccharis sp1</i> <i>Quercus rugosa</i> <i>Euphorbia postrata</i> <i>Solanum cervantesii</i>	<i>Phytolacca americana</i> <i>Gnaphalium americanum</i> <i>Quercus rugosa</i> <i>Oxalis sp</i>	<i>Salvia elegans</i> <i>Senecio sp</i> <i>Senecio angulifolius</i> <i>Phytolacca americana</i> <i>Physalis sp</i> <i>Rubus sp</i> <i>Trisetum virletii</i>	<i>Trisetum virletii</i> <i>Sonchus oleraceus</i> <i>Solanum cervantesii</i>	<i>Gnaphalium americanum</i> <i>Melampodium repens</i> <i>Montanoa frutescens</i> <i>Bromus dolichocarpus</i>	<i>Brassicaceae1</i> <i>Gnaphalium americanum</i> <i>Piptochaetium fimbriatum</i> <i>Ageratina enixa</i> <i>Bromus dolichocarpus</i> <i>Melampodium repens</i> <i>Oxalis sp</i> <i>Taraxacum officinale</i>
135-180 días	<i>Oxalis sp</i> <i>Sonchus oleraceus</i> <i>Eupatorium sp1</i> <i>Stevia subpubescens</i>	<i>Fuchsia thymifolia</i> <i>Cyperus sp</i> <i>Galium ascherbornii</i> <i>Baccharis sp2</i>	<i>Euphorbia postrata</i> <i>Gnaphalium americanum</i> <i>Senecio sanguisorbae</i> <i>Stevia subpubescens</i> <i>Galium aschenbornii</i> <i>Senecio toluccana</i> <i>Sigesbeckia jorullensis</i> <i>Fuchsia thymifolia</i> <i>Acaena elongata</i> <i>Gnaphalium americanum</i> <i>Galium ascherbornii</i>	<i>Cyperus sp</i> <i>Salvia elegans</i> <i>Sigesbeckia jorullensis</i> <i>Stevia subpubescens</i> <i>Senecio sanguisorbae</i> <i>Sigesbeckia jorullensis</i> <i>Fuchsia thymifolia</i> <i>Acaena elongata</i> <i>Gnaphalium americanum</i> <i>Galium ascherbornii</i>	<i>Piptochaetium fimbriatum</i> <i>Sonchus oleraceus</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
Continúa	<i>Cyperus sp</i>	<i>Baccharis conferta</i> <i>Euphorbia postrata</i>		<i>Taraxacum officinale</i> <i>Archibaccharis asperifolia</i>	<i>Baccharis conferta</i>	

Se observó una variación estacional en términos del número de plántulas por forma de crecimiento, ciclo de vida y forma de vida de las especies presentes en el banco de semillas. En ambas épocas la forma de crecimiento herbácea, las especies perennes y la forma de vida de las fanerofitas fueron las mejor representadas por el número de plántulas (Tabla 7).

Tabla 7.- Número de plántulas en cada época de muestreo del banco de semillas en el suelo de los bosques templados de la CRM, por forma de crecimiento (FC), ciclo de vida (CV) y forma de vida (FV) (sensu Raunkiaer, 1954).

	época SECA no. Plántulas	época LLUVIOSA no. plántulas
<b>FC</b>		
Árboles	10	7
Arbustos	120	43
Hierbas	359	168
Subarbustos	14	4
<b>CV</b>		
Anuales	82	35
Perennes	305	128
<b>FV</b>		
Camefitas	27	15
Criptofitas	46	25
Fanerofitas	160	71
Hemicriptofitas	72	17
Terofitas	82	35

La prueba de  $X^2$  no mostró diferencias significativas en los números de plántulas de las diferentes formas de vida del banco de semillas total entre épocas de colecta del suelo:  $X^2= 6.67$ , gl = 4, p= 0.15, ni en el número de especies por forma de vida:  $X^2= 0.1788$ , gl = 4, p= 0.99. Las formas de crecimiento tampoco presentaron diferencias significativas en su distribución entre épocas en el número de plántulas:  $X^2= 3.26$ , gl = 3, p= 0.35, ni en cuanto al número de especies  $X^2= 0.17$ , gl = 3, p= 0.99.

Este análisis se realizó también al interior de cada tipo de vegetación entre las variantes época lluviosa y época seca. El bosque de *A. religiosa* fue el único que presentó diferencias significativas en la distribución del número de plántulas del banco de semillas entre las formas de vida y de crecimiento (Tabla 8).

Tabla 8.- Resultados de la prueba de  $\chi^2$  para las frecuencias de número de plántulas y número de especies por forma de vida y forma de crecimiento en el banco de semillas de tres tipos de vegetación de la CRM. Se presentan sus variantes época de colecta del suelo (lluviosa y seca). Diferencias significativas (\*\*\*)

Tipo de vegetación y época	Variable de respuesta	$\chi^2$ Formas de vida	$\chi^2$ Formas de crecimiento
<i>Q. rugosa</i> -lluviosa vs <i>Q. rugosa</i> -seca	Número de plántulas	$\chi^2= 9.02$ , gl = 4, p= 0.06	$\chi^2= 0.56$ , gl = 3, p= 0.90
<i>Q. rugosa</i> -lluviosa vs <i>Q. rugosa</i> -seca	Número de especies	$\chi^2= 0.16$ , gl = 4, p= 0.99	$\chi^2= 0.01$ , gl = 3, p= 0.99
<i>A. religiosa</i> -lluviosa vs <i>A. religiosa</i> -seca	Número de plántulas	<b><math>\chi^2= 12.7</math>, gl = 4, p= 0.01***</b>	<b><math>\chi^2= 44.13</math>, gl= 2, p&lt;0.0001***</b>
<i>A. religiosa</i> -lluviosa vs <i>A. religiosa</i> -seca	Número de especies	$\chi^2= 0.49$ , gl = 4, p= 0.97	$\chi^2= 0.15$ , gl = 2, p= 0.92
<i>P.hartwegii</i> -lluviosa vs <i>P.hartwegii</i> -seca	Número de plántulas	$\chi^2= 6.3$ , gl = 3, p= 0.09	$\chi^2= 2.97$ , gl = 1, p= 0.08
<i>P.hartwegii</i> -lluviosa vs <i>P.hartwegii</i> -seca	Número de especies	$\chi^2= 0.72$ , gl = 3, p= 0.86	$\chi^2= 0.69$ , gl = 1, p= 0.40

## DISCUSIÓN

La dinámica de los bancos de semillas ha sido descrita para algunos sistemas establecidos en cuencas donde se practica la agricultura extensiva y el posterior abandono de las tierras. Se ha visto que dichas prácticas generan sitios abiertos que están propensos a ser colonizados por especies de carácter ruderal (Domenech *et al.*, 2005). Esta situación se presenta también en los bosques templados de nuestro país y en particular en los de la CRM, en los cuales se practica la tala de especies maderables con el posterior establecimiento de tierras agrícolas y en ocasiones, el abandono de estas (Challenger, 1998; Ávila-Akerberg, 2004). Esto explica que un 39 % de las especies del banco de semillas del

presente estudio correspondan a malezas y especies ruderales típicas de campos de cultivo y bosques deforestados. Esta es una situación común en los bancos de semillas de bosques templados afectados por la deforestación (Honnay *et al.*, 2002; Decocq *et al.*, 1994), disturbio que puede favorecer la germinación de herbáceas y gramíneas así como de especies no nativas y malezas sobre la de especies arbóreas (Korb *et al.*, 2005). Esta información se debe considerar al momento de estimar el efecto de los disturbios antropogénicos y de evaluar el estado de conservación de un bosque desde el enfoque de las fuentes de regeneración natural como lo es el banco de semillas, pues apartir de un análisis de su densidad y composición, se puede evaluar su potencial para contribuir a la regeneración natural de un sitio (Korb *et al.*, 2005). También debemos tomar en cuenta que la apertura de claros por disturbios como la deforestación en los bosques permite la entrada de especies que demandan luz y que además son altamente competitivas. Los disturbios en el suelo estimulan la germinación de especies altamente competitivas y ruderales (Honnay *et al.*, 2002) que están integradas en el banco de semillas. La emergencia de estas especies en condiciones de invernadero pudo además verse estimulada por la ausencia de la sombra que sería proveída por un dosel arbustivo y arbóreo en condiciones naturales. La disponibilidad del recurso luz pudo haber favorecido la emergencia de especies competitivas, demandantes de luz como las de naturaleza ruderal.

Otro factor que modifica la composición y la densidad del banco de semillas del suelo es la producción de propágulos. Por ejemplo *A. religiosa* se caracteriza por presentar años semilleros en los cuales la producción de semillas es favorecida por condiciones de humedad y temperatura óptimas, sin embargo las condiciones

para la germinación de sus semillas no siempre son favorables (Nieto de Pascual, 1995). Este punto se debe tomar en cuenta para explicar la ausencia en el banco de semillas emergente en condiciones de invernadero de especies arbóreas como *A. religiosa* y *P. hartwegii*. No se registró la emergencia de plántulas de estas especies arbóreas, únicamente de *Q. rugosa*. Debemos considerar que al llevar las muestras de suelo al invernadero para observar la germinación de las especies, los requerimientos de otras especies que probablemente estaban contenidas en el banco del suelo pudieron no haber sido cubiertos, por lo que si estaban presentes en el banco, no germinaron. Se sabe que el valor de la temperatura es una característica fundamental en la germinación de las especies (Baskin y Baskin, 1998), debemos en este sentido considerar la diferencia entre las temperaturas registradas en el campo de aquellas en el invernadero para justificar la ausencia de algunas especies en el banco emergente. Delgadillo (2011) reportó las siguientes temperaturas medias anuales para cada tipo de vegetación en la CRM; *Q. rugosa*, 11.2 °C; *A. religiosa*, 6.9 °C; *P. hartwegii* 6.7 °C. Mientras que la temperatura media anual registrada en el invernadero fue de 18 °C. Otro factor medioambiental elemental para la germinación es la luz, cuya calidad en el suelo puede ser modificada por un estrato arbustivo y arbóreo en el campo (Baskin y Baskin, 1998) y diferente por tanto a aquella en condiciones de invernadero.

La emergencia de plántulas de *Q. rugosa*, única especie arbórea en el banco de semillas del presente estudio, fue registrada en las colectas de suelo de ambas épocas. Las bellotas de los encinos son de naturaleza recalcitrante y ante una reducción en la humedad del ambiente sufren una dramática reducción en su viabilidad (Sobrino y Fernández, 1997). Ante este hecho Bonfil y Soberón (1999)

sugieren que no existe la formación de un banco de semillas sino de un banco de plántulas, cuya existencia se registra justo después de la época de fructificación y dispersión de las bellotas. La ausencia de un banco de semillas de las especies de encino y la alta depredación que sufren sus frutos después de su dispersión, limitan la regeneración de los encinares (Barik *et al.*, 1996). Para un bosque templado en la cuenca de México Bonfil y Soberón (1999) también reportaron que algunas bellotas de encino se encuentran en cúmulos de densidades pequeñas que pueden permanecer viables en el suelo por algún tiempo y germinar en condiciones adecuadas, mismas que se alcanzan en años con lluvias frecuentes en los periodos de noviembre a enero, lo cual explica la presencia de plántulas de *Q. rugosa* en las muestras de suelo colectadas en febrero y en octubre para el presente estudio. Otros trabajos han mostrado que bajo condiciones favorables un porcentaje importante de bellotas de *Q. rugosa* puede germinar después de cinco semanas, sobre todo si se encuentran protegidas de temperatura altas y de la desecación (Bonfil y Soberón, 1999), estos factores aunados a que las muestras de suelo colectadas para el presente estudio estuvieron en condiciones de humedad constante y protegidas de la desecación en el invernadero favorecieron la germinación de algunas de las bellotas de *Q. rugosa* contenidas en el suelo colectado, a pesar de que son recalcitrantes.

La mayor presencia de especies herbáceas sobre la de especies arbóreas coincide con lo reportado por Jankowska-Blaszczuk (1998). Se registró también la emergencia de especies comunes en los bancos de semillas de los bosques templados, como *Phytolacca americana* que además es una especie ruderal (Hyatt y Casper, 2000). Al respecto, Baskin y Baskin (1998) sugieren que sus

semillas no permanecen latentes por largas temporadas. Esto quiere decir que existen especies que están presentes en cualquier momento en el banco de semillas por que se incorporan todo el año (Thompson, 1987). Para la germinación de *P. icosandra* se requieren altas temperaturas (Baskin y Baskin, 1998) las cuales fueron mayores en condiciones de invernadero.

Especies como *G. americana* y *Baccharis conferta* fueron abundantes en los tres tipos de vegetación y se reportan también como especies de claros de bosques, ruderales y/o arvenses que habitan zonas deforestadas y a la vez como especies de la sucesión temprana (Rzedowski y Rzedowski, 2005). Es común que las especies de la sucesión temprana se presenten en mayores cantidades en los bancos de semillas de los bosques templados que han sido deforestados que aquellas de la sucesión tardía (Peterson y Carson, 1996), por que las semillas de algunas especies de la sucesión temprana se pueden mantener viables por largos periodos de tiempo, lo que les confiere ventajas para colonizar sitios después de la apertura de claros, por lo que son formadoras de bancos de semillas permanentes (Baskin y Baskin, 1998).

Lo anterior parece concordar con lo reportado en estudios como el de Granstorm (1982), quien reportó que los suelos de algunos bosques templados contienen grandes cantidades de semillas de etapas sucesionales tempranas, algunas de las cuales pueden sobrevivir por tiempos considerables. Por otra parte muchas especies de la vegetación establecida parecen tener semillas que se mantienen viables por poco tiempo (Cavers, 1983). Esto genera que la similitud de especies entre el banco de semillas y la vegetación en pie sea baja (Thompson, 1987), que en el caso del presente estudio fue apenas del 9%. Resultado que

concuerta con Bossuyt y Hermy (2001), quienes reportaron una baja correspondencia entre el banco de semillas y la vegetación en pie en bosques templados de Europa.

Las cuatro especies más abundantes del banco de semillas del bosque templado de la CRM fueron en orden descendente: *B. dolichocarpus*, *B. conferta*, *F. thymifolia*, *S. cervantesii*. La primera es una especie herbácea que habita en bosques de coníferas, bosques de encino y bosque mesófilo de montaña, ocasionalmente como especie de zonas perturbadas del valle de México (Rzedowski y Rzedowski, 2005). Las otras tres especies son arbustivas. *B. conferta* abunda en terrenos deforestados, principalmente a orillas y en claros de bosque de oyamel, de encino y de pino en el valle de México. *F. thymifolia* también es una especie arbustiva que crece habitualmente en lugares húmedos y sombríos, cañadas y laderas en bosques de oyamel, encino, pino y mesófilos de montaña. Por último *S. cervantesii*, especie arbustiva de amplia distribución en los bosques, pastizales y matorrales del valle de México, así como en la vegetación secundaria, es además una especie de amplia tolerancia ecológica, adaptándose tanto a sitios secos como húmedos (Rzedowski y Rzedowski, 2005).

A pesar de la presencia importante de especies de la vegetación secundaria en el banco de semillas de la CRM, su composición incluyó también algunas especies típicas de los bosques templados en relativo buen estado de conservación. Ejemplo de lo anterior es la presencia de *Piptochaetium fimbriatum* en el banco del bosque de *P. hartwegii*. En el valle de México se han reportado cuatro especies del género *Piptochaetium*. Estas especies típicamente habitan bosques templados de *Abies* y *Pinus*, principalmente se encuentra en zacatonal alpino conservado

(Rzedowski y Rzedowski, 2005). Esto es importante por que la presencia de este tipo de especies indica que de alguna manera sus propágulos están disponibles en algún momento en el suelo, formando parte del potencial de regeneración del bosque templado.

El banco de semillas en el área de estudio presentó menor densidad (214 plántulas  $m^{-2}$ ) en comparación con lo reportado por otros estudios realizados en bosques templados y boreales. Granström (1982) reportó una densidad entre 239-763 plántulas  $m^{-2}$  en bosques templados de Suecia. Leckie *et al.* (2000) encontraron 1218 plántulas  $m^{-2}$ , Kostel-Hughes *et al.* (1998) reportaron 5373  $m^{-2}$  plántulas en el banco de semillas de un bosque templado inmerso en un área urbana y Decocq *et al.* (2004) reportaron 8296  $m^{-2}$  semillas germinadas en un bosque templado bajo manejo forestal. En este sentido los estudios del banco de semillas en bosques templados muestran que se trata de una entidad altamente dinámica y muy variable en su tamaño por lo que sus densidades pueden variar desde unas 500 a 8000 semillas  $m^{-2}$  (Kellman 1970; Hill y Stevens, 1981; Kjellsson, 1992). Esta variabilidad responde tanto a causas naturales como la densidad de la vegetación en pie (Leckie *et al.*, 2000), así como a factores antropogénicos, como la entrada de especies de carácter ruderal que producen grandes cantidades de semillas (Decocq *et al.*, 2004). Cabe señalar que la mayor densidad del banco de semillas para el bosque templado de la CRM fue la del bosque de *Q. rugosa*, lo que obedece al hecho de que en la vegetación en pie, este tipo de vegetación presenta un mayor número de especies arbustivas y herbáceas (Ávila-Akerberg, 2004).

Asimismo los valores de densidad y de número de plántulas en el banco de

semillas tienen relación con las estrategias de permanencia de las especies que conforman la estructura del bosque o que participan en su regeneración después de un disturbio. Así, en este trabajo tenemos que la mayor presencia de especies perennes sobre las anuales coincide con los resultados de otros estudios en ambientes templados, como el de Graham y Hutchins (1988). Este patrón es contrario a lo observado en otros sistemas, donde la estacionalidad es muy marcada como en sistemas áridos donde Vilá y Gimeno (2007) reportaron un mayor número de especies anuales. Decocq *et al.* (2004) añaden que la presencia en mayor grado de especies que requieren luz para germinar sobre aquellas especies perennes como geofitas (criptofitas y hemicriptofitas) que por lo general son especies tolerantes a la sombra en el banco de semillas, puede ser un indicador de perturbación. A este respecto es buen síntoma el haber encontrado proporciones importantes de este tipo de especies en el banco de semillas de la CRM.

Además de la variación del banco de semillas en términos de densidad con respecto a otros ambientes, existe una variación temporal en la densidad del banco de semillas (Thompson, 1987), variación que es también observable dentro de un bosque que presenta diferentes mosaicos de vegetación debido a un gradiente altitudinal, como es el presente caso. En sitios que son semiáridos se observa una variabilidad temporal en el banco de semillas tanto en composición como en densidad (Facelli *et al.*, 2005). Este patrón también se presenta en bosques templados (Hyatt, 1999), y se debe en parte a que la composición del banco de semillas está relacionada con el periodo de fructificación de las especies (Ortiz-Arrona *et al.*, 2008). Esta variabilidad en espacio y tiempo del banco de

semillas se refleja también en los valores del coeficiente de variación, el cual presentó los mayores valores para cada tipo de vegetación por separado en comparación con el valor resultante para todo el bosque templado, resultados que a su vez coinciden con lo reportado por Jankowska-Blaszczuk (1998).

De acuerdo con el índice de diversidad de Shannon-Weiner, el bosque de *A. religiosa* presentó el mayor valor en comparación con los de los bosques de *Q. rugosa* y de *P. hartwegii*, esto se debe, entre otras causas a la presencia de un mayor número de especies con abundancias relativas parecidas cercanas entre si. Con relación a esta mayor diversidad, algunos autores como DeCocq *et al.* (2004) reportaron un valor de diversidad de 1.04 para un bosque templado bajo manejo forestal. Meissner y Facelli (1999) reportaron un valor de 2.05 en un matorral templado bajo pastoreo intenso y de 2.20 en sitios conservados de bosque. Por lo anterior, podemos decir que el bosque templado de la CRM presenta valores similares a los registrados en otros estudios. Sin embargo, como ya se mencionó, la riqueza y el número de plántulas de las especies en el banco pueden ser altamente variables incluso entre diferentes tipos de vegetación de un mismo sitio (Halpern *et al.*, 1999). Esto se explica por la distribución en parches de las especies que producen las semillas y por las características de su dispersión. Cabe aclarar que los esfuerzos de muestreo entre el presente estudio y los de los estudios reportados para zonas templadas son distintos. La riqueza y la abundancia (y por tanto la diversidad y dominancia) estimadas como resultado del estudio del banco de semillas de un sitio, dependen del tamaño de las parcelas, del número de muestras, de la distancia a los parches de vegetación conservada, entre otras variables. Aún así, resulta importante establecer comparaciones por

que nos permiten ubicar al banco de semillas de la CRM en un contexto o patrón establecido por otros estudios, pero se deben tomar con cautela.

Se ha sugerido que los bancos de semillas que contienen especies de la vegetación original pueden ser utilizados como herramienta para restaurar ambientes perturbados (Bossuyt y Honnay, 2008). Esto bajo la condición de que el sitio de donde se tomarán las semillas y/o el suelo que contiene al banco de semillas no incluya especies malezoides o exóticas (Gómez-Aparicio *et al.*, 2004). Bajo esta premisa, el considerar al banco de semillas de la CRM como herramienta para la restauración requiere considerar su densidad, composición, su variabilidad entre los diferentes tipos de vegetación, así como su variabilidad estacional.

Asimismo, si se contemplan acciones de conservación se recomienda que se evite la apertura de claros, así como que continúe la deforestación, pues de esta manera se incorporan al banco especies típicas de la sucesión temprana y en este caso ruderales, que pueden llegar a dominar si es que se ven favorecidas por el disturbio (Decocq *et al.*, 2004), dichas especies pueden tener tiempos de latencia mayores a los de las especies propias del sitio, por lo que pueden formar bancos de semillas permanentes (Bonis *et al.*, 1995) y sustituir a las especies de bosque conservado.

El banco de semillas de la CRM contiene también especies leñosas de estadíos sucesionales tardíos, por lo que de acuerdo con Bossuyt y Honnay (2008) son especies “blanco” para ser utilizadas en la restauración de sitios perturbados, ya que sus semillas pueden tener tiempos de latencia mayores a los de las especies de la vegetación madura. Lo anterior requiere de un estudio detallado

acerca de los tiempos de permanencia de estas especies en el banco de semillas y de sus requerimientos para germinar (Jankowska-Blaszczuk, 1998).

De acuerdo con Vyvey (1989), las especies con bancos de semillas persistentes a largo plazo (viables por más de 5 años, de acuerdo con la definición de Thompson (1992)) y por tanto formadoras de bancos de semillas persistentes, son las idóneas para utilizar en programas de restauración. En este caso, las especies leñosas de la familia de las Asteraceae y en particular aquellas que son comunes en bosques templados en buen estado de conservación serían candidatas a tomarse en cuenta para tal fin.

Este estudio preliminar del banco de semillas permitió conocer cuales especies están presentes en un momento del año así como su naturaleza y disponibilidad. No debemos perder de vista que las medidas de los números de las semillas en el suelo en un momento en el tiempo no pueden distinguir aquellas especies que están destinadas a germinar o morir en la siguiente estación de producción de aquellas que entran al banco de semillas persistente, por lo que no pueden revelar la proporción de semillas que permanencen viables en el banco por más de un año. Sin embargo, estos estudios, aunque sean puntuales, pueden reflejar aspectos generales de la entidad tan dinámica en tiempo y espacio que es el banco de semillas, y de acuerdo con Peterson y Carson (1996) son válidos para trazar pautas generales de los modelos de regeneración de un sistema.

### **CAPITULO III. RELACIÓN DEL BANCO Y LA LLUVIA DE SEMILLAS. SUS EFECTOS EN LA REGENERACIÓN NATURAL**

El entendimiento del banco y de la lluvia de semillas en la regeneración natural es crucial para estimar la diversidad, sus posibles causas y las tendencias en composición y abundancia de las especies en el tiempo, por ejemplo después de un disturbio. Ambos componentes dinámicos de la comunidad pueden funcionar también como indicadores del estado de conservación de un sistema (Williams-Linera, 1993; Wenny, 2001).

Banco y lluvia de semillas presentan una alta heterogeneidad en composición y abundancia, tanto espacial como temporal, resultado de la fenología reproductiva, de la abundancia de las especies y de las formas de vida disponibles en el suelo (Saulei y Swaine, 1988). A su vez, banco y lluvia pueden fomentar también heterogeneidad temporal y espacial, ya que el flujo de semillas que arriba a sitios seguros para su germinación tendrá características particulares de composición y abundancia a una escala temporal.

El estudio de la composición del banco de semillas y su similitud con la lluvia de semillas, así como el de la similitud de ambos con la vegetación en pie es importante para analizar la dinámica de las comunidades y permite entender los cambios en la vegetación en el tiempo, como la entrada de especies exóticas, la presencia de especies clave y/o indicadoras de algún proceso de deterioro, así como de la regeneración del sistema (Wenny, 2001).

De acuerdo con estudios previos, fue en los años 90`s cuando se comenzaron a realizar estudios detallados sobre el banco y la lluvia de semillas en ambientes que están siendo transformados a agroecosistemas (Butler y Chazdon, 1998).

Estudios más recientes prueban que los tipos de dispersión de las especies, los cambios temporales en la composición florística de una comunidad y los cambios estacionales en la fructificación son factores que modifican la abundancia de semillas y la composición de especies disponibles en el suelo (Grombone y Ribeiro, 2002). Asimismo, varios autores han estudiado al banco y la lluvia de semillas bajo distintos regímenes de disturbios, así como en una escala temporal en el proceso de la sucesión (Saulei y Swaine, 1988; Williams-Linera, 1993), concluyendo que ambos son primordiales para la regeneración natural y que pueden modificarse o ser mermados ante algún evento de disturbio.

La presencia de especies en el banco de semillas y su ausencia en la vegetación en pie conforman un reflejo de las condiciones ambientales pasadas en una comunidad. La presencia de especies en la lluvia de semillas, ausentes en la vegetación secundaria nos habla de parches de vegetación remanentes en la cercanía a algún sitio perturbado, y constituyen el potencial para la regeneración de la vegetación original, siendo que dichas diásporas se pueden incorporar al suelo para formar un banco de semillas (Laborde *et al.*, 2008). Además, la presencia de algunas especies en el banco de semillas, aunque ausentes en la vegetación en pie, puede asegurar de alguna forma una reducción del riesgo de la extinción local de especies vulnerables (Venable y Brown, 1988).

Para los bosques templados se ha reportado una amplia discrepancia entre la composición del banco de semillas y aquella de la vegetación en pie (Zobel *et al.*, 2007). Las especies de semillas pequeñas dominan los ambientes perturbados en los caminos y en las zonas donde se practica la agricultura y la ganadería. Asimismo en los fragmentos de bosque que mantienen un relativo estado de

conservación, las especies típicas dominan la vegetación en pie, mientras que su contribución al banco de semillas es baja. Sin embargo, si se analiza la composición del banco de semillas de sitios aledaños a los caminos y de las orillas de los fragmentos conservados, el banco de semillas y la vegetación en pie no difieren significativamente (Bossuyt y Honnay, 2008). Se sabe que en bosques que sufren algún grado de perturbación, existen especies muy competitivas y de tipo malezoide que dominan el banco de semillas sin embargo, son especies de la sucesión temprana que no necesariamente contribuyen a mantener el valor de conservación de los bosques (Roovers *et al.*, 2006).

Resulta de suma relevancia entender detalladamente la relación entre el banco y la lluvia de semillas y la vegetación en pie, para obtener parámetros cuantitativos de los indicadores de estado de conservación y poder ofrecer alternativas de manejo y restablecimiento de la dinámica de la comunidad, así como para entender el potencial de regeneración del sistema. Por ello en este capítulo se pretende determinar la similitud de la composición de especies entre ambas entidades: lluvia y banco de semillas con aquella de la vegetación en pie en los bosques templados de la CRM.

## **HIPÓTESIS**

Una baja similitud de especies entre el banco de semillas y la vegetación en pie nos hablará de una etapa sucesional temprana, en la cual las especies de la vegetación madura estarán ausentes o serán poco abundantes en el banco de semillas. Dicha etapa corresponde en términos de composición a aquellos claros de bosque, los cuales en el caso de la CRM tienen como origen el desmonte de la vegetación original para el establecimiento de campos de cultivo.

Por otro lado, la presencia de especies de la vegetación madura de los bosques templados en relativo buen estado de conservación en la lluvia de semillas y/o en el banco de semillas, nos indicará que existen recursos genéticos disponibles para la regeneración natural de los bosques templados, que provienen de remanentes de bosque en relativo buen estado de conservación.

## **OBJETIVOS**

**1.- Describir la similitud de especies entre la lluvia y el banco de semillas de los bosques templados de la Cuenca alta del Río Magdalena (CRM).**

**2.- Describir la similitud de especies de ambos elementos dinámicos en una comunidad con respecto a la composición de la vegetación en pie.**

### **Análisis de la información**

Se realizó un análisis de varianza factorial (ANOVA) con los datos de número de semillas y número de especies en la lluvia de semillas y del número de plántulas y de especies emergidas del banco de semillas con los datos transformados  $\ln(x)$  para determinar si existen diferencias significativas entre lluvia y banco de semillas.

Se comparó la composición de especies en la lluvia y en el banco de semillas a través del cálculo de índice de similitud de Sørensen ( $C_s = 2j / (a + b)$ ) (Magurran, 1998), donde  $j$  es el número de especies encontradas en lluvia y también en banco de semillas (compartidas),  $a$  es el número de especies en la lluvia de semillas y  $b$  es el número de especies en el banco de semillas.

También se comparó la composición de especies de cada una de estas entidades dinámicas de una comunidad (lluvia y banco) con aquella de la

vegetación en pie, para lo cual se utilizó la información bibliográfica de listados florísticos que se han reportado para el área de estudio (Avila-Arkerberg, 2002; 2004).

Los coeficientes de variación de la lluvia y del banco de semillas, calculados a partir de la fórmula:  $cv = s / \bar{x}$ , donde  $s$  es la desviación estándar del número de semillas o plántulas de las diferentes especies y  $\bar{x}$ , es el promedio del número de semillas o de plántulas de las especies, se compararon por medio del cálculo de sus varianzas, posteriormente la prueba de  $F$  determinó si existieron diferencias significativas entre los coeficientes de variación de lluvia y banco de semillas. Con este fin se transformaron los datos con logaritmo base 10 y se aplicó la siguiente fórmula:  $F = (S^2 \log)_1 / (S^2 \log)_2$ , donde  $S^2$  es la varianza de los logaritmos del número de semillas o plántulas (Zar, 1974).

Los índices de diversidad de Shannon-Weiner calculados con la siguiente fórmula:  $H' = -\sum p_i (\ln p_i)$  (Magurran, 1988) para lluvia y para banco de semillas, donde  $p_i$  es la proporción de semillas o plántulas de la especie  $i$  con respecto al total de las semillas o plántulas, es decir la abundancia relativa de la especie  $i$ , que se calcula de la siguiente manera:  $n_i/N$ ,  $n_i$  es el número de semillas o plántulas de la especie  $i$  y  $N$  es el número de todas las semillas o plántulas de todas las especies, se compararon por medio de una prueba de  $t$  de student para discernir si existen diferencias significativas entre los valores del índice de diversidad de los dos elementos dinámicos de una comunidad que ocupan el presente estudio: lluvia de semillas y banco de semillas. Con esta finalidad se calcularon previamente las varianzas de cada índice de diversidad:

$$S^2H'_1 = \frac{\sum f_i \log^2 f_i - (\sum f_i \log f_i)^2 / n}{n^2}$$

Dónde  $f_i$  es el número de semillas o plántulas de cada especie,  $n$  es el total de semillas y de plántulas de todas las especies.

Posteriormente se calculó la diferencia entre varianzas a través de la siguiente fórmula:

$$SH'_1 - SH'_2 = \sqrt{SH'_1 + SH'_2}$$

Después, se cálculo el valor de  $t$

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{SH'_1 - SH'_2}$$

Y los grados de libertad para comparar el valor de  $t$  calculada y el de  $t$  de tablas

$$v = \frac{\frac{(S^2H'_1 + S^2H'_2)^2}{\frac{(S^2H'_1)}{n_1} + \frac{(S^2H'_2)}{n_2}}}{n_1 + n_2}$$

Considerando un  $\alpha = 0.05$ , siempre que el valor de  $t$  calculada sea mayor a  $t$  de tablas se rechaza  $H_0$  y por lo tanto existen diferencias significativas entre los índices de diversidad de los dos elementos de una comparación (Zar, 1974).

Se calculó el índice de dominancia de Berger-Parker para la lluvia y para el banco de semillas, calculando el cociente del número de individuos de la especie más abundante de cada fase, dividido entre el total de todos los individuos de cada fase (Magurran, 1998).

Se comparó la distribución del número de semillas y del número de plántulas, así como del número de especies de la lluvia y del banco de semillas por forma de vida y forma de crecimiento a través de pruebas de  $\chi^2 = (o-e)^2 / e$ ,

donde  $o$  = frecuencias observadas,  $e$  = frecuencias esperadas. Cuando se observaron diferencias significativas se calcularon las varianzas y los residuos ajustados de Haberman para identificar en cual forma de vida o en cual forma de crecimiento se ubicaron dichas diferencias. Cada residuo de Haberman se calculó como el cociente de cada residuo estándar entre la raíz de la varianza (C. Martorell com. pers.).

## RESULTADOS

El análisis de varianza factorial mostró diferencias significativas en el número de individuos (semillas y plántulas) en el banco y la lluvia de semillas de los bosques templados de la CRM por el factor tipo de vegetación ( $F_{2, 174} = 28.39$ ,  $p < 0.001$ ) y por la fase evaluada: lluvia y banco de semillas ( $F_{1, 174} = 628.76$ ,  $p < 0.0001$ ). La interacción de estas variables no mostró un efecto significativo sobre el número de individuos en la lluvia y banco de semillas ( $F_{2, 174} = 1.80$ ,  $p = 0.1674$ ).

Las pruebas de Tukey realizadas mostraron que el número de individuos (propágulos y plántulas de la lluvia y del banco de semillas, se agruparon en dos grupos distintos por el factor tipo de vegetación (Figura 1a), de los cuales el bosque de *Q. rugosa* y el de *A. religiosa* no fueron significativamente distintos entre si, mostrando diferencias sólo con respecto al número promedio de individuos del bosque de *P. hartwegii*. Por otro lado se observaron dos grupos distintos en el número promedio de individuos (semillas y plántulas) siendo la lluvia de semillas el del mayor valor y significativamente distinto al grupo del banco de semillas (Figura 1b).

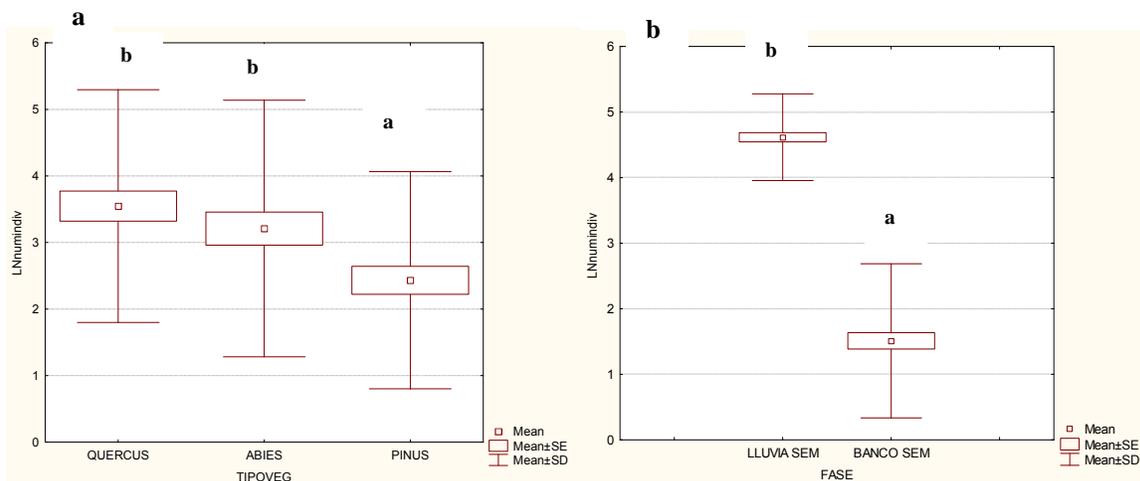


Figura 1.- Resultados de las pruebas de Tukey para el número de individuos ( $\pm$ DesVestd) (semillas y plántulas) en la lluvia y en el banco de semillas por (a) el factor tipo de vegetación y por (b) la lluvia de semillas y el banco de semillas. QUERCUS = bosque de *Q. rugosa*, ABIES = bosque de *A. religiosa*, PINUS = bosque de *P. hartwegii*.

El número de especies en los tres tipos de vegetación y en la lluvia y banco de semillas se comportó de la siguiente manera:

Se observaron diferencias significativas en el número promedio de especies de diásporas y de plántulas por el tipo de vegetación  $F_{2, 174} = 32.53$ ,  $p < 0.001$ , así como por la lluvia y banco de semillas  $F_{1, 174} = 285.7$ ,  $p < 0.001$ . La interacción de ambos factores no mostró diferencias significativas en el número promedio de especies en lluvia y banco de semillas:  $F_{2, 174} = 0.84$ ,  $p = 0.43$ .

Las pruebas de Tukey mostraron la presencia de tres grupos distintos por el factor tipo de vegetación en el número de especies en la lluvia y banco de semillas, de los cuáles el bosque de *P. hartwegii* presentó el menor valor, el número de especies de diásporas y de plántulas también fue significativamente distinto, por lo que lluvia y banco de semillas se separaron en dos grupos distintos, de los cuales el primero correspondió al del mayor valor (Figura 2).

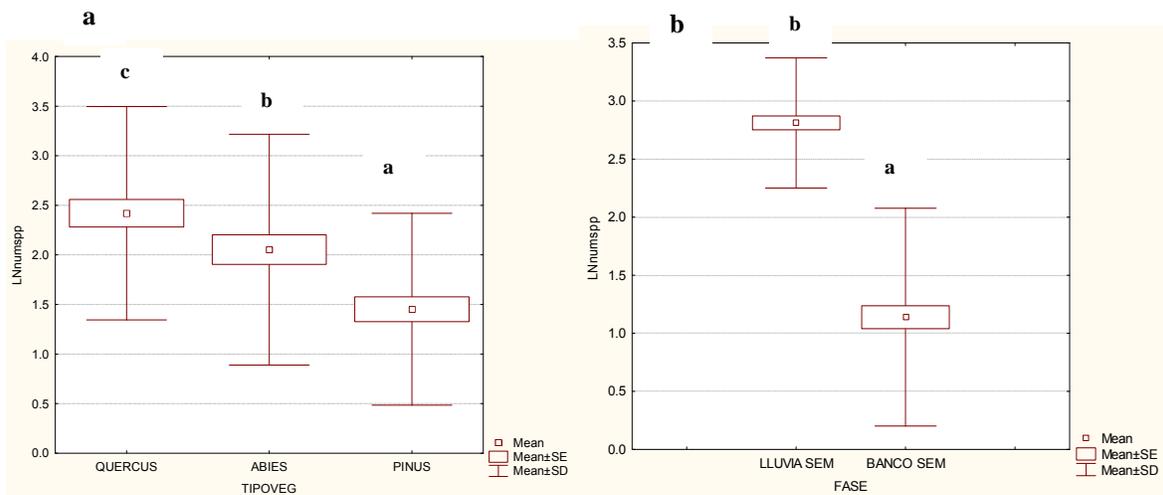


Figura 2.- Resultado de las pruebas de Tukey para el número ( $\pm$ Desvest) de especies de semillas y de plántulas en la lluvia y en el banco de semillas por (a) el factor tipo de vegetación y por (b) la fase de la comunidad evaluada: lluvia de semillas, banco de semillas. QUERCUS = bosque de *Q. rugosa*, ABIES = bosque de *A. religiosa*, PINUS = bosque de *P. hartwegii*.

La riqueza conjunta de la lluvia y del banco de semillas fue de 147 especies. Tanto en lluvia como en banco de semillas, la familia mejor representada por el número de especies fue la Asteraceae. Otras familias importantes fueron Poaceae, Rosaceae, Solanaceae y Cyperaceae. La especie dominante en la lluvia de semillas fue *Ageratina enixa*. En el banco de semillas fueron *Baccharis conferta* y *Bromus dolichocarpus*.

### Similitud

La similitud de especies entre la lluvia y el banco de semillas fue de 33 %. Entre la lluvia de semillas y la vegetación en pie fue de 40 %, y entre el banco de semillas y la vegetación en pie fue del 9 %.

### Coeficientes de variación

El coeficiente de variación del banco de semillas fue de 28 %. La lluvia de semillas mostró un valor de 27 %. De acuerdo con la prueba de  $F_{0.05(2)38,146} = 0.56 < 1.85$ ,

estos dos valores no fueron significativamente distintos.

### *Diversidad*

La diversidad de la lluvia de semillas de acuerdo con el índice de diversidad de Shannon-Weiner fue de  $H' = 2.92$ . Para el banco de semillas el valor de éste índice fue de  $H' = 1.28$ . Estos dos valores fueron significativamente distintos de acuerdo con la prueba de  $t_{0.05(2)11280} = 1.97 < 23.73$ . La dominancia de especies fue del 5 % para el banco de semillas y de 12 % para la lluvia de semillas.

### *Formas de vida y formas de crecimiento*

La lluvia de semillas estuvo representada por formas de crecimiento herbáceas y arbóreas en tanto que en el banco de semillas dominó la forma herbácea (Tabla 1). Asimismo tanto en lluvia como en banco de semillas dominaron las formas perennes.

Por forma de vida, las fanerofitas fueron las más abundantes tanto en el caso de las diásporas como en el caso de las plántulas (Tabla 1).

Tabla 1.- Número de diásporas en la lluvia de semillas y de plántulas en el banco de semillas por forma de crecimiento, forma de vida y ciclo de vida.

	<b>Lluvia de semillas</b>	<b>Banco de semillas</b>
<b>Forma de crecimiento</b>	<i>Número de diásporas</i>	<i>Número de plántulas</i>
Árboles	3038	17
Arbustos	2876	163
Hierbas	3180	527
Subarbustos	1380	28
<b>Ciclo de vida</b>		
Anuales	447	117
Perennes	5611	433
<b>Forma de vida</b>		
Camefitas	786	42
Criptofitas	529	71
Fanerofitas	7483	231
Hemicriptofitas	813	89
Terofitas	447	117

El análisis de la distribución de las formas de vida a través de la prueba de  $\chi^2$  mostró diferencias significativas en los números de plántulas y de diásporas de las diferentes formas de vida entre la lluvia y el banco de semillas:  $\chi^2= 447.24$ ,  $gl = 4$ ,  $p<0.00001$ . De acuerdo con los residuos ajustados de Haberman, las diferencias significativas se ubicaron en los números de diásporas y de plántulas de las terofitas. La comparación de las formas de crecimiento por el número de individuos (diásporas y plántulas) entre la lluvia y el banco de semillas también mostró diferencias significativas  $\chi^2= 589.47$ ,  $gl= 3$ ,  $p<0.00001$ . Los residuos ajustados de Haberman indicaron que las hierbas presentaron los valores más altos.

Las hierbas presentaron el mayor número de especies en la lluvia de semillas, al igual que en el banco de semillas. Asimismo, las fanerofitas presentaron un mayor número de especies tanto en lluvia como en banco de semillas (Tabla 2).

Tabla 2.- Número de especies de diásporas y de plántulas en la lluvia y en el banco de semillas por forma de crecimiento, forma de vida y ciclo de vida.

	<b>Lluvia de semillas</b>	<b>Banco de semillas</b>
<b>Forma de crecimiento</b>	<i>Número de especies</i>	<i>Número de especies</i>
Árboles	10	1
Arbustos	27	7
Hierbas	80	29
Subarbustos	11	2
<b>Ciclo de vida</b>		
Anuales	15	4
Perennes	108	22
<b>Forma de vida</b>		
Camefitas	17	2
Criptofitas	10	2
Fanerofitas	58	14
Hemicriptofitas	23	4
Terofitas	15	4

Las formas de vida no presentaron diferencias significativas en su distribución entre la lluvia y el banco de semillas por el número de especies de diásporas y de plántulas:  $\chi^2 = 2.5$ ,  $gl = 4$ ,  $p = 0.47$ .

Se encontraron diferencias significativas en la distribución del número de especies de las formas de crecimiento entre la lluvia y el banco de semillas  $\chi^2 = 589.47$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 1.92 \times 10^{-25}$ , siendo las hierbas la forma de crecimiento donde se localizaron las diferencias significativas de acuerdo con los residuos ajustados de Haberman.

## **DISCUSIÓN**

La presencia dominante de especies herbáceas es un indicador de los cambios que ocurren en la estructura de la comunidad después de una perturbación. Es común que mientras la vegetación en pie esté dominada por un estrato arbóreo, la composición del banco de semillas está dominada por herbáceas (Moscoso y Diez, 2005; Hopfensperger, 2007). Esto es por que las especies herbáceas tienen un papel importante en la regeneración de los bosques (Warr *et al.*, 1993). Algunas de estas también se encuentran en el sotobosque en etapas diferentes del proceso de regeneración.

En este estudio las fuentes de propágulos disponibles para la regeneración natural del bosque templado de la CRM dominaron las especies herbáceas, varias de ellas propias de estadíos sucesionales tempranos de los bosques templados. Esto ocurre a menudo en otros bosques templados, en los cuales las hierbas están presentes en mayores densidades en los bancos de semillas (Schiffman y Johnson, 1992).

Las especies de la vegetación secundaria son comunes en los bancos de

semillas de los bosques templados, sobre todo en aquellos que han sido fragmentados o deforestados con propósitos agrícolas (Priestley, 1986). Estas especies generalmente son formadoras de bancos de semillas persistentes como *Taraxacum*, *Sonchus oleraceus* y algunas especies de *Senecio* (Thompson, 1992; 2000) y por lo tanto pueden permanecer viables en el suelo por periodos de tiempo largos. Ortiz-Arrona *et al.* (2008) también reportan que las semillas de especies herbáceas perennes y anuales características de la vegetación secundaria constituyen el principal componente del banco de semillas del suelo, en bosques mesófilos de montaña y de pino-encino aledaños a pastizales secundarios.

La dominancia de las especies herbáceas también ha sido explicada porque su entrada y establecimiento son favorecidos en áreas que han sido deforestadas o que están aledañas a sitios de bosque conservado, donde su abundancia es mayor (Álvarez-Aquino *et al.*, 2005). Asimismo en este estudio la abundancia de semillas y de plántulas de arbustos en el bosque de *A. religiosa* fue mayor en comparación con el bosque de *Q. rugosa* y el de *P. hartwegii*. Es difícil explicar estas diferencias ya que hay que considerar por un lado la distribución natural de cada una de las especies y por otro lado su incorporación espacial y/o temporal a otros ambientes. Si tomamos en cuenta a las especies exclusivas de cada proceso y su abundancia en cada tipo de vegetación, tendremos a detalle información de las especies que están disponibles como acervo de la dinámica particular de cada sistema (Wolters y Bakker, 2002). En el bosque templado de la CRM el banco y la lluvia de semillas contienen en mayor proporción especies herbáceas, con un componente perenne importante. Por lo que la composición de especies en el

banco de semillas no refleja en su totalidad la composición de la vegetación en pie. Sin embargo si existe una contribución importante de semillas de especies nativas del estrato arbóreo y arbustivo encontradas en la lluvia de semillas lo cual es un indicador del estado de conservación del sitio y es necesario considerar estos eventos en un monitoreo a largo plazo.

Con relación a las plántulas de *Q. rugosa*, como única especie arbórea presente en ambas fuentes de propágulos, es importante resaltar aspectos particulares como el hecho de que las bellotas de esta especie son recalcitrantes, por lo que su permanencia en el banco de semillas no es por periodos largos de tiempo es decir, no son formadoras de bancos de semillas permanentes (Baskin y Baskin, 1998). Warr *et al.* (1994) encontraron a las especies arbóreas y particularmente las del género *Quercus* prácticamente ausentes en el banco de semillas. Sin embargo, otros estudios como el de Graber y Thompson (1978) han reportado una presencia de plántulas de árboles en bosques de semillas de bosques templados. Por su parte Ramírez-Marcial *et al.* (1992) reportaron resultados similares a los presentados en este trabajo para un bosque templado en Chiapas: prácticamente no se encontró relación entre la composición del banco de semillas y la de la estructura de la vegetación, la mayor proporción de plántulas correspondió a especies herbáceas, seguida de los arbustos y árboles. Ortiz-Arrona *et al.* (2008) sugieren que la presencia de especies arbóreas en los bancos de semillas se limita a la época de mayor producción de frutos y semillas de cada especie, por lo que su presencia en el banco es estacional. Esta razón puede explicar la emergencia de plántulas de *Q. rugosa* en el banco de semillas de la CRM.

La mayoría de las investigaciones solo relacionan uno de estas fases

dinámicas de una comunidad (lluvia y banco de semillas) con la vegetación en pie, considerar esta trilogía es muy importante para hacer un análisis sobre la dinámica de las comunidades y entender los cambios de la vegetación en el tiempo, como el proceso de regeneración de un sistema (Thompson, 1992; Wenny, 2001).

El hecho de que la similitud de especies entre la lluvia de semillas y la vegetación en pie sea cercana al 50 % nos indica que una gran cantidad de especies están aportando material genético para la regeneración natural y el restablecimiento de sus poblaciones. La presencia de la mayoría de estas especies no fue evidenciada en el banco de semillas bajo el diseño experimental de este trabajo, por lo que la similitud de especies entre el banco de semillas y la vegetación en pie fue solo del 15 %. Esto nos indica por un lado que, como ya se mencionó, existe la probabilidad de la presencia de más semillas incorporadas a las muestras de suelo, pero su emergencia no fue registrada por que no se cubrieron sus requerimientos para germinar. Por otro lado, esto puede indicar que después de la integración de las diásporas al suelo, las condiciones microambientales particulares y necesarias para que ocurra la germinación no se dieron, a pesar de que las muestras fueron mantenidas en el invernadero en condiciones controladas de humedad y temperatura, donde posiblemente algunas semillas ya habían perdido su viabilidad desde el campo por diferentes causas tanto naturales como antropogénicas (Bossuyt y Hermy, 2001).

El comportamiento en términos de similitud de especies en la vegetación en pie y aquella del banco de semillas fue común a lo reportado para otros bosques templados. Moscoso y Diez (2005) reportaron un 3 % de similitud en bosques de encino entre la vegetación en pie y el banco de semillas en bosques templados de

centro América. Hopfensperger (2007) reportó que la similitud entre el banco de semillas y la vegetación en pie entre diferentes ambientes es baja (del orden de 31 %), pero sobre todo en bosques templados en comparación con otros sistemas como humedales y pastizales. Esto es por que los disturbios cambian la composición de una comunidad y la similitud (entre banco de semillas y vegetación en pie), ambas sufren un decremento con respecto al tiempo desde que ocurrió la perturbación. En algunos sistemas la composición del banco de semillas está conformada por especies anuales y las especies perennes dominantes en la vegetación en pie están ausentes (Wolters y Bakker, 2002) lo que también causa una baja similitud entre el banco de semillas y la vegetación en pie.

Holmes y Cowling (1997), han sugerido que el banco de semillas es un predictor pobre de la composición y estructura de la vegetación, especialmente en campos agrícolas abandonados ya que únicamente especies de la sucesión temprana estarán representadas. Por lo tanto, especies nativas presentes en la lluvia de semillas pero no en el banco pueden indicar que el sistema en cuestión ha sido perturbado y que las condiciones microambientales como aquellas que son esenciales para la germinación de ciertas especies no sean las óptimas (Olano *et al.*, 2002), lo que sucede cuando se han abierto campos de cultivo en sitios de bosque por ejemplo. Este puede ser el caso de las especies arbóreas que estuvieron presentes en la lluvia de semillas pero no en el banco de semillas. Sin embargo esto también puede ser un efecto de las características de la luz, temperatura y humedad que en condiciones de invernadero varían de las condiciones del campo. Durante el tiempo del estudio, la diferencia en temperatura

fue de 2°C más en promedio en el invernadero que en el campo (Delgadillo, 2011). En este sentido, Santibáñez-Andrade (2009) ha reportado que la presencia de plántulas de esta especie (*Abies religiosa*) es mayor en sitios de bosque conservado con un dosel abierto pero no por apertura de campos de cultivo, sino por la estructura misma del bosque con una presencia homogénea de individuos jóvenes e individuos adultos, a una altitud promedio de 3350 m s.n.m., con 17° C de temperatura ambiente, 7.5° C de temperatura del suelo y un 57 % de humedad en la CRM. Es por esto que la emergencia del banco de semillas también debe ser estudiada en el campo, pues está influenciada por estas variables cuyos valores son distintos en condiciones de campo y en condiciones de invernadero. Aunado a lo anterior, también han ocurrido en el sitio perturbaciones antrópicas que han modificado las condiciones microambientales originales por lo que la germinación de algunas especies puede verse afectada en el campo y que las semillas si están contenidas en el suelo, ya hayan perdido su viabilidad tiempo atrás.

Cuando algunas especies están presentes en la lluvia de semillas pero ausentes en la vegetación en pie y en el banco, se puede argumentar que se trata de propágulos de nuevas especies que provienen de otros sitios, en algunos casos puede tratarse de especies exóticas o invasoras, caso que requiere atención prioritaria y medidas de manejo urgentes para evitar su establecimiento.

En la lluvia de semillas del presente estudio se encontraron 12 especies invasoras, todas son herbáceas y colonizan sitios perturbados o cercanos a cultivos, forman parte de la composición de especies correspondientes a estadíos sucesionales tempranos.

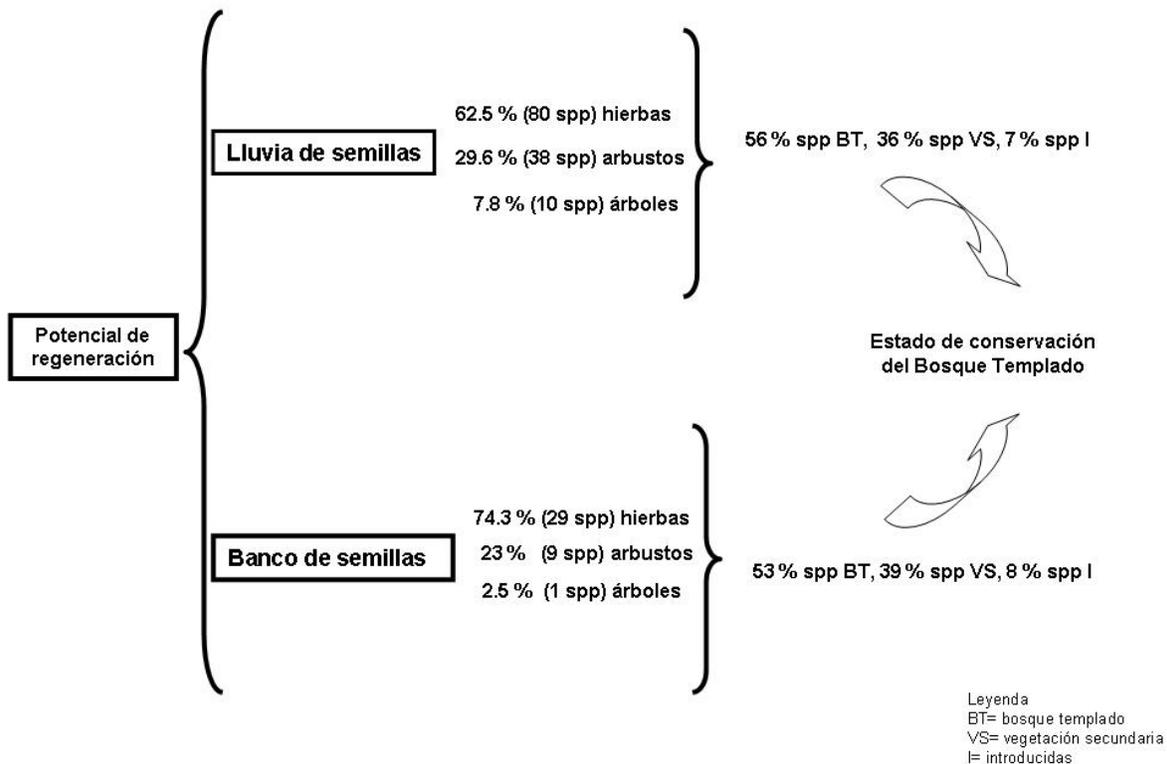


Diagrama 1- El potencial de regeneración natural del bosque templado de la CRM está constituido por diferentes formas de crecimiento en la lluvia y el banco de semillas.

El potencial para la regeneración natural del bosque templado de la CRM estuvo compuesto de diferentes grupos de especies presentes en la lluvia y en el banco de semillas: 1) Un mayor porcentaje de especies comunes a los bosques templados de la cuenca de México, la mayor parte de ellas del estrato herbáceo. 2) Especies representadas de la misma afinidad pero del estrato arbustivo. 3) Las especies arbóreas que contribuyen activamente a la producción de propágulos, la más abundante es *Q. rugosa*, especie también presente en el banco de semillas. Las especies arbóreas de *A. religiosa* y *P. hartwegii* están ausentes en el banco de semillas observado bajo condiciones de invernadero y 4) Especies de la

vegetación secundaria, tanto hierbas como arbustos, las cuales han entrado al sistema después de algún disturbio natural o antropogénico.

Con este trabajo donde planteamos el estudio de la trilogía banco de semillas, lluvia de semillas y vegetación generar modelos que nos permitan entender la dinámica de cada una de las especies presentes en estos eventos y proponer estrategias de investigación más puntuales sobre los indicadores de estado de cada uno de los tipos de vegetación.

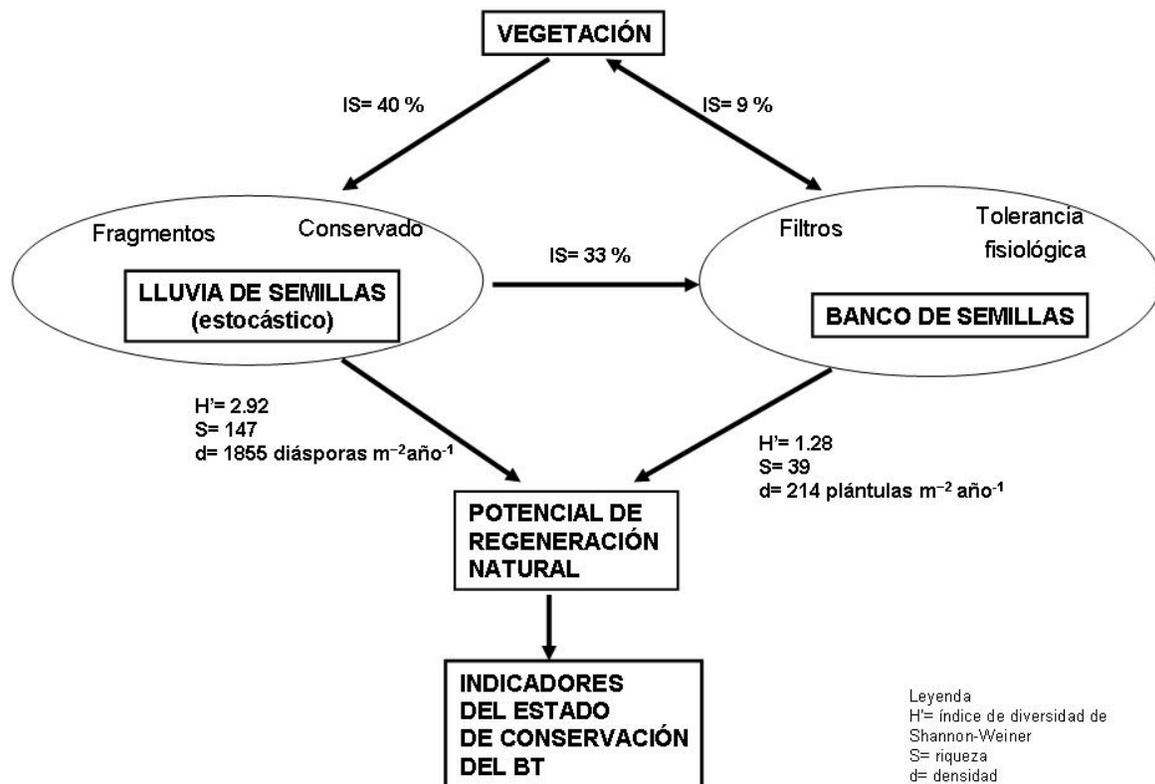


Diagrama 2- Propuesta de modelo conceptual que ilustra los componentes de diversidad, riqueza, similitud y densidad de la lluvia y del banco de semillas que constituyen al potencial de regeneración natural para el bosque templado de la CRM. La trilogía lluvia de semillas, banco de semillas y vegetación en pie se debe tomar en cuenta para elaborar indicadores del estado de conservación del bosque templado.

Podemos concretar que en la lluvia y el banco de semillas de la CRM existen especies que pueden ser consideradas para el manejo integral de este sistema como fuentes de propágulos.

Las semillas de especies arbóreas y arbustivas importantes están disponibles en mayores cantidades durante la época seca en los meses de abril-julio y el suelo colectado en época lluviosa contiene un porcentaje importante de especies de la sucesión temprana de bosques templados (*Baccharis conferta*, *Phytolacca icosandra*, entre otras) así como bellotas de *Quercus rugosa* viables.

Este tipo de estudios proporciona información importante para considerarse en propuestas integrales de manejo para los bosques templados a una escala de tipo de vegetación. Proporciona información sobre la dinámica de las especies presentes en la lluvia y en el banco de semillas para considerarse como herramienta en la restauración. A escala de paisaje nos habla de procesos ecológicos en la CRM, determinando la distribución de las especies en diferentes tipos de vegetación y la entrada de especies de distinta naturaleza al sistema en dos fases importantes de la regeneración natural: lluvia y banco de semillas.

## LITERATURA CITADA

- Agrawal A. y Gibson C. 1999. Enchantment and Disenchantment: The Role of community in Natural Resource Conservation. *World Development* **27**:629-649.
- Alan E., Barantes, U., Soto, A., Argüero, R. 1995. Elementos para el manejo de malezas en agroecosistemas tropicales. Cartago (C.R.) Editorial Tecnológica de Costa Rica. 224 p.
- Almeida-Leñero L., Nava M., Ramos A., Espinosa M., Ordoñez M. J. y Jujnovsky J. 2007. Servicios ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta Ecológica* **85**:53-64.
- Álvarez K. E. 2000. Geografía de la educación ambiental: algunas propuestas de trabajo en el Bosque de los Dinamos, Área de Conservación Ecológica de la Delegación Magdalena Contreras. Tesis de licenciatura en Geografía, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México, 127 pp.
- Álvarez-Aquino C., Williams-Linera G. y Newton A.C. 2005. Disturbance Effects on the Seed Bank of Mexican Cloud Forest Fragments. *Biotropica* **37**:337:342.
- Álvarez-Buylla E. y Martínez-Ramos M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**:314-325.
- Amico C.G. y Aizen M. A. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral* **15**:89-100
- Ávila-Akerberg V. 2002. La vegetación en la cuenca alta del río Magdalena: un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. Tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 92 pp.
- Ávila-Akerberg V. 2004. Autenticidad de los bosques en la Cuenca alta del río Magdalena. Diagnóstico hacia la restauración ecológica. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM, México. 124 pp.
- Bakker J.P., Poschlod P. Strykstra R., Bekker R.M. y Thompson K. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neelandica* **45**:461-490.
- Barik S. K., Tripathi R.S., Pandey H.N. y Rao P. 1996. Tree regeneration in a subtropical humid forest: effect of cultural disturbance on seed production, dispersal and germination. *Journal of Applied Ecology* **33**:1551-1560.
- Baskin C.C. y Baskin J.M. 1998. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, San Diego.

- Bekker R. M., Verweij G.L., Smith R.E., Reine R., Bakker J.P., Schneider S. 1997. Soil Seed Banks in European Grasslands: Does Land Use Affect Regeneration Perspectives? *Journal of Applied Ecology* **34**:1293-1310.
- Bonfil C. y Soberón J. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* **2**:189–200.
- Bonis A., Lepart J. y Grillas P. 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* **74**:81-92.
- Bonvissuto G.L. y Busso C.A. 2007. Seed rain in and between vegetation patches in arid Patagonia, Argentina. *International Journal of Experimental Botany* **76**:47-59.
- Bossuyt B. y Hermy M. 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography* **24**:225-238.
- Bossuyt B. y Hermy M. 2004. Seed bank assembly follows vegetation succession in dune slacks. *Journal of Vegetation Science* **4**:449-456.
- Bossuyt B. y Honnay. 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science* **19**:875-884.
- Broadhurst L., Lowe A., Coates D., Cunningham S., McDonald M., Vesk P. y Yates C. 2008. Seed supply for broadscale restoration: maximizing evolutionary potential. *Evolutionary Applications* ISSN 1752-4571.
- Butler B.J. y Chazdon R.L. 1998. Species Richness, Spatial Variation, and Abundance of the Soil Seed Bank of a Secondary Tropical Rain Forest. *Biotropica* **30**:214-222.
- Cain M.L., Milligan B.G. y Strand A.E. 2000. Long-Distance Seed Dispersal in Plant Populations. *American Journal of Botany* **87**:1217-1227.
- Camacho A.J. 2007. Efecto del fuego sobre la lluvia de semillas en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 87 pp.
- Cano-Santana Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UNAM, México, 198 pp.

- Cantoral-Uriza E., Almeida-Leñero L., Cifuentes-Blanco J., León-Paniagua L., Luis-Martínez A., Nieto-Montes A., Mendoza-Hernández P., Villarruel J.L., Aguilar V., Ávila V., Olguín H. y Puebla F. 2009. Biodiversidad del suelo de conservación Contrerense, Distrito Federal, base para estudios ambientales encaminados al manejo de ecosistemas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cavers P.B. 1983. Seed demography. *Canadian Journal of Botany* **61**: 3578–3590.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad; Instituto de Biología, UNAM, y Agrupación Sierra Madre, México, D.F. 847 pp.
- Challenger A. 2007. Conceptos generales acerca de los ecosistemas templados de montaña de México y su estado de conservación. En: Conservación de ecosistemas templados de montaña en México. Sánchez O., Vega E., Peters E. y Monroy-Vilchis O. Eds. Primera reimpresión. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. México. 315 pp.
- Chambers C.J. y MacMahon J.M. 1994. A Day in the Life of a Seed: Movements and Fates of Seeds and Their Implications for Natural and Managed Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**:263-292.
- Chambers J.C. 1995. Disturbance, Life History Strategies, and Seed Fates in Alpine Herbfield Communities. *American Journal of Botany* **82**:421-433.
- Chang E.R., Jefferies R.L. y Carleton T.J. 2001. Relationship between vegetation and soil seed banks in an arctic coastal marsh. *Journal of Ecology* **89**:367-384.
- Colwell R.K. 2005. EstimateS v7.5. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. < [viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS](http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS)>.
- Dalling J.W., Hubbell P. y K. Silvera. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* **86**:674-689.
- Dalling J.W., Muller-Landau H.C., Wright S.J. y Hubbell S.P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* **90**:714-727
- Dansereau P. y Lems K. 1957. The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions de L'Institute Botanique de L'Université de Montreal* **71**: 5-52.

- Decocq G., Aubert M., Dupont F., Alard D., Saguez R., Wattez-Franger A., Foucault B., Delelis-Dusollier E. y Bardat J. 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology* **41**:1065–1079.
- Del Castillo R.F. y Pérez-Ríos M.A. 2008. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca. *Journal of Tropical Ecology* **24**:433-444.
- Delgadillo D.E. 2011. Productividad primaria neta de los bosques templados de la cuenca del río Magdalena. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Domènech R., Vilà M., Gesti, J. y Pino J. 2005. Historical land-use legacy and *Cortaderia selloana* invasion in the Mediterranean region. *Global Change Biology* **11**:1054-1064.
- Dovčiak M., Reich P.B. y Frelich L.E. 2003. Seed rain, safe sites, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment. *Canadian Journal of Forest Restoration* **33**:1892-1904.
- Drake D.R. 1998. Relationships among the seed rain, seed bank, and vegetation of a Hawaiian forest. *Journal of Vegetation Science* **9**:103-112.
- Dukes J.S. y Mooney H.A. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Tree* **14**:135-139.
- Facelli J.M., Chesson P. y Barnes N. 2005. Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. *Ecology* **86**:2998–3006.
- Fenner M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall. London UK. 152 pp.
- Forcella F. 1984. A species-area curve for buried viable seeds. *Australian Journal of Agricultural Research* **35**:645-652.
- García E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación de Köpen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 246 p.
- Gentry A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* **15**:1-84.
- Gómez-Aparicio L., Zamora R., Gómez J.M., Hodar J.A., Castro J. y Baraza E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* **14**:1128-1138.

- Graae B.J. y Sunde P.B. 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* **23**:720–731.
- Graber K. y Thompson D. 1978. Seeds in the organic layers and soil of four Beech-Birch-Maple stands. US Government Printing Office. **703**:112-123.
- Graham D. J. y Hutchings M.J. 1988. Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *Journal of Applied Ecology* **25**:241–252.
- Graham A.W. y Hopkins M.S. 1990. Soil Seed Banks of Adjacent Unlogged Rainforest Types in North Queensland. *Australian Journal of Botany* **38**:261-8
- Grandin U. y Rydin H. 1998. Attributes of the seed bank after a century of primary succession on islands in Lake Hjalmarén Sweden. *Journal of Ecology* **86**:293:303.
- Grandin U. 2001. Short-term and long-term variation in seed bank/vegetation relations along an environmental and successional gradient. *Ecography* **24**: 731–741.
- Granström A. 1982. Seed banks in five boreal forest stands originating between 1810 and 1963. *Canadian Journal of Botany* **60**:1815-1821.
- Grombone-Guarantini M.T. y Ribeiro-Rodrigues R. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in South-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **18**:759-774.
- Guariguata M.R. y Pinard M.A. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: Implications for natural forest Management. *Forest Ecology and Management* **112**:87-99.
- Guterman Y. 1993. Seed Germination in Desert Plants. Springer-Verlag, Berlin.
- Hall J.B. y Swaine M.D. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* **12**:256-263.
- Halpern C.B., Evans S.A., Nielson S. 1999. Soil seed banks in young, closed-canopy forests of the Olympic Peninsula, Washington: potential contributions to understory reinitiation. *Canadian Journal of Botany* **77**:922-935
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London. 200 pp.

- Henderson C.B., Petersen K.E. y Redak R. A. 1988. Spatial and temporal patterns in the seed banks and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology* **76**:717-728.
- Hendry G.A., Finch-Savage W.E., Thorpe C.P., Atherton N.M., Buckland S.M., Nilsson K.A., Seel W.E. 1992. Free radical processes and loss of seed viability during desiccation in the recalcitrant species *Quercus robur* L. *New Phytologist* **122**: 273–279.
- Hill M.O. y Stevens P.A. 1981. The Density of Viable Seed in Soils of Forest Plantations in Upland Britain. *Journal of Ecology* **69**:693-709.
- Hofgaard A. 1993. Seed Rain Quantity and Quality, 1984-1992, in a High Altitude Old-Growth Spruce Forest, Northern Sweden. *New Phytologist* **125**: 635-640.
- Holmes P. y Cowling R.M. 1997. Diversity, composition and guild structure relationships between soil-stored seed banks and mature vegetation in alien plant-invaded South African fynbos shrublands. *Plant Ecology* **133**: 107-122.
- Honnay O., Bossuyt B., Verheyen K., Butaye J., Jacquemyn H. y Hermy M. 2002. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity and Conservation* **11**:213–242
- Hooper R.E., Legendre P. y Condit R. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology* **85**: 3313–3326.
- Hopfensperger K. 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos* **116**:1438-1448.
- Howe H.F. y Smallwood J. 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**:201-228.
- Hyatt L.A. 1999. Differences between seed bank composition and field recruitment in a temperate zone deciduous forest. *American Midland Naturalist* **142**:31-38.
- 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.
- INF 2000. Cartografía de recursos forestales y uso del suelo. Inventario Nacional Forestal 2000 (cifras preliminares). Subsecretaría de Gestión Ambiental, Semarnat. En: Conservación de ecosistemas templados de montaña en México. 2003. Sánchez O., Vega E., Peters E., y Monroy-Vilchis O. eds. Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat). 315 pp.

- Jankowska-Błaszczuk M. 1998. Variability of the soil seed banks in the natural deciduous forest in the Białowieża National Park. *Acta de la Sociedad Botánica de Polonia* **4**:313–324.
- Jian Z., Zhanqing H., Buhang L., Ji Y., Xugao W. y Xiaolin Y. 2008. Composition and seasonal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain, China. *Acta Ecologica Sinica* **28**:2445-2454.
- Johnson R., Stritch L., Olwell P., Lambert S., Horning M.E., Cronn R. 2010. What are the best seed sources for ecosystem restoration on BLM and USFS lands? *Native Plants Journal* **11**:117-131.
- Kalamees R., y Zobel M. 1998. Soil seed bank composition n different successional stages of a species rich woded meadow in Laelatu, western Estonia. *Acta Oecologica* **9**:175–180.
- Kellman M.C. 1970. The viable seed content of some forest soil in coastal British Columbia. *Canadian Journal of Botany* **48**:1383-1385.
- Kjellsson G. 1992. Seed banks in Danish deciduous forest: species composition, seed influx and distribution pattern in soil. *Ecography* **15**:86-100.
- Korb J., Springer J., Powers S., Moore M. 2005. Soil seed banks in *Pinus ponderosa* forests in Arizona: Clues to site history and restoration potential. *Applied Vegetation Science* **8**:103-112.
- Kostel-Hughes F., Young T.P. y McDonnell M.J. 1998. The soil seed bank and its relationship to the aboveground vegetation in deciduous forests in New York City. *Urban Ecosystems* **2**:43-59.
- Laborde J., Guevara S. y Sánchez-Ríos G. 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: The importance of rainforest trees outside forest fragments. *Ecoscience* **15**:6-16.
- Lawton R.O. y Putz F.E. 1988. Natural Disturbance and Gap-Phase Regeneration in a Wind-Exposed Tropical Cloud Forest. *Ecology* **69**: 764-777.
- Leck C.F. 1987. Habitat selection in migrant birds: seductive fruits. *Trends in Ecology and Evolution* **2**:2-33.
- Leckie S., Vellend M., Bell G., Waterway M., Lechowics M. 2000. The seed bank in an old-growth, temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Botany* **78**: 181–192.
- Magurran A.E. 1998. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press.

- Martínez-Ramos M. y Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical forest. *Plant Ecology* **108**:299-318.
- Mazari-Hiriart M. y Bellon M. 1995. Sustentabilidad del desarrollo urbano: agua. En Memorias del seminario nacional sobre movilidad territorial, distribución espacial de la población y procesos de urbanización. Sociedad Mexicana de Demografía-El Colegio de México, México.
- McDonnell M.J., Pickett S.T., Groffman P., Bohlen P., Pouyat R.V., Zipperer W.C., Parmelee R.W., Carreiro M.M. y Medley K. 1997. Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosystems* **1**:21-36.
- Meissner R.A. y Facelli J.M. 1999. Effects of sheep exclusion on the soil seed bank and annual vegetation in chenopod shrublands of South Australia. *Journal of Arid Environments* **42**:117-128.
- Miller P.M. 1999. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico *Journal of Tropical Ecology* **15**:179-188.
- Miller P.M. y Kauffman J.B. 1998. Seedling and Sprout Response to Slash-and-Burn Agriculture in a Tropical Deciduous Forest. *Biotropica* **30**:538-546
- Moffatt S.F. y McLachlan S.M. 2003. Effects of land use disturbance on seed banks of riparian forests in southern Manitoba. *Ecoscience* **10**:361-369.
- Moscoso M.L. y Diez G.M. 2005. Soil seed bank in an oak forest from the Colombian central cordillera. *Revista de la Facultad Nacional de Agronomía Medellín* **58**:2931-2944.
- Murray K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs* **58**:271-298.
- Nathan R. y Muller-Landau H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree* **15**: 278-285.
- Nava L.M. Z. 2003. Los bosques de la cuenca alta del río Magdalena, D.F., México. Un estudio de vegetación y fitodiversidad. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM. México.
- Nieto de Pascual P.C. 1995. Estudio sinecológico del bosque de oyamel de la cañada de Contreras, Distrito Federal. *Revista Ciencia Forestal en México* **20**:3-34.
- Olano J.M., Caballero I., Laskurain N.A., Loidi J. y Escudero A. 2002. Seed bank spatial pattern in a temperate secondary forest. *Journal of Vegetation Science* **13**:775-784.

- Olsen M., y Lamb D. 1988. Recovery of subtropical rainforest following storm damage. *Proceedings of the Ecological Society of Australia* **15**:297-301.
- Ortiz-Arrona C., Saldaña A.A., Sánchez V.L. y Castillo N.B. 2008. Banco de Semillas en el Suelo de un Bosque Mesófilo de Montaña en la Sierra de Manantlán, México. *ScientiaCUCBA* **10**:81-94.
- Peterson C.J. y Carson W.P. 1996. Generalizing forest regeneration models: the dependence of propagule availability on disturbance history and stand size. *Canadian Journal of Forest Research* **26**:45–52.
- Pickett S.T. y McDonnell M.J. 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. En Leek M.A., Parker V.T. y Simpson R.L. eds. Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego, CA.
- Plan Maestro de Manejo Integral y Aprovechamiento Sustentable de la Cuenca del río Magdalena. 2008. SMA-GDF, UNAM.
- Price M.V. y Joyner J. W. 1997. What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology* **78**:764–773
- Priestley D.A. 1986. Seed aging: implications for seed storage and persistence in the soil. Cornell University Press, Ithaca, N.Y. 304 p.
- Putz F.E. y Appanah S. 1987. Buried Seeds, Newly Dispersed Seeds, and the Dynamics of a Lowland Forest in Malaysia. *Biotropica* **19**: 326-333.
- Ramírez-Marcial N., González E.M. y Quintana A.P. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de Pino-Encino de los altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* **20**:59-75.
- Rejmanek M. y Richardson D.M. 1996. What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecology* **77**:1655–1661.
- Roovers P., Bossuyt B., Igodt B. y Hermy M. 2006. May seed banks contribute to vegetation restoration on paths in temperate deciduous forest? *Plant Ecology* **187**:25-38.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski J. y Rzedowski G. 2005. Flora Fanerogámica del Valle de México. CONABIO, INSTITUTO DE ECOLOGÍA. Michoacán, México. 1406 pp.
- Santibáñez-Andrade G. 2009. Composición y estructura del bosque de *Abies religiosa* en función de la heterogeneidad ambiental y determinación de su grado de conservación en la Cuenca del Río Magdalena, México, D.F. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Saulei S.M. y Swaine M.D. 1988. Rain forest dynamics during sucesión at Mogol, Papua New Guinea. *Journal of Ecology* **76**:1133-1152.
- Sax D.F. y Gaines S.D. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *TRENDS in Ecology and Evolution* **18**:561-566
- Schiffman P.M. y Johnson C.W. 1992. Sparse Buried Seed Bank in a Southern Appalachian Oak Forest: Implications for Succession. *American Midland Naturalist* **127**:258-267.
- Šerá B. 2005. Diaspores-Potential or real power of wild plants? Life cycle. *Ekológia (Bratislava)* **24**:7-27.
- Shmida A. y Wilson M. 1985. Biological Determinants of Species Diversity. *Journal of Biogeography* **12**:1-20.
- Sobrino V. E. y Fernández C. 1997. Método rápido de valoración de la viabilidad de bellotas de *Quercus ilex* L. mediante técnicas cromatográficas. *Cuadernos de la S.E.C.F.* **4**:61-67.
- Sork V.L. 1984. Examination of Seed Dispersal and Survival in Red Oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), Using Metal-Tagged Acorns. *Ecology* **65**:1020-1022.
- StatSoft. 2000. Statistica for Windows. Statistica II. Statsoft, Inc. Tulsa.
- Tabarelli M. Cardoso da Silva J. y Gascon C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* **13**:1419-1425.
- Tekle K. y Bekele T. 2000. The Role of Soil Seed Banks in the Rehabilitation of Degraded Hillslopes in Southern Wello, Ethiopia. *Biotropica* **32**:23-32.
- Thompson K. 1987. Seeds and seed banks. *New Phytologist* **106**:23-39.
- Thompson K. 1992. The functional ecology of seed banks. En: Fenner M. ed. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International. Inglaterra.
- Thompson K. 2000. The functional Ecology of Soil Seed Banks En: *Seeds The Ecology of regeneration in Plant Communities*. Fenner M. ed. 2a edición. CAB International. New York. Estados Unidos. 397 pp.
- 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.

- Toledo M. y Ordoñez M.J. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. En: Ramamoorthy, T.O., R. Bye, A. Lot y J. Fa., eds. Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología. UNAM. México. 739–755 pp.
- Van der Pijil L. 1982. Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag Berlín.
- Vander Wall B. Effects of seed size of wind-dispersed pines (*Pinus*) on secondary seed dispersal and the caching behavior of rodents. *Oikos* **100**:25–34.
- Vargas H., Bermejo B. y Ledig T. 2004. Manejo de Recursos Genéticos Forestales. 2ª edición. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México, y Comisión Nacional Forestal, Zapopan, Jalisco.
- Venable D.L. y Brown J.S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risks in variable environments. *The American Naturalist* **131**:60–384.
- Vilá M. y Gimeno I. 2007. Does invasion by an alien plant species affect the soil seed bank? *Journal of Vegetation Science* **18**:423-430.
- Villers-Ruiz L. y Trejo-Vázquez I. 1998. El impacto del cambio climático en los bosques y áreas naturales protegidas de México. *Interciencia* **23**:10-19.
- Vitousek P.M., D'Antonio C., Loope L., Rejmánek M. y Westbrooks R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* **21**:1-16
- Vyvey Q. 1989. Bibliographical review on buried viable seeds in the soil. *Botanical Section* **26**:311-320
- Wang B. C. y Smith T. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:379-385.
- Warr S.J., Thompson K. y Kent M. 1993. Seed bank as a neglected area of biogeographic research: a review of literature and sampling techniques. *Progress in Physical Geography* **17**:329-347.
- Warr S.J., Kent M. y Thompson K. 1994. Seed bank composition and variability in five woodlands in south west England. *Journal of Biogeography* **21**:151-168.
- Wenny D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* **3**:51–74.

- Whelan R. 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press. Cambridge. 210 pp.
- Wilby A. y Shachak M. 2000. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia* **125**:495–503.
- Williams-Linera G. 1993. Soil seed banks in four low mountain forests of Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **9**:321 - 337.
- Wilson M.F., Rice B.L. y Westoby M. 1990. Seed dispersal spectra: a comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science* **1**:547-562.
- Wolters M., Bakker J.P. 2002. Soil seed bank and driftline composition along a successional gradient on a temperate salt marsh. *Applied Vegetation Science* **5**:55-62.
- Xiaojun D., Quifeng G., Xianming G., Keping M. 2007. Seed rain, soil seed bank, seed loss and regeneration of *Castanopsis fargesii* (Fagaceae) in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Forest Ecology and Management* **238**:212-219.
- Young K.R., Ewel J.J. y Brown B.J. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* **71**:157 - 173.
- Zar J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Englewood Cliffs, Prentice-Hall. New Jersey USA. 620 pp.
- Zobel M., Kalamees R., Püssa K., Roosalu E., Moora M. 2007. Soil seed banks and vegetation in mixed coniferous forest stands with different disturbance regimes. *Forest Ecology and Management* **250**:71-76.

Apéndice 1.- Listado de las especies presentes en la lluvia de semillas del bosque templado de la CRM, México D.F. Se incluye información del número de diásporas en tres tipos de vegetación: Q= bosque de *Q. rugosa*, A= bosque de *A. religiosa*, P= bosque de *P. hartwegii*. T= número total de diásporas en el bosque templado. SD= síndrome de dispersión, TD= tipo de diáspora, TF= tipo de fruto, FC= forma de crecimiento, CV= ciclo de vida, FV= forma de vida. Las especies están ordenadas de mayor a menor abundancia, nd= no determinada. Fa=fanerofita, Cr=criptofita, Te=terofita, He=hemicriptofita, Ca=camefita.

Familia	Especie	Q	A	P	T	SD	TD	TF	FC	CV	FV
Asteraceae	<i>Ageratina enixa</i> King & Rob.	777	575	0	1352	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Fagaceae	<i>Quercus rugosa</i> Neé	840	0	0	840	barocoria	fruto	bellota	árbol	perenne	Fa
Pinaceae	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schldl. & Cham.	0	761	0	761	pterocoria	semilla	semilla	árbol	perenne	Fa
Pinaceae	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	0	0	619	619	pterocoria	semilla	semilla	árbol	perenne	Fa
Rosaceae	<i>Acaena elongata</i> L.	0	517	0	517	acantocoria	fruto	aquenio	subarbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Ageratina glabrata</i> (Kunth) R.M.King & H.Rob.	112	263	0	375	pogonocoria	fruto	aquenio	subarbusto	perenne	Fa
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca icosandra</i> L.	312	15	0	327	sarcocoria	fruto	baya	subarbusto	perenne	Fa
Solanaceae	<i>Solanum cervantesii</i> Lag.	134	144	37	315	sarcocoria	fruto	baya	árbusto	perenne	Fa
Rosaceae	<i>Prunus serotina</i> Poir.	159	111	0	270	sarcocoria	fruto	drupa	árbol	perenne	Fa
Loganiaceae	<i>Buddleja cordata</i> Kunth	200	58	3	261	pterocoria	semilla	semilla	árbol	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Ageratina ramirezorum</i> (Esp.)Turner	105	104	0	209	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Conyza</i> sp	21	161	0	182	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	nd	nd
Asteraceae	<i>Ageratina vernicosum</i> (Sch. Bip) King & Rob.	34	97	32	163	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Melampodium</i> sp	73	36	47	156	esclerocoria	fruto	aquenio	hierba	nd	nd
Poaceae	<i>Poa pratensis</i> L.	0	57	89	146	sacocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	Cr
Lamiaceae	<i>Salvia tillifolia</i> Vahl.	96	45	0	141	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	anual	Te
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> L.	55	22	62	139	esporocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	Cr
Asteraceae	<i>Archibaccharis</i> sp1	126	12	0	138	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Lamiaceae	<i>Salvia mexicana</i> Sessé & Moc.	133	0	0	133	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	He
Rosaceae	<i>Potentilla haematochrus</i> Lehm.	124	1	0	125	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Ca
Poaceae	<i>Montanoa frutescens</i> Mairet ex DC.	50	57	14	121	esclerocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Ageratina lucida</i> (Ortega) R.M.King & H.Rob.	17	79	20	116	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Lamiaceae	<i>Stevia monardifolia</i> HBK	26	86	0	112	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	He
Asteraceae	<i>Ageratina rhomboideum</i> HBK	19	92	0	111	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Brickellia scoparia</i> DC.	65	0	30	95	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Scrophulariaceae	<i>Penstemon roseus</i> G. Don	0	34	60	94	esporocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	Ca
Asteraceae	<i>Senecio angulifolius</i> DC.	55	39	0	94	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Solanaceae	<i>Physalis orizabae</i> Dunal	67	11	0	78	sarcocoria	fruto	baya	hierba	perenne	Ca
Poaceae	<i>Trisetum virletii</i> E.Fourn. ex Hemsl.	69	0	6	75	esclerocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	He
Poaceae	<i>Manfreda pringlei</i> Rose	39	35	0	74	ascocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	He
Rosaceae	<i>Potentilla candicans</i> Fisch. ex Lehm.	46	0	28	74	sarcocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Ca
Asteraceae	<i>Gnaphalium oxyphyllum</i> DC	34	28	9	71	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Ca
Amaranthaceae	<i>Iresine difusa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	66	0	0	66	sacocoria	semilla	semilla	hierba	anual	Te

Continuación...

Familia	Especie	Q	A	P	T	SD	TD	TF	FC	CV	FV
Asteraceae	<i>Gnaphalium semiamplexicaule</i> DC.	0	0	64	64	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Ca
Onagraceae	<i>Oenothera rosea</i> Aiton	63	0	0	63	esporocoria	semilla	semilla	hierba	anual	Te
Rosácea	<i>Rubus liebmannii</i> Focke	0	63	0	63	sarcocoria	fruto	drupas agregadas	arbusto trepador	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Verbesina virgata</i> Cav.	46	13	0	59	pterocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	34	22	0	56	esclerocoria	fruto	aquenio	hierba	anual	Te
Cyperaceae	<i>Cyperus hermaphroditus</i> Standl.	13	37	5	55	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Cr
Asteraceae	<i>Gnaphalium americanum</i> Greene	23	20	12	55	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	anual	Te
Asteraceae	<i>Senecio tolucanus</i> DC.	26	17	10	53	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	He
Rosaceae	<i>Duchesnea indica</i> (Andrews) Focke	0	47	5	52	sarcocoria	fruto	aquenos agregados	hierba	perenne	Ca
Solanaceae	<i>Physalis</i> sp	14	0	36	50	sarcocoria	fruto	baya	hierba	nd	nd
	<i>Morfoespecie</i> IRQ	41	8	0	49	sarcocoria	fruto	baya	nd	nd	nd
Geraniaceae	<i>Geranium seemannii</i> Peyr.	48	0	0	48	esclerocoria	fruto	esquizocarpo	hierba	perenne	Ca
Poaceae	<i>Muhlenbergia nigra</i> Hitchc.	0	13	34	47	esclerocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	He
Rosaceae	<i>Potentilla rubra</i> Willd. ex Schldl.	1	46	0	47	sarcocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Ca
Asteraceae	<i>Stevia subpubescens</i> Lag.	29	16	0	45	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Caryophyllaceae	<i>Drymaria laxiflora</i> Benth.	43	1	0	44	esporocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	Fa
Poaceae	<i>Muhlenbergia quadridentata</i> Trin.	0	1	43	44	esclerocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	He
Cyperaceae	<i>Cyperus seslerioides</i> Kunth	30	0	13	43	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Cr
Poaceae	<i>Pennisetum villosum</i> R.Br. ex Fresen.	42	0	0	42	pogonocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	Cr
Poaceae	<i>Piptochaetium fimbriatum</i> (Kunth) Hitchc.	0	0	41	41	esclerocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	Cr
Asteraceae	<i>Eupatorium mairitianum</i> DC.	38	2	0	40	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
	<i>Morfoespecie</i> L1Q	39	1	0	40	sacocoria	nd	nd	nd	Nd	nd
Rosaceae	<i>Rubus pumilus</i> Focke	0	40	0	40	sarcocoria	fruto	drupas agregadas	hierba	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Brickelia nutanticeps</i> Blake	0	39	0	39	pogonocoria	fruto	aquenio	subarbusto	perenne	Fa
	<i>Solanum nigrescens</i> M. Martens & Galeotti	39	0	0	39	sarcocoria	fruto	baya	subarbusto	perenne	Fa
Solanaceae	<i>Fuchsia thymifolia</i> Kunth	27	11	0	38	sarcocoria	fruto	baya	arbusto	perenne	Fa
Onagraceae	<i>Gnaphalium purpurascens</i> DC.	37	0	0	37	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	anual	Te
Asteraceae	<i>Stevia purpurea</i> Lag.	30	0	7	37	pterocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Ca
Commelinaceae	<i>Commelina coelestis</i> Willd.	30	2	1	33	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	He
Poaceae	<i>Muhlenbergia macroura</i> Hitchc.	0	0	33	33	esclerocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	He
Caprifoliaceae	<i>Sambucus nigra</i> L.	21	12	0	33	sarcocoria	fruto	drupa	árbol	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Senecio callosus</i> Sch.Bip.	0	26	6	32	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	He
Rubiaceae	<i>Bouvardia obovata</i> Benth.	29	2	0	31	pterocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	Fa

Continuación...

Familia	Especie	Q	A	P	T	SD	TD	TF	FC	CV	FV
	<i>Morfoespecie</i> 35Q	20	1	9	30	esclerocoria	semilla	semilla	nd	nd	nd
Solanaceae	<i>Cestrum nitidum</i> Mart. & Gal.	24	6	0	30	sarcocoria	fruto	baya	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Gnaphalium salicifolium</i> Sch.Bip.	18	0	12	30	esporocoria	fruto	aquenio	subarbusto	perenne	Ca
Solanaceae	<i>Cestrum thyrsoideum</i> Kunth	22	6	0	28	sarcocoria	fruto	baya	arbusto	perenne	Fa
	<i>globosa</i> Q	27	0	0	27	sarcocoria	fruto	baya	nd	nd	nd
Asteraceae	<i>Archibaccharis</i> sp2	0	20	6	26	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Cyperaceae	<i>Cyperus niger</i> Ruiz & Pav.	12	11	3	26	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Cr
Asteraceae	<i>Piqueria pilosa</i> Kunth	13	13	0	26	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Verbesina oncophora</i> B.L.Rob. & Seaton	14	12	0	26	Pterocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Cyperaceae	<i>Cyperus esculentus</i> L.	25	0	0	25	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Cr
Poaceae	<i>Bromus exaltatus</i> Bernh.	11	12	1	24	esclerocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	He
Asteraceae	<i>Senecio mulgediifolius</i> S.Schauer	0	10	14	24	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	He
Poaceae	<i>Bromus dolichocarpus</i> Wagnon	7	1	15	23	esclerocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	He
Asteraceae	<i>Roldana barba-johannis</i> (DC.) H.Rob. & Brettell	23	0	0	23	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Vernonia alamani</i> DC.	23	0	0	23	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Sigesbeckia jorullensis</i> Kunth	19	3	0	22	ixocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Fa
Betulaceae	<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	0	20	1	21	pterocoria	nuecesillas	nuecesillas	árbol	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Mofoespecie</i> COMPSA	0	21	0	21	pogonocoria	fruto	aquenio	nd	nd	nd
Rosácea	<i>Fragaria mexicana</i> Schltld.	21	0	0	21	sarcocoria	fruto	poliaquenio	hierba	perenne	He
Urticaceae	<i>Parietaria pensylvanica</i> Muhl. ex Willd.	0	0	21	21	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	anual	Te
Scrophulariaceae	<i>Castilleja lithospermoides</i> Kunth	13	1	6	20	esporocoria	semilla	semilla	hierba	anual	Te
Polygonaceae	<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	2	12	6	20	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Ca
Lamiaceae	<i>Salvia helianthemifolia</i> Benth.	4	16	0	20	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	He
Scrophulariaceae	<i>Castilleja tenuiflora</i> Benth.	0	12	7	19	esporocoria	semilla	semilla	hierba subarbustiva	perenne	Fa
Solanaceae	<i>Cestrum anagyris</i> Dunal	16	2	0	18	sarcocoria	fruto	baya	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Hieracium dysonymum</i> S.F.Blake	7	11	0	18	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Ca
	6Q	13	0	4	17	esclerocoria	semilla	nd	nd	nd	nd
Asteraceae	<i>Archibaccharis auriculata</i> (Hemsl.) G.L.Nesom	16	1	0	17	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Fa
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Willd. ex Kunth	3	14	0	17	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	He
Asteraceae	<i>Dahlia pinnata</i> Cav.	15	2	0	17	esclerocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	He
Scrophulariaceae	<i>Sibthorpia repens</i> (L.) Kuntze	15	2	0	17	esporocoria	semilla	semilla	Hierba	perenne	Ca
Asteraceae	<i>Morfoespecie</i> aster7A	0	16	0	16	pogonocoria	fruto	aquenio	nd	nd	nd

Continuación...

Familia	Especie	Q	A	P	T	SD	TD	TF	FC	CV	FV
Asteraceae	<i>Baccharis pteronioides</i> DC	15	1	0	16	pogonocoria	fruto	aquenio	subarbusto	perenne	Fa
Rhamnaceae	<i>Ceanothus coeruleus</i> Lag.	6	0	10	16	sarcocoria	fruto	baya	árbol	perenne	Fa
Asclepiadaceae	<i>Asclepias sp</i>	15	0	0	15	pogonocoria	semilla	semilla	nd	nd	Nd
Rubiaceae	<i>Bouvardia ternifolia</i> Schltld.	15	0	0	15	pterocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	Fa
Grossulariaceae	<i>Ribes ciliatum</i> Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.	15	0	0	15	sarcocoria	fruto	baya	arbusto	perenne	Fa
Scrophulariaceae	<i>Castilleja arvensis</i> Cham. & Schltld.	14	0	0	14	esporocoria	semilla	semilla	hierba	anual	Te
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia furcillata</i> Kunth	6	8	0	14	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Psacalium peltatum</i> Cass.	5	3	6	14	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	He
Asteraceae	<i>Morfoespecie 7Q</i>	12	1	0	13	esclerocoria	semilla	nd	nd	nd	Nd
Asteraceae	<i>Morfoespecie comp8A</i>	0	13	0	13	pogonocoria	fruto	aquenio	nd	nd	Nd
Asteraceae	<i>Morfoespecie compAP</i>	0	13	0	13	pogonocoria	fruto	aquenio	nd	nd	Nd
Rosaceae	<i>Amelanchier denticulata</i> (Kunth) K.Koch	0	12	0	12	sarcocoria	fruto	pomo	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Morfoespecie B10Q</i>	1	11	0	12	esclerocoria	semilla	nd	nd	nd	Nd
Asteraceae	<i>Oxylobus arbutifolius</i> A.Gray	12	0	0	12	pterocoria	fruto	aquenio	subarbusto	perenne	Fa
Rosaceae	<i>Rubus sp</i>	0	12	0	12	sarcocoria	fruto	drupas agregadas	subarbusto	perenne	Fa
Cyperaceae	<i>Cyperus aggregatus</i> Endl.	6	5	0	11	esclerocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Cr
	<i>Morfoespecie 76Q</i>	9	1	0	10	esclerocoria	semilla	nd	nd	nd	Nd
	<i>Morfoespecie B11Q</i>	2	8	0	10	esclerocoria	semilla	nd	nd	nd	Nd
Lamiaceae	<i>Cunila lythrifolia</i> Benth.	10	0	0	10	esclerocoria	fruto	mericarpios	subarbusto	perenne	Fa
Rosaceae	<i>Crataegus mexicana</i> D.Don	2	6	0	8	sarcocoria	fruto	pomo	árbol	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Senecio cinerarioides</i> Kunth	0	5	3	8	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Stevia viscida</i> Kunth	0	8	0	8	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	He
Fabaceae	<i>Vicia pulchella</i> Kunth	4	4	0	8	esclerocoria	semilla	semilla	hierba trepadora	perenne	Fa
Scrophulariaceae	<i>Castilleja sp</i>	0	0	7	7	esporocoria	semilla	semilla	hierba	nd	Nd
Poaceae	<i>Poa annua</i> L.	0	7	0	7	sarcocoria	fruto	cariopsis	hierba	anual	Te
Ericaceae	<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) Nutt.	6	0	0	6	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	Fa
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	6	0	0	6	sarcocoria	fruto	baya	árbol	perenne	Fa
Poaceae	<i>Bromus carinatus</i> Hook. & Arn.	0	6	0	6	esclerocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	He
Asteraceae	<i>Senecio andrieuxii</i> DC.	0	6	0	6	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Urticaceae	<i>Urtica chamaedryoides</i> Pursh.	1	0	5	6	esporocoria	semilla	semilla	hierba	anual	Te
Geraniaceae	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her. ex Aiton	3	2	0	5	balocoria	fruto	esquizocarpo	hierba	anual	Te
Asteraceae	<i>Senecio sanguisorbae</i> DC.	2	2	1	5	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Ca
Asteraceae	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	5	0	0	5	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	anual	Te

Continuación...

Familia	Especie	Q	A	P	T	SD	TV	TF	FC	CV	FV
Asteraceae	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	3	0	0	3	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Cirsium nivale</i> Kunth	0	3	0	3	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Ca
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia peplus</i> L.	3	0	0	3	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	anual	Te
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia prostrata</i> Ait.	0	3	0	3	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	anual	Te
Campanulaceae	<i>Lobelia laxiflora</i> Kunth	0	1	2	3	esporocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	Ca
Polemoniaceae	<i>Loeselia mexicana</i> Brand	2	1	0	3	pterocoria	semilla	semilla	subarbusto	perenne	Fa
Lamiaceae	<i>Salvia elegans</i> Vahl	3	0	0	3	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Baccharis</i> sp	1	1	0	2	pogonocoria	fruto	aquenio	nd	nd	nd
Caprifoliaceae	<i>Symphoricarpos microphyllus</i> Kunth	0	2	0	2	sarcocoria	fruto	drupa	arbusto	perenne	Fa
Commelinaceae	<i>Tradescantia</i> sp	1	1	0	2	esclerocoria	semilla	semilla	hierba	nd	Nd
Cyperaceae	<i>Carex tuberculata</i> Liebm.	0	0	1	1	esclerocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	Cr
Asteraceae	<i>Senecio albonervius</i> (Greenm.) H.Rob. & Brettell	1	0	0	1	pogonocoria	fruto	aquenio	arbusto	perenne	Fa
Asteraceae	<i>Senecio bellidifolius</i> Kunth	0	1	0	1	pogonocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	He
Poaceae	<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R.Br.	0	1	0	1	sacocoria	fruto	cariopsis	hierba	perenne	He
Asteraceae	<i>Stevia ovata</i> Willd.	1	0	0	1	esclerocoria	fruto	aquenio	hierba	perenne	He
Urticaceae	<i>Urtica urens</i> L.	0	1	0	1	esporocoria	fruto	aquenio	hierba	anual	Te



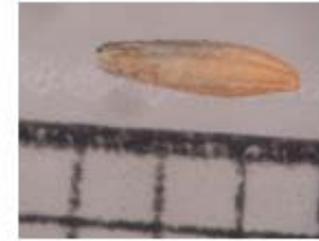
*Prunus serotina*



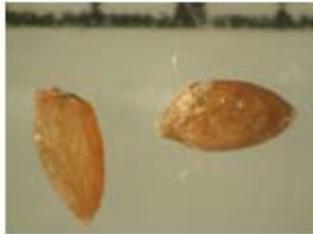
*Lobelia laxiflora*



*Hackelia mexicana*



*Poa pratensis*



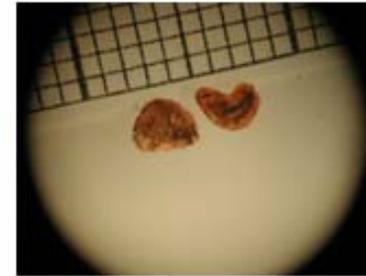
*Poa annua*



*Heterosperma pinnatum*



*Psacalium peltatum*



*Chimaphila umbellata*



*Helianthus lacinatedus*



*Pinus hartwegii*



*Acaena elongata*



***Muhlenbergia macroura***



***Pennisetum villosum***



***Muhlenbergia quadridentata***



***Iresine diffusa***



***Potentilla candidans***



***Parietaria pensylvanica***



***Polygonum hidropiperoides***



*Fragaria mexicana*



*Galium aschenbornii*



*Gnaphallium americanum*



*Sigesbeckia jorullensis*



*Gnaphallium oxyphyllum*



*Gnaphallium purpurascens*



*Manfreda pringlei*



*Sibthorpia repens*



*Oenothera rosea*



*Sambucus nigra*



*Ceanothus coeroleus*



*Solanum nigrescens*



*Quercus rugosa*



*Rubus pumilus*



*Potentilla rubra*



*Salvia tiliaefolia*



*Solanum nigrescens*



*Potentilla haematochrous*



*Urtica urens*



*Urtica mexicana*



*Pennisetum villosum*



*Verbesina oncophora*



*Ribes ciliatum*



*Salvia mexicana*



*Potentilla candidans*



*Senecio sanguisorbae*



*Senecio callosus*



*Senecio mulgedifolius*



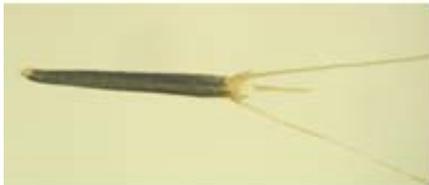
*Senecio andrieuxii*



*Senecio bellidifolius*



*Senecio albonervius*



*Stevia ovata*



*Senecio toluccanus*



*Senecio cinerarioides*



*Stevia monardifolia*



*Castilleja arvensis*



*Castilleja lithospermoides*



*Castilleja tenuiflora*



*Cunila lythrifolia*



*Cestrum thyrsoides*



*Cestrum anagyris*



*Duchesnea indica*



*Cestrum nitidum*



*Cyperus hermafroditus*



*Cyperus niger*



*Cyperus esculentus*



*Eryngium carlinae*



*Daucus montanus*



*Bromus dolichocarpus*



*Bromus exaltatus*



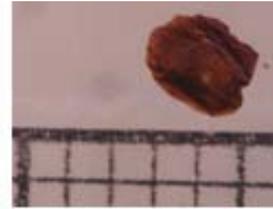
*Brickelia pendula*



*Brickelia scoparia*



*Bouvardia ternifolia*



*Bouvardia ovovata*



*Carex tuberculata*



*Erodium cicutarium*



*Geranium seemannii*



*Draba nivicola*



*Draba jorullensis*



*Euphorbia peplus*



*Euphorbia furcillata*



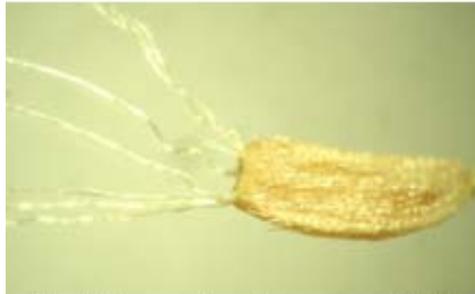
*Ageratina enixa*



*Ageratina ramirezorum*



*Ageratina rhomboideum*



*Archibaccharis asperifolia*



*Ageratina glabrata*



*Amelanchier denticulata*



*Baccharis conferta*



*Baccharis pteronioides*



*Arracacia atropurpurea*



*Ageratina vernicosa*

Apéndice 2- Especies presentes en el banco de semillas de la Cuenca del río Magdalena, México D.F. Se observan sus números de plántulas, sus formas de crecimiento (FC), ciclo de vida (CV), y formas de vida (FV), nd= no determinada.

Familia	Especie	No. plántulas	FC	CV	FV
Ericaceae	<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) Nutt.	1	hierba	perenne	fanerofita
Asteraceae	<i>Senecio toluccanus</i> DC.	3	hierba	perenne	hemicriptofita
Rosaceae	<i>Acaena elongata</i> L.	4	subarbusto	perenne	fanerofita
Asteraceae	<i>Montanoa frutescens</i> DC.	4	arbusto	perene	fanerofita
Rosaceae	<i>Rubís sp</i>	4	hierba	nd	nd
Asteraceae	<i>Sigesbeckia jorullensis</i> Kunth	4	hierba	perenne	fanerofita
Asteraceae	<i>Stevia subpubescens</i> Lag.	5	arbusto	perenne	fanerofita
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia sp</i>	6	hierba	nd	nd
Asteraceae	Compuesta	7	hierba	nd	nd
Poaceae	<i>Piptochaetium fimbriatum</i> (Kunth) Hitchc.	8	hierba	nd	nd
Asteraceae	<i>Senecio sp</i>	9	hierba	nd	nd
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia sp2</i>	10	hierba	nd	nd
Asteraceae	<i>Senecio angulifolius</i> DC.	10	arbusto	perenne	fanerofita
Asteraceae	<i>Senecio sanguisorbae</i> DC.	10	hierba	perenne	camefita
Solanaceae	<i>Physalis sp</i>	11	hierba	nd	nd
Lamiaceae	<i>Salvia elegans</i> Vahl	13	hierba	perenne	fanerofita
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca icosandra</i> L.	14	subarbusto	perenne	fanerofita
Asteraceae	<i>Archibacharis sp</i>	15	hierba	perenne	fanerofita
Poaceae	<i>Pasto3</i>	16	hierba	nd	nd
Fagaceae	<i>Quercus rugosa</i> Née	17	árbol	perenne	fanerofita
Asteraceae	<i>Dahlia pinnata</i> Cav.	18	hierba	perenne	hemicriptofita
Brassicaceae	<i>Brassica 1</i>	19	hierba	nd	nd
Asteraceae	<i>Ageratina enixa</i> (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob.	20	arbusto	perenne	fanerofita
Asteraceae	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	20	hierba	nd	nd
Lamiaceae	<i>Salvia sp</i>	21	hierba	nd	nd
Asteraceae	<i>Baccharis sp1</i>	22	hierba	nd	nd
Asteraceae	<i>Baccharis sp2</i>	22	hierba	nd	nd
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia postrata</i> Ait.	24	hierba	anual	terofita
Poaceae	<i>Trisetum virletti</i> E.Fourn. & E.Fourn.	25	hierba	perenne	hemicriptofita
Asteraceae	<i>Melampodium repens</i> Sessé & Moc.	30	hierba	anual	terofita
Solanaceae	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	31	hierba	anual	terofita
Rubiaceae	<i>Galium aschenbornii</i> S.Schauer	32	hierba	perenne	camefita
Asteraceae	<i>Gnaphalium americanum</i> Mill.	32	hierba	anual	terofita
Cyperaceae	<i>Cyperus sp1</i>	35	hierba	perenne	criptofita

Continuación...

Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> L.	36	hierba	perenne	criptofita
Solanaceae	<i>Solanum cervantesii</i> Lag.	40	arbusto	perenne	fanerofita
Onagraceae	<i>Fuchsia thymifolia</i> Kunth	41	arbusto	perenne	fanerofita
Asteraceae	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	43	arbusto	perenne	fanerofita
Poaceae	<i>Bromus dolichocarpus</i> Wagnon	43	hierba	perenne	hemcriptofita