



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**EFECTO DE LA IDENTIDAD ESPECÍFICA DE  
LOS ÁRBOLES DEL DOSEL SOBRE LAS  
CARACTERÍSTICAS DEL BANCO DE  
SEMILLAS EN UN BOSQUE MESÓFILO DE  
MONTAÑA EN LA SIERRA MADRE DEL SUR,  
OAXACA, MÉXICO**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**B I Ó L O G A**

P R E S E N T A

**YARA YOLOTZIN GARCÍA SOLARES**

DIRECTOR DE TESIS

DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

MÉXICO, D.F., 2011





Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
Secretaría General  
División de Estudios Profesionales

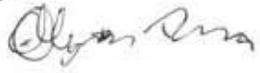
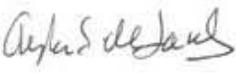
Votos Aprobatorios

**DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ**  
Director General  
Dirección General de Administración Escolar  
**Presente**

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

**Efecto de la identidad específica de los árboles del dosel sobre las características del banco de semillas en un bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, México**

realizado por **García Solares Yara Yolotzin** con número de cuenta **3-0209657-8** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario	Dra. Silvia Castillo Argüero	
Propietario	Dra. Mariana Hernández Apolinar	
Propietario Tutor	Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo	
Suplente	M. en C. Nancy Raquel Mejía Domínguez	
Suplente	Dra. María de los Ángeles Saldaña Acosta	

Atentamente,  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, D. F., a 11 de agosto de 2011  
EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

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

A mi madre

y en memoria de Mayito,

las amo.

Gracias...

A mi madre, a la que admiro por su fortaleza y alegría por la vida. No me imagino haber recorrido lo recorrido sin ella. Mami gracias por todo. Gracias por creer siempre en mi.

A Mayito que siempre ha sido y será inspiración.

A mi papá (tata), gracias por apoyarme todo este tiempo.

Lito: por ser ejemplo de madurez y entereza. Te quiero mucho hermanito.

A todos los Solares por ser tan como son, a mis tíos por apoyarme y preocuparse por mi.

A los García por mostrarme el lado liviano de la vida.

A mis amigas de la carrera y de toda la vida Sarita, Sofi y Zu, con las que he recorrido tanto y de las que he aprendido tanto (nenas chulas las quiero muchos muchotes).

A Yubi por representar mi pasado, presente y futuro. Por haber recorrido conmigo caminos inimaginables. Te adoro amiga.

A mis amigos de Ciencias con los que germiné... Sara, Sofi, Zu, Bere, David (Proteus), Eu, Marco, Flor (Flower), Alejandro.

A todos los chicos del Grupo de Ecología y Diversidad vegetal: Romi, Nancy, Beto, Edgar, Hugo, Marco, Lalo y mención especial a Jorge (MIL GRACIAS DOCTOR); sin ustedes este trabajo no se hubiera terminado de cocinar.

A Sau por su ayuda incondicional durante tanto tiempo, mis semillas y yo te lo agradecemos. Gracias por mostrarme esa parte tan linda de la vida.

A todos mis compañeros de baile: Fer, Yayo, Shusho, Gaby, Tana, Dianita, Luis, Rodrigo (Coco te debo más de lo que te imaginas), Sonia, Jimena, Dany, Pris y claro a mi profesor Marcos; que me han hecho mucho más agradable la vida, ellos que comprenden a la perfección que sin la danza es imposible definirnos.

A René por entrar a mi vida y hacer una revolución en ella, something...

Y finalmente a Jr y Pimienta por tanto amor y felicidad.

Gracias a todos ustedes, que siempre han estado ahí justo donde Yara necesitaba apoyo, ánimo y un hombro para sostenerse. Gracias por todos los momentos que hemos compartido. Nunca se vayan que yo nunca lo haré...

GRACIAS, GRACIAS, GRACIAS.

## **Agradecimientos.**

Al Dr. Jorge Meave del Castillo por todo su apoyo y paciencia para realizar este trabajo. Gracias por tantas enseñanzas y sobre todo por brindarme siempre su apoyo y comprensión.

A la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, por formarme como profesionista .

Al proyecto operativo del Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal el cual financió el trabajo que se presenta.

A la Dra. Silvia Castillo Argüero por enriquecer con sus observaciones este trabajo.

A la M. en C. Nancy Raquel Mejía Domínguez por compartir conmigo todo su conocimiento sobre Sto. Tomás Teipan y por su apoyo a lo largo de este arduo trabajo.

A la Dra. Mariana Hernández Apolinar, y Ángela Saldaña Acosta por darse el tiempo de revisar este trabajo y la paciencia para comentar conmigo esta investigación.

Al Biól. Marco Antonio Romero por su apoyo constante en la investigación, gracias a todo su apoyo la investigación llegó a un buen término.

A la M. en C. Silvia Salas por apoyarme tanto en mi estancia en Oaxaca.

Al Pueblo de Santo Tomás Teipan el cual me abrió sus puertas para llevar a cabo esta investigación.

A todos los integrantes del Grupo de Ecología y Diversidad Vegetal ya que gracias a sus comentarios este trabajo se enriqueció enormemente.

## Índice

<b>RESUMEN</b> .....	iv
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
1.1 Presentación del estudio.....	1
1.2 Definición e importancia del banco de semillas.....	2
1.3 Atributos y heterogeneidad del banco de semillas.....	3
1.4 Influencia diferencial de distintas especies den el dosel sobre el banco de semillas.....	4
1.5 Objetivos e hipótesis.....	7
<b>2. MÉTODO</b> .....	9
2.1 Descripción del área de estudio.....	9
2.2 Descripción de la parcela de estudio.....	10
2.3 Selección y descripción de las especies de estudio.....	11
2.4 Trabajo de campo.....	12
2.5 Análisis de datos.....	14
<b>3. RESULTADOS</b> .....	16
3.1 Caracterización general del banco de semillas.....	16
3.2 Densidad de semillas por especie del dosel.....	17
3.3 Riqueza y composición de especies por especie del dosel.....	21
3.4 Frecuencia de especies en el banco de semillas por especie del dosel....	22

3.5 Análisis de clasificación y ordenación.....	26
<b>4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....</b>	<b>29</b>
4.1 Características generales del banco de semillas.....	29
4.2 Efecto de la identidad específica sobre la densidad de semillas.....	31
4.3 Efecto de la identidad específica sobre la riqueza de especies.....	34
4.4 Conclusiones.....	35
<b>5. REFERENCIAS.....</b>	<b>37</b>
<b>Apéndice 1. Densidad promedio de semillas por especie.....</b>	<b>42</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

### FIGURAS

Figura 1. Procesos que inciden en la dinámica del banco de semillas.....	3
Figura 2. Esquema de la dinámica diferencial del banco de semillas.....	7
Figura 3. Localización de Santo Tomás Teipan, Oaxaca, México.....	9
Figura 4. Mapa de ubicación de los sitios de muestreo en la parcela de estudio.....	15
Figura 5. Valores promedio, máximos y mínimos de la densidad de semillas.....	18
Figura 6. Valores promedio, máximos y mínimos de la riqueza de especies.....	19
Figura 7. Clasificación por el método de Ward.....	27
Figura 8. Análisis de ordenación (DECORANA) de la densidad de semillas.....	28
Figura 9. Análisis de ordenación (DECORANA) de la composición de especies.....	28

### TABLAS

Tabla 1. Caracterización general del banco de semillas.....	16
Tabla 2. Densidad total de semillas y riqueza de especies por dosel monoespecífico.	20
Tabla 3. Frecuencia de semillas por dosel monoespecífico en la temporada húmeda.	23
Tabla 4. Frecuencia de semillas por dosel monoespecífico en la temporada seca.....	24
Tabla 5. Densidad de semillas en cinco bosques mesófilos de montaña.....	29

## RESUMEN

La regeneración de los bosques depende de diversos mecanismos, uno de los cuales es el banco de semillas. La composición y el tamaño de este último pueden potencialmente determinar la dinámica y la composición futura del bosque. Hay evidencia de que de acuerdo a los atributos de las especies en el dosel, éstas pueden influir de manera diferencial en la formación del banco de semillas. El objetivo de este trabajo fue analizar la influencia de cinco tipos de dosel sobre las características del banco de semillas en un bosque mesófilo de montaña en Santo Tomás Teipan (Oaxaca), México. Se tomaron 100 muestras de suelo en una parcela de 1 ha debajo de cinco tipos de dosel, cuatro de ellos debajo de especies del dosel superior (*Cornus disciflora*, *Chiranthodendron pentadactylon*, *Oreopanax xalapensis* y *Quercus laurina*) y un dosel multiespecífico en la temporada húmeda y seca. Las semillas se separaron manualmente y se identificaron. Se cuantificó el número de semillas y especies por muestra. Se aplicaron Análisis de Varianza, pruebas de Tukey y análisis de ordenación y clasificación para averiguar si la densidad de semillas y la composición de especies difería debajo de los distintos doseles. Se registraron 3110 semillas m<sup>-2</sup>; 1909 semillas en la temporada húmeda y 1201 en la seca. Casi la mitad (46%) de las semillas fueron de árboles en el dosel de la parcela de estudio y de éstas, la especie más abundante fue *Cornus disciflora* (sin indicios de reclutamiento). Se registraron 55 especies; 35 especies del dosel local y 20 especies de hierbas, arbustos y árboles provenientes de fuera de la parcela. El número de semillas y la riqueza fueron significativamente menores debajo del dosel de *Chiranthodendron pentadactylon*. Se encontraron pocas semillas de especies tolerantes a la sombra y dominaron las semillas de especies intolerantes a la sombra y dominantes en el dosel. Las características del banco de semillas fueron significativamente diferentes sólo debajo de *Chiranthodendron pentadactylon*. Los resultados permiten concluir que solo ciertas especies en el dosel influyen de manera diferencial sobre las características del banco de semillas del bosque mesófilo de montaña de Sto. Tomás Teipan.

## HOJA DE DATOS DEL JURADO.

Datos del alumno.

García  
Solares  
Yara Yolotzin  
21571027  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
302096578

Datos del Tutor

Doctor  
Jorge Arturo  
Meave del Castillo

Datos del sinodal (1)

Doctora  
Silvia  
Castillo  
Argüero

Datos del sinodal (2)

Doctora  
Mariana  
Hernández  
Apolinar

Datos del sinodal(3)

Maestra en Ciencias  
Nancy Raquel  
Mejía Domínguez

Datos del sinodal (4)

Doctora  
María de los Ángeles  
Saldaña  
Acosta

Datos del trabajo

Efecto de la identidad específica de los árboles del dosel sobre las características del banco de semillas en un bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, México.

46 p

2011

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Presentación del estudio

Gran parte del conocimiento sobre la dinámica de la vegetación boscosa ha sido obtenida a partir de estudios realizados en sistemas templados y tropicales. Este conocimiento no puede ser aplicado directamente por completo a los bosques mesófilos de montaña, ya que éstos presentan atributos ambientales muy particulares e intermedios entre ambos y, los procesos demográficos que ocurren en ellos son afectados por factores diferentes (Herwitz y Young, 1994; Arriaga, 2000). A pesar de los esfuerzos recientes por comprender la dinámica de los bosques de este tipo, las características de sus bancos de semillas han recibido relativamente poca atención. De hecho, el interés por el estudio del banco de semillas en bosques de todos tipos pero sin disturbios fuertes es relativamente reciente (Jankowska-Blaszczuc *et al.*, 1998; Bossuyt *et al.*, 2002). En el contexto del análisis de la dinámica de la vegetación, este estudio pretende inspeccionar cuáles son los efectos contrastantes de diferentes especies dominantes del dosel sobre la formación del banco de semillas en un bosque mesófilo de montaña para, con base en esta información, intentar dilucidar qué papel juega el banco de semillas en la dinámica del bosque.

La regeneración de un bosque depende de diversos mecanismos tales como el banco de semillas, la lluvia de semillas, los bancos de plántulas y otros mecanismos de regeneración avanzada, cuya importancia se ve reflejada en la dinámica del bosque. La dinámica de un bosque particular varía según los mecanismos de regeneración que se presenten en él. Las características del banco de semillas, tales como el tamaño (número de semillas por unidad de volumen de suelo) y la composición, cambian de acuerdo con las diferentes condiciones ambientales y los tipos de vegetación (Arriaga y Mercado, 2004). Estas diferencias en la composición del banco de semillas pueden potencialmente determinar la dinámica y la composición futura del bosque completo. El estudio de los bancos de semillas arroja información que puede contribuir a dilucidar la dinámica de un bosque, por ejemplo, permite evaluar la probabilidad de que se establezcan individuos de diferentes especies en el futuro o las estrategias predominantes de regeneración (Grime, 1989; Williams-Linera, 1993; Flores y Dezzeo, 2005). Este estudio se centra en el análisis de la influencia de las copas de distintas especies de árboles sobre el banco de semillas, enfocándose particularmente en dos atributos: la densidad de semillas y la composición de especies del banco de semillas. Se espera que esta investigación brinde nueva

información que nos ayude a comprender los mecanismos de regeneración que operan en este sistema y la dinámica del bosque en general.

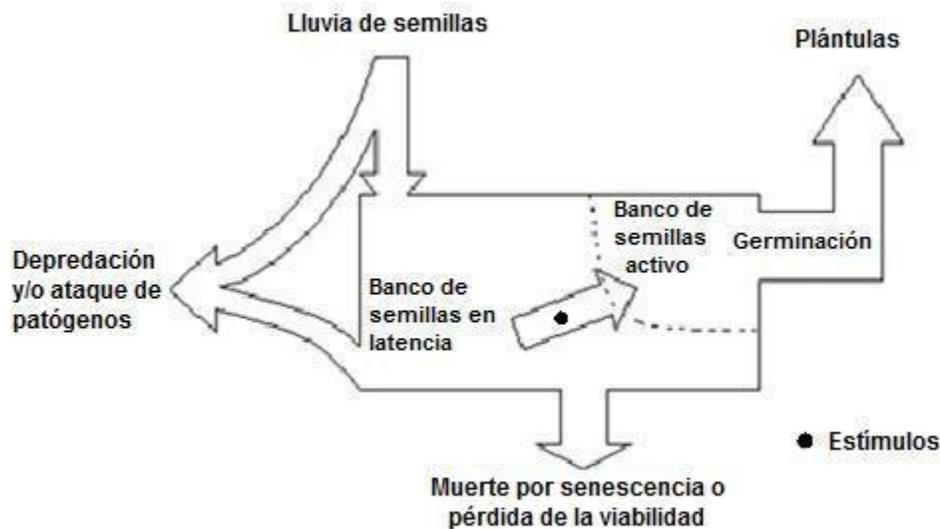
## **1.2 Definición e importancia del banco de semillas**

El banco de semillas se define como la reserva de semillas viables inmersas dentro del volumen del suelo o colocadas sobre su superficie, potencialmente capaces de germinar y reemplazar a plantas adultas (Harper, 1977; Thompson y Grime, 1979; Baker, 1989; Fenner y Kitajima, 1999; Acevedo *et al.*, 2003; Álvarez-Aquino *et al.*, 2005; Fisher *et al.*, 2009). El banco de semillas está compuesto en parte por semillas producidas en el área por la vegetación establecida (*i.e.* autóctonas), y en parte por semillas provenientes de otros sitios (*i.e.* alóctonas). Las semillas normalmente se incorporan al banco de semillas en condición latente y esperan condiciones favorables para germinar (Harper, 1977; Simpson *et al.*, 1989). Existe un flujo en el banco de semillas determinado por una sola entrada y numerosas rutas de salida, las cuales le dan un carácter dinámico (Fig. 1). La única entrada al banco es a través de la lluvia de semillas, mientras que las salidas son más variables porque incluyen a la germinación o a las pérdidas debidas al enterramiento muy profundo, la dispersión secundaria o la muerte de las semillas por depredación, ataque de patógenos o deterioro fisiológico. Estas entradas y salidas controlan directamente la densidad de semillas y la composición de especies (Harper, 1977; Simpson *et al.*, 1989; Álvarez-Aquino *et al.*, 2005).

La formación de bancos de semillas constituye una de las pocas estrategias de regeneración que se presentan en las plantas vasculares (Fenner y Kitajima, 1999; Arriaga, 2000). De hecho, este mecanismo constituye la vía más importante de regeneración de especies pioneras (Dalling, 2002). Las semillas en el banco representan una reserva de genes acumulados a través del tiempo y da un indicio de la diversidad que puede caracterizar a un bosque en el futuro (Simpson *et al.*, 1989; Fisher *et al.*, 2009).

Es frecuente que el banco de semillas difiera de la vegetación establecida, excepto en sitios con disturbios recientes o claros grandes, debido a la prevalencia de bancos transitorios de semillas de las especies arbóreas sobre los persistentes (Pickett y McDonnell, 1989; Moles y Drake, 1999; Bossuyt *et al.*, 2002). En los bancos de semillas que llegan a contener especies arbóreas abundan las semillas de especies típicas de estadios sucesionales tempranos, las cuales habitualmente son las primeras colonizadoras de claros que se forman en el dosel cerrado de

bosque húmedos. Sin embargo, a pesar de la dominancia de estas especies en el banco de semillas, usualmente sólo constituyen una pequeña parte de la vegetación en desarrollo (Garwood, 1989; Fenner y Kitajima 1999, Dalling, 2002).



**Figura 1.** Procesos que definen la dinámica del banco de semillas y que le dan un carácter dinámico (tomado de Harper, 1977).

### 1.3 Atributos y heterogeneidad del banco de semillas.

Los principales atributos del banco de semillas son la densidad de semillas encontradas en éste y las especies que lo componen, además de características espaciales como la diferenciación vertical en la columna del suelo, las proporciones de semillas que abandonan o persisten en el banco y las señales que disparan la germinación (Álvarez-Aquino *et al.*, 2005).

Los factores que influyen más fuertemente sobre la formación y las características del banco de semillas son la latencia de estas estructuras, sus requerimientos para la germinación, la profundidad, el tipo de suelo y las características de la vegetación establecida. En particular, este último factor influye en la asignación de biomasa en las semillas, la eficacia de la dispersión y los efectos de la inhibición de la germinación, además de que establece condiciones microclimáticas muy particulares (Pickett y McDonnell, 1989; Uriarte *et al.*, 2004).

Una particularidad muy relevante de los bancos de semillas es que a escalas espaciales muy pequeñas, es decir, en superficies de unos pocos metros cuadrados, éstos suelen ser muy

heterogéneos tanto en densidad como en composición de especies (Dalling, 2002; Dalling y Hubbell, 2002). En sistemas forestales la distribución de las semillas en el suelo suele ser heterogénea debido a la asincronía en la producción de los frutos maduros como a la ubicación de las fuentes de semillas y los arreglos espaciales de las especies establecidas en una comunidad, los patrones de dispersión de las semillas, así como la abundancia y el comportamiento de los depredadores. Esta serie de factores dinámicos se traducen en diferencias en los patrones de agregación de las semillas en el banco o en las condiciones edáficas y microclimáticas locales (Garwood, 1989).

#### **1.4 Influencia diferencial de distintas especies en el dosel sobre el banco de semillas**

La estructura y la composición de la vegetación establecida están determinadas en primera instancia por el establecimiento y la supervivencia de plántulas en el pasado. El establecimiento de las plantas en una comunidad puede estar limitado por el número de semillas presentes en el sitio, las condiciones microclimáticas, la competencia o la depredación de semillas (Boyd y Van Acker, 2004). En este proceso, la composición del dosel modifica las características ambientales dentro del bosque (Mejía-Domínguez *et al.*, 2011a), las cuales pueden determinar el momento de germinación de las semillas depositadas en el banco (Le Page *et al.*, 2000; Hubbell *et al.*, 2001). Es decir, hay razones para sospechar que el banco de semillas es modificado por la composición del dosel y esta modificación podría tener consecuencias en la dinámica del bosque.

Los árboles del dosel pueden ejercer efectos positivos o negativos en la composición y la diversidad de la comunidad de plantas que se establece bajo sus copas. Es mucha la evidencia que muestra la magnitud y la variedad de efectos que tiene el dosel sobre los factores ambientales en el interior del bosque como la temperatura, la humedad atmosférica y el régimen de radiación (Campbell y Norman, 1989; Damascos y Rapoport, 2002; Acevedo *et al.* 2003; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; García, 2006; Tanaka y Hashimoto, 2006; Mejía-Domínguez *et al.*, 2011b). Por ejemplo, el follaje permite el paso o intercepta la precipitación y además influye en las fluctuaciones de temperatura del suelo (Campbell y Norman, 1989; García, 2006). El dosel también afecta indirectamente procesos como la fotosíntesis, la transpiración, el crecimiento celular, la incidencia de infecciones por patógenos, el crecimiento y la multiplicación de insectos y la fotomorfogénesis por entrada diferencial de luz determinada por la heterogeneidad de la cobertura arbórea (Damascos y Rapoport, 2002). Inclusive se han registrado eventos de

facilitación e inhibición de la germinación en los que participan de exudados de raíces (Baker, 1989; Garwood, 1989).

La influencia del dosel en el suelo se refleja en la composición del mantillo, la humedad y la temperatura principalmente (Campbell y Norman, 1989), factores que a su vez modifican la composición de los bancos de semillas. Por ejemplo, suelos con un pH bajo y una alta concentración de materia orgánica suelen contener bancos de semillas de densidades bajas en comparación con los bancos en suelos con poca materia orgánica. Por otro lado, la humedad promueve la germinación de esporas de hongos capaces de matar o dañar las semillas, ya sea por toxinas inhibitorias de la germinación o causando daño a la membrana (Wagner y Mitschunas, 2008). Por lo tanto, es razonable esperar que haya diferencias en el banco de semillas dependiendo de la cantidad de materia orgánica y humedad bajo las copas de diferentes especies (Pickett y McDonnell, 1989; Arriaga y Mercado, 2004).

El factor lumínico ejerce una influencia grande en el arreglo de los componentes en el espacio de las especies vegetales (Sterck y Bongers, 2001; Valladares *et al.*, 2002). Este acomodo espacial de los componentes vegetales (arquitectura del dosel) influye extensamente en factores trascendentales para la formación del banco de semillas. En primer lugar, el ángulo de las hojas, así como su tamaño y forma, determinan directamente la radiación que incide en el sotobosque (Canham, 1988; Falster y Westoby, 2003). Los árboles que tienen hojas con un ángulo cercano a 180° con respecto a las ramas incrementan la captura de luz por la mañana y por la tarde, mientras que los árboles con hojas con ángulos cercanos a 90° capturan más luz al medio día y en verano (Falster y Westoby, 2003). Por lo tanto, la cantidad y la calidad de luz que llega al suelo son diferentes de acuerdo con la especie en el dosel presente en cada lugar.

La humedad del suelo debajo de un árbol también es afectada por la cantidad de agua de lluvia que llega al suelo, ya que de acuerdo con la especie en el dosel sobre la que cae el agua de lluvia, ésta puede acumularse, caer por goteo, escurrir por el tallo (escorrentía cortical) o llegar libremente al suelo, dependiendo de la arquitectura de la copa del árbol. Además, el hecho de que la caída del agua sea libre o por goteo también influye en procesos de erosión y compactación del suelo, y consecuentemente en el enterramiento de semillas, además de que tiene efectos en la elección de hábitat por parte de la fauna (Ford y Deans, 1978; García, 2006).

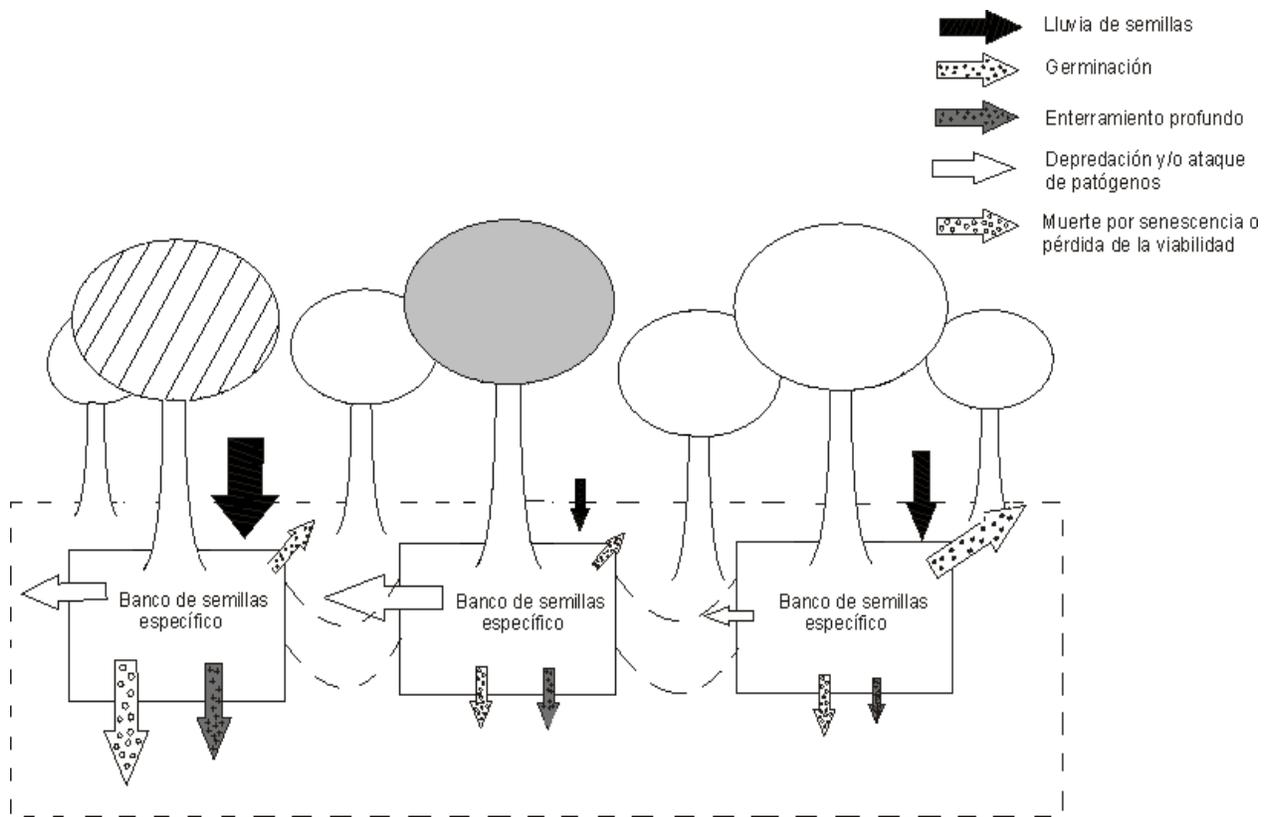
El balanceo de los árboles por el viento también varía según la especie en función de la geometría, la longitud y el diámetro del fuste y de las ramas, así como los ángulos de inserción

(Sellier y Fourcaud, 2009). Estas diferencias también pueden modificar la formación del banco de semillas por la caída de frutos debido al viento.

Esta influencia diferencial de las distintas especies en el dosel también se refleja en el comportamiento de la fauna, ya que éstas ofrecen una gama de características que atraen de forma selectiva a diferentes especies animales, ya sea para perchar (aves), para alimentarse de los frutos o como guaridas. La intervención de la fauna juega un papel muy importante en la composición del banco de semillas, ya sea porque remueven los frutos de las plantas parentales, las ingieren o inclusive las transportan. Por ejemplo, los insectos suelen atacar las semillas grandes antes de la dispersión, modificando el contenido de semillas viables en el banco (Harms y Paine, 2003). En realidad, tanto las plantas adultas como las plántulas y las semillas pueden ser favorecidas por la dispersión, aunque también pueden verse desfavorecidas por la herbivoría particular que ocurre en diferentes micrositios (Pickett y McDonnell, 1989; Garwood, 1989). La herbivoría y la frugivoría difieren entre especies, ya sea por la calidad nutricional de los tejidos vegetales o por la cantidad y variedad de las defensas químicas y físicas (Barone, 2000; Greenberg y Bichier, 2005). El ciclo del nitrógeno refleja la deposición diferencial de heces de insectos herbívoros de diferentes especies (Frost y Hunter, 2004), y las aves tienen preferencias claras en el uso del hábitat de acuerdo con diferentes características de la copa (Ortíz-Pulido, 1997; Holmes y Robinson, 1981; Greenberg y Bichier, 2005; Laverde et al., 2005).

Este conjunto de evidencias hace razonable suponer que cada especie de árbol del dosel tiene efectos específicos en la formación del banco de semillas. Los efectos diferenciales o específicos de la especie sobre el flujo de semillas se ilustran en la Figura 2, que es una modificación del esquema elaborado por Harper (1977) y muestra cómo el flujo de semillas, tanto las entradas como las salidas, así como y las condiciones microclimáticas, pueden ser diferentes debajo de la copa de distintas especies de árbol.

Finalmente, dado que la identidad de los individuos del dosel es uno de los factores que modifican más fuertemente tanto las condiciones ambientales en el sotobosque como el ingreso, la permanencia y la salida de una semilla del banco de semillas, cabe preguntarse si los individuos del dosel que pertenecen a diferentes especies pueden estar asociados a un banco de semillas específico en su vecindario, es decir, si los bancos de semillas son exclusivos y diferentes unos de otros.



**Figura 2.** Esquema del banco de semillas en el que se ilustra la dinámica del banco de semillas de manera diferencial debajo de distintas especies dominantes en el dosel. La magnitud de las entradas de semillas al banco y sus salidas de éste depende de la identidad del individuo en el dosel.

### 1.5 Objetivos e hipótesis

El objetivo general del estudio fue analizar el efecto de la especie de los individuos del dosel sobre las características del banco de semillas en un bosque mesófilo de montaña.

Los objetivos particulares fueron los siguientes:

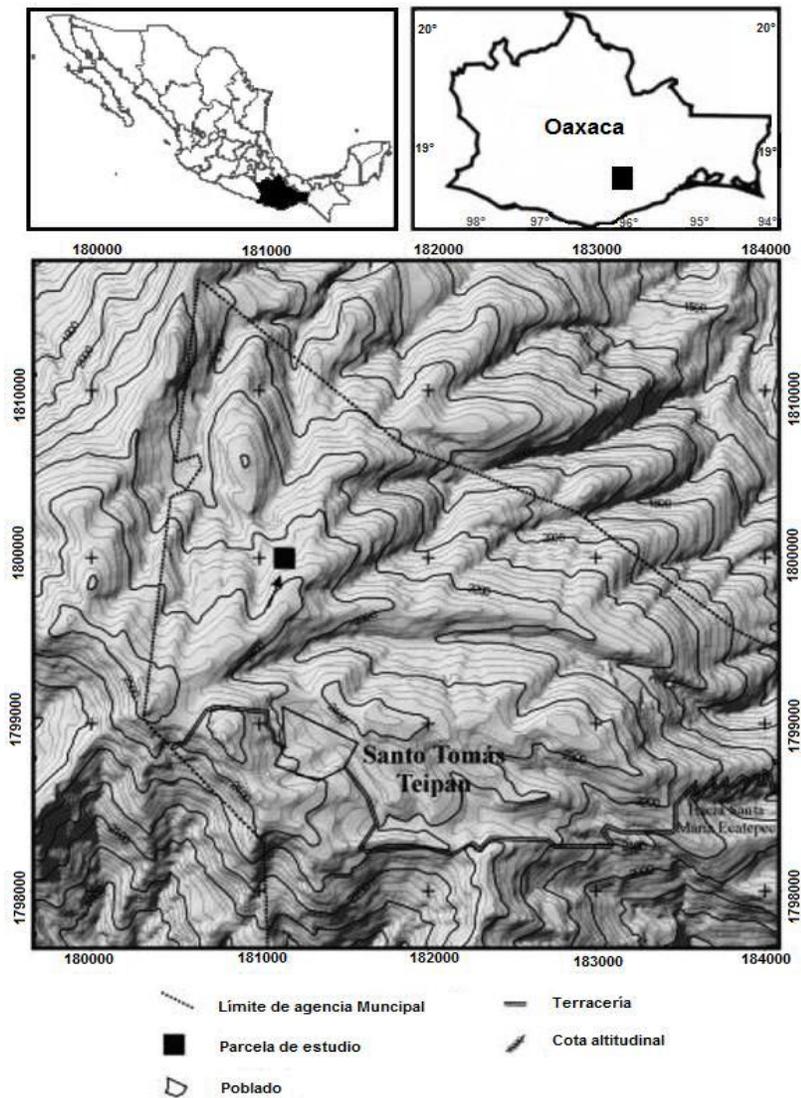
- 1.- Determinar la riqueza y la composición de especies del banco de semillas bajo la copa de diferentes especies dominantes del dosel, con particular énfasis en las especies arbóreas de la comunidad.
- 2.- Comparar la densidad de semillas y la composición de especies en el banco de semillas bajo la copa de diferentes especies dominantes en el dosel.

La hipótesis central de este estudio es que las características de las copas de diferentes especies en el dosel modifican de manera diferencial las condiciones ambientales dentro del bosque. Por lo tanto, se esperaba que el banco de semillas ubicado debajo de las distintas especies del dosel presentara diferencias significativas en términos de la densidad de semillas y la composición de especies.

## 2. MÉTODOS

### 2.1 Descripción del área de estudio

Esta investigación se llevó a cabo en la localidad de Santo Tomás Teipan ( $16^{\circ}14' - 16^{\circ}16' N$ ,  $95^{\circ}57' - 96^{\circ}00' O$ ), localizada en el municipio de Santa María Ecatepec, Oaxaca, México (Fig. 3).



**Figura 3.** Localización de Santo Tomás Teipan, Oaxaca y ubicación de la parcela de estudio a 1 km al norte del pueblo (181 185 – 1799 195 UTM, zona 14) (tomado de Mejía-Domínguez, 2006).

Teipan se ubica en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur, cerca del cerro Calabazo. La geología de la región está conformada por rocas metamórficas del Paleozoico, rocas sedimentarias calizas, volcano-sedimentarias del Cretácico y rocas ígneas intrusivas también del Cretácico (INEGI, 2004a). Los suelos dominantes en la región son Acrisol húmico, Litosol y Cambisol eútrico, todos de textura media (INEGI, 2004b). El clima de esta zona es de tipo C(w<sub>2</sub>)(w)big, fórmula que corresponde a un tipo templado subhúmedo –el más húmedo de los subhúmedos–, con lluvias en verano, isotermal y marcha de la temperatura tipo Ganges; la precipitación total anual fluctúa entre 1,400 y 1,600 mm, y la temperatura media anual es de 12.3°C. Las corrientes húmedas del Pacífico y los vientos procedentes del norte son los causantes de la formación de niebla en las partes altas de la zona (García de Miranda, 1989).

El bosque mesófilo de montaña de Santo Tomás Teipan cubre alrededor de 326.84 ha, en el intervalo de 2200 a 2500 m de altitud. Este manchón de bosque mesófilo se encuentra rodeado por un encinar húmedo y de hecho en ciertas regiones se llegan a entremezclar (Mejía-Domínguez, 2006).

## **2.2 Descripción de la parcela de estudio**

La toma de datos sobre el banco de semillas se llevó a cabo en una parcela de 1 ha ubicada 1 km al N de Teipan, sobre la ladera norte del cerro Calabazo, a una altitud de 2300 m s.n.m. en el punto más bajo (esquina noreste) y 2360 m s.n.m. en el punto más alto (esquina sureste). Esta parcela fue establecida en 2002 (Mejía-Domínguez *et al.*, 2004) y fue usada como sitio permanente durante siete años para estudiar la dinámica del bosque. Todos los individuos con un DAP  $\geq$  2.5 cm ubicados dentro de la parcela están mapeados y fueron identificados taxonómicamente.

La dinámica de este bosque se caracteriza por una tasa de reclutamiento mayor que la tasa de mortalidad (Mejía-Domínguez, 2006). En particular, *Cornus disciflora* es la especie con mayor mortalidad entre las especies arbóreas. A pesar de ello, ésta fue la especie que tuvo el mayor valor de importancia relativa en el censo inicial de esta parcela realizado en este sitio, cuando estuvo seguida por *Psychotria galeottiana* y *Quercus laurina* (Mejía-Domínguez *et al.*, 2004). Además, para esta parcela Mejía-Domínguez *et al.* (2011a) reportaron una heterogeneidad ambiental alta en términos de radiación lumínica, humedad del suelo y profundidad del mantillo, ya que estas variables difieren de acuerdo con la especie de los árboles del dosel. En particular,

dichos autores demostraron que *Chiranthodendron pentadactylon* tiene un efecto negativo significativo sobre la riqueza de especies y la densidad de plántulas que se establecen debajo de sus copas. La variabilidad de estas características bióticas y ambientales podría traducirse en efectos específicos de las especies sobre la dinámica del banco de semillas de la parcela de estudio.

### **2.3 Selección y descripción de las especies de estudio**

Para la realización de este estudio se eligieron cuatro especies arbóreas que forman parte del dosel del bosque: *Cornus disciflora* DC., *Quercus laurina* Liebm., *Oreopanax xalapensis* (Kunth) Decne & Planch. y *Chiranthodendron pentadactylon* Larreat. Estas cuatro especies fueron elegidas porque cada una posee rasgos característicos importantes que las distinguen entre sí. Por un lado, difieren en sus características físicas como la forma, la densidad y la profundidad de sus copas. Además, hay antecedentes que indican que ellas juegan papeles diferentes en la dinámica del bosque. *Cornus disciflora* fue elegida debido a que a esta especie correspondieron los porcentajes más altos de importancia relativa en el censo inicial; *Oreopanax xalapensis* presenta tasas altas de reclutamiento de plántulas y *Chiranthodendron pentadactylon* y *Quercus laurina* establecen condiciones ambientales contrastantes en el interior del bosque debido a las características del mantillo que se deposita debajo de sus individuos (Mejía-Domínguez *et al.*, 2011a).

*Chiranthodendron pentadactylon* pertenece a un género monotípico. Es un árbol que llega a medir hasta 30 m, y su corteza es muy lisa color café pardo grisácea. Su follaje perenne está formado por hojas grandes y ligeramente lobuladas que penden de peciolo ligeramente prominentes, son verde oscuro en el envés y pardo-rojizas en el revés. Esta especie presenta raíces superficiales. La floración de esta especie tiene lugar a fines de la primavera y mediados del verano. Los frutos son cápsulas leñosas de aproximadamente 12 cm de largo, pentalobuladas y dehiscentes (Breedlove, 1986). Una característica notable de sus copas es que presentan ramas plagiótropas, además de que son densas y muy cerradas por el tipo de hojas que presentan.

*Cornus disciflora* es un árbol perenne que llega a medir hasta 30 m, aunque también se ha registrado su crecimiento como arbusto. Esta especie crece en comunidades de bosque mesófilo de montaña, o en cañadas húmedas con encinares y pinares, a altitudes de entre 1700-2500 m. Su corteza es un poco rugosa, y sus hojas tienen ápice agudo y son ligeramente coriáceas. La

floración tiene lugar a mediados de marzo y los frutos se pueden encontrar durante casi todo el año. Los frutos son drupas color rojo púrpura de 12 a 15 × 8 a 12 mm, y por lo general maduran de dos a tres drupas por inflorescencia. Presenta copa profunda (Carranza *et al.*, 1992).

*Oreoanax xalapensis* es un árbol de hasta de 30 m de alto, perennifolio con ramas rollizas. Sus hojas son palmaticompuestas (lo que hace que la luz penetre con facilidad a través de la copa) con pecíolos de 10 a 50 cm de largo. Crece en cañadas húmedas con bosque mesófilo de montaña, bosque de coníferas, bosque de encino y bosque tropical subcaducifolio, a altitudes entre 1050 y 2750 m s.n.m. Florece de septiembre a noviembre; los frutos son globosos, blancos, tornándose morados al madurar (López *et al.*, 1993).

*Quercus laurina* es un árbol de hasta 40 m de altura; su corteza presenta grietas poco profundas y piezas chicas, y es de color gris oscuro. Florece en abril y fructifica de junio a octubre. Sus frutos miden de 7 a 19 mm de largo, y de 7 a 12 mm de diámetro. Las semillas de esta especie no suelen mantenerse viables en el suelo por más de tres meses. Los árboles de esta especie de encino presenta copas muy densas, y sus hojas no se descomponen con facilidad en el suelo (Romero, 1997).

## **2.4 Trabajo de campo**

La parcela está dividida en cuadros de 10 × 10 m, en algunos de los cuales se establecieron cuadros de 1 × 1 m bajo las copas de cuatro especies de estudio. En la colocación de los cuadros pequeños se tuvo cuidado en que los individuos del dosel que se encontraban justo encima de los cuadros pertenecieran a una sola de las cuatro especies de interés. Otros cuadros se establecieron en sitios donde las copas pertenecían a varias especies, es decir, en sitios donde el efecto no era de una sola especie; se establecieron 20 sitios como éstos y otros 20 por cada especie, dando un total de 100 cuadros (Fig. 4).

Para analizar el efecto de estas especies sobre el banco de semillas bajo sus copas, en cada cuadro se tomaron muestras de suelo con un nucleador de 5.5 cm de profundidad y 7 cm de diámetro (192.42 cm<sup>3</sup>). Las muestras fueron tomadas en dos temporadas del año. La primera toma de muestras (correspondiente a la temporada húmeda) se realizó el 16 y 17 de noviembre de 2007, mientras que la segunda (correspondiente a la temporada seca) se llevó a cabo el 5 de julio de 2008. Esto significa que en total se recolectaron 200 muestras de suelo, 100 muestras correspondientes a cada temporada. Esta toma de muestras en dos temporadas distintas del año se

hizo para poder incluir a los elementos menos permanentes del banco de semillas, de tal manera que se tuviera una representación de la mayor parte de las especies que se pueden encontrar en el banco de semillas a lo largo del año.

En el banco de semillas podemos encontrar semillas de árboles, arbustos o hierbas, así como semillas producidas en el área de estudio o fuera de ésta y todas son importantes. Sin embargo, en el caso de este estudio las semillas por las que había interés eran las de las especies del dosel, ya que el objetivo era averiguar qué es lo que está sucediendo con estas especies debajo de cada dosel monoespecífico, puesto que es posible que la identidad de estos doseles pudiera modificar la dinámica del bosque. Es por esta razón que nos referimos a las semillas de las especies del dosel de la parcela de estudio como “semillas de especies del dosel local” y a las semillas que pertenecen a especies de arbustos, hierbas u otras especies arbóreas que no se encontraban en la parcela se les denominó “semillas de otras especies”.

Las muestras se secaron y se hizo la separación manual de semillas de cada muestra con ayuda de un estereomicroscopio (Mod. Stemi DV4, Carl Zeiss; aumentos 10×, 20× y 40×). El método de separación manual no es de los utilizados más frecuentemente, ya que se requiere una gran inversión de tiempo y esfuerzo, además de que no se cuenta con claves de identificación de semillas. Sin embargo, presenta una gran ventaja ya que sí toma en cuenta a las semillas en latencia (Piudo y Caveró, 2005). En el caso de esta investigación se eligió este método ya que se cuenta con un registro de especies de los árboles presentes en la parcela y esto facilitó la identificación de las semillas.

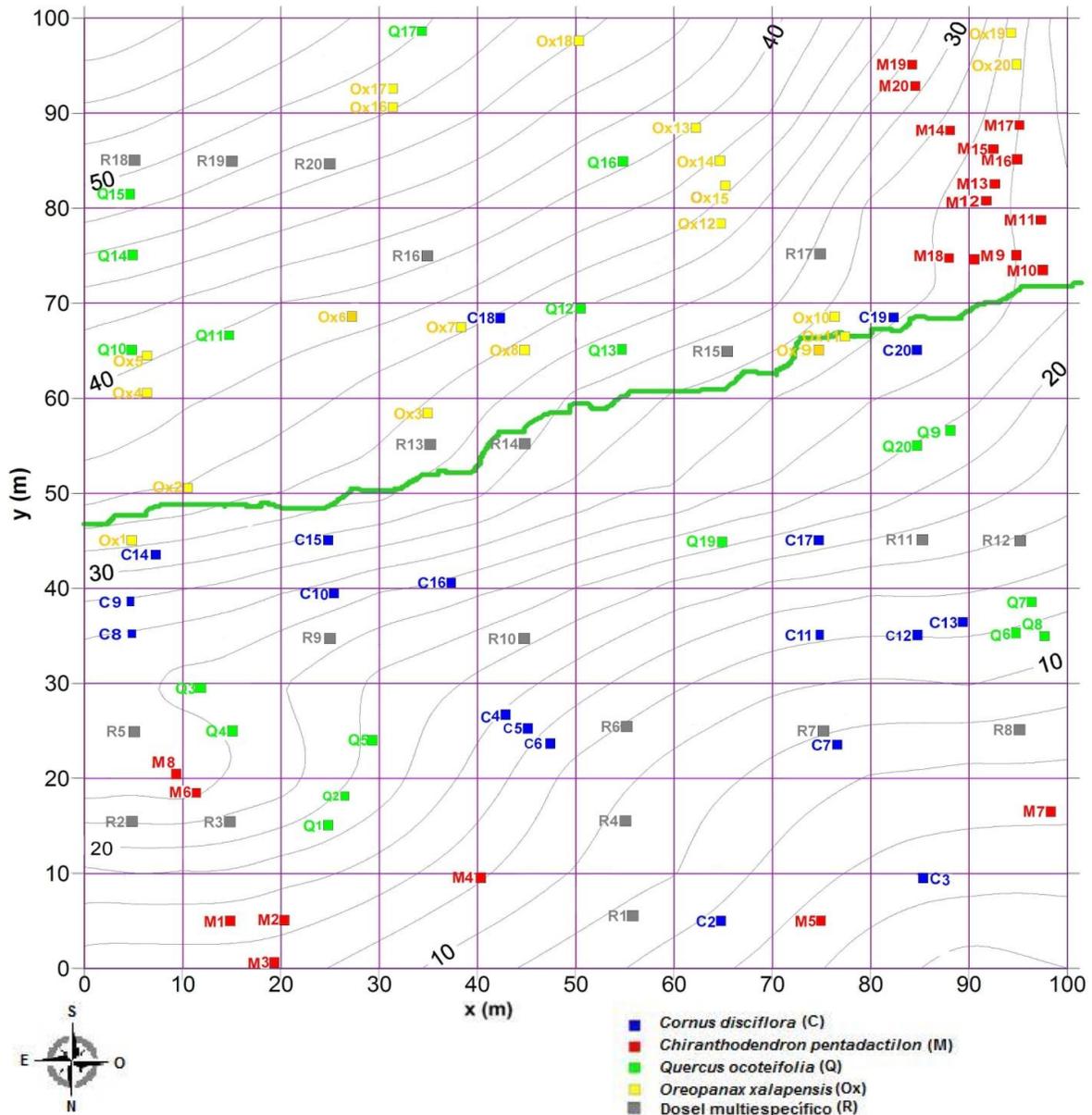
Se tomaron fotografías a ejemplares de herbario de las semillas de las especies arbóreas en la parcela. Estas fotos se obtuvieron del Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME) y del Herbario Nacional (MEXU). Con esto se generó una base de imágenes. Las semillas aparentemente viables de cada muestra se separaron y se determinó a qué especie pertenecían por medio de comparaciones con esta base de imágenes y con ayuda de las observaciones hechas en campo. Las semillas de otras especies sólo fueron separadas a nivel de morfoespecie. De esta manera se generó una base de datos en la que para cada muestra se contaba con el número de semillas y la identidad de cada una de éstas.

## 2.5 Análisis de datos

Para evaluar el efecto de las diferentes especies del dosel en el banco de semillas en términos de la composición de especies y la densidad de semillas, se analizó si estos atributos eran significativamente diferentes bajo los cinco tipos de dosel por medio de un Análisis de Varianza de una Vía. Posteriormente se hizo una comparación por pares con la prueba *post hoc* de Tukey, ambos análisis se hicieron con el programa STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc, 2007). Para ambas pruebas fue necesario transformar los datos para que se cumpliera el supuesto de normalidad. Esta transformación se utiliza para datos aleatorios de conteos, en donde al dato original se le suma 0.5 y se extrae la raíz cuadrada de esta cantidad (Zar, 1984).

Como era probable que la pendiente actuara como una variable capaz de modificar la densidad de semillas en los distintos sitios de muestreo, se hizo un análisis de varianza de una vía con el programa STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc.) y el efecto de la pendiente no fue significativo.

Se realizó un análisis de clasificación con los datos de densidad de semillas por el método de Ward con el programa STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc.). Además, para analizar las semejanzas o diferencias de bajo de los diferentes doseles, en términos de composición de especies se hicieron análisis de ordenación (DECORANA) con la densidad de semillas, tanto con datos de abundancia de semillas (análisis cualitativo) como con datos de presencia- ausencia de especies (análisis cualitativo) tomando en cuenta las cuatro especies y el dosel multiespecífico con el programa Community Analysis Package (CAP). Con este análisis se esperaba que, si las muestras del mismo dosel monoespecífico eran muy parecidas entre sí y muy diferentes del resto de los doseles monoespecíficos en términos de densidad de semillas e incidencia de especies, se encontrarán muy cercanas en las gráficas de ordenación.



**Figura 4.** Mapa de la ubicación de los sitios de muestreo en la parcela de trabajo. De cada sitio con influencia monoespecífica se tomaron 20 muestras al azar y 20 más sin influencia de una sola especie (doseles multiespecíficos). El mapa muestra por colores la ubicación de cada sitio de muestreo. La línea verde que cruza la parcela corresponde a una vereda que la cruza y que sirve como camino de acceso.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Caracterización general del banco de semillas

Del total de muestras analizadas (200 muestras en un área de 0.7696 m<sup>2</sup>) se recuperaron 2,394 semillas pertenecientes a 35 especies del dosel local y 20 a otras especies. Aunque el área de muestreo por temporada fue de 0.3848 m<sup>2</sup>; los resultados de densidad de semillas se presentan extrapolados a una superficie de 1 m<sup>2</sup>.

La densidad de semillas del banco de semillas en la parcela correspondió a 3,110.70 semillas m<sup>-2</sup>. Las semillas de especies del dosel local presentes el banco representaron 46% del total de semillas registrado, mientras que las semillas de otras especies el restante 54%. En cuanto a las especies, 63% fueron especies del dosel local y el 37% de otras especies (Tabla 1).

**Tabla 1.** Caracterización general del banco de semillas en el bosque mesófilo de montaña de Santo Tomás Teipan, Oaxaca, México. Se presenta la densidad de semillas y el número de especies tanto, de las semillas de especies del dosel local como las de otras especies en dos épocas del año. Los números entre paréntesis son el porcentaje que representa cada fracción del banco de semillas con respecto al total. En el caso de la riqueza el porcentaje no suma 100% ya que algunas especies se repiten de una temporada a otra.

Características del banco de semillas	Semillas de especies del dosel local		Semillas de otras especies		Total
	Época húmeda	Época seca	Época húmeda	Época seca	
Densidad (no. m <sup>-2</sup> )	834.2 (26.82)	596.4 (19.17)	1,074.6 (34.54)	605.5 (19.47)	3,110.7 (100)
Riqueza (S)	24 (61.81)	34 (43.63)	17 (30.90)	14 (25.45)	55 (100)

Entre las semillas de especies del dosel local, la más abundante fue *Cornus disciflora*, con 565.2 semillas m<sup>-2</sup>. Las cinco especies que le siguieron en abundancia fueron *Clethra mexicana* (159.8 semillas m<sup>-2</sup>), *Ternstroemia tepezapote* (123.4), *Cleyera theoides* (122.1), *Quercus laurina* (94.5) y *Psychotria galeottiana* (90.9). En cuanto a las semillas de otras especies, los tres morfos más abundantes tuvieron 784.8, 441.8 y 153.3 semillas m<sup>-2</sup>, respectivamente.

La densidad fue mayor en la temporada húmeda, 1,908.8 semillas  $m^{-2}$  correspondieron a esta temporada, de las cuales 834.2 semillas  $m^{-2}$  fueron semillas del dosel local y 1074.6 de semillas de otras especies. En la temporada seca la densidad de semillas fue de 1,201.9 semillas  $m^{-2}$ , de las cuales 596.4 fueron semillas del dosel local y 605.5 de otras especies (Tabla 1). En la temporada húmeda se registraron 51 morfoespecies. Entre ellas, 34 especies fueron especies del dosel local y 17 otras especies. Para la temporada seca se registraron 38 morfoespecies, 24 de las cuales fueron especies del dosel local y 14 correspondieron a otras especies (Tabla 1).

La densidad promedio de semillas debajo de *Cornus disciflora* fue mayor ( $19.5 \pm 14.5$  semillas) que debajo de los otros doseles monoespecíficos estudiados. A este valor siguió el dosel sin influencia monoespecífica ( $19.1 \pm 18.3$ ) y posteriormente los doseles de *Quercus laurina* ( $17.5 \pm 14.9$ ), *Oreopanax xalapensis* ( $12.6 \pm 7.6$ ) y *Chiranthodendron pentadactylon*, donde se encontró el menor número de semillas ( $9.0 \pm 8.6$ ) (Fig. 5C). El número de semillas en las muestras debajo de los distintos doseles monoespecíficos varió mucho, encontrándose en promedio desde 88.4 semillas en una sola muestra hasta ninguna.

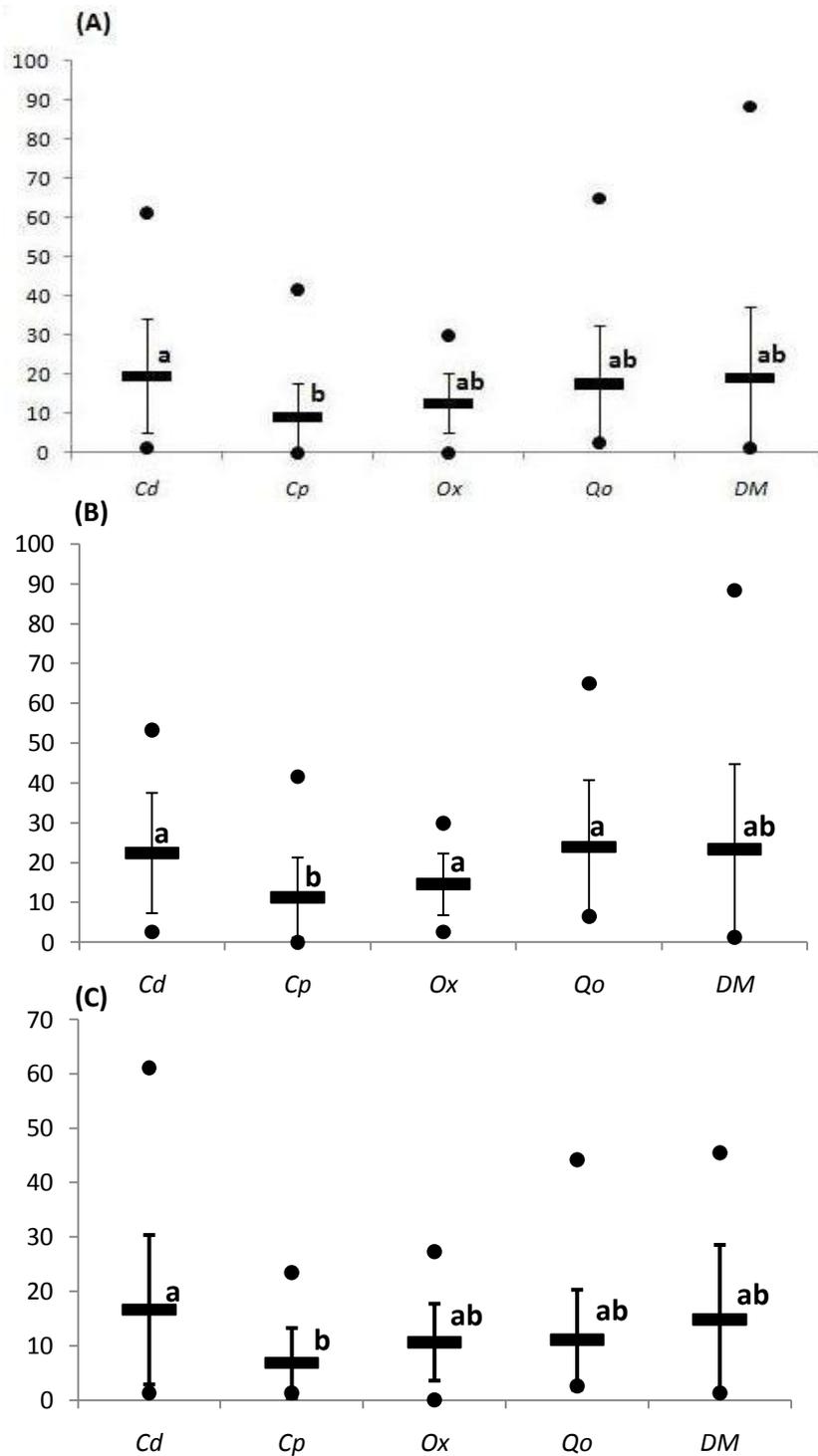
En cuanto a la riqueza de especies, se encontraron en total 55 especies de semillas, con un promedio de  $3.91 (\pm 2.0)$  especies por muestra. En promedio hubo un mayor número de especies en la temporada húmeda ( $4.3 \pm 2.1$ ) que en la temporada seca ( $3.6 \pm 1.8$ )

En general, las densidades promedio de especies debajo de cada dosel monoespecífico fueron muy bajas. Debajo de *Cornus disciflora* hubo una mayor densidad promedio de especies ( $4.6 \pm 2.1$  especies), seguida por del dosel multiespecífico ( $4.3 \pm 2.3$ ), *Quercus laurina* ( $4.2 \pm 1.8$ ), *Oreopanax xalapensis* ( $3.5 \pm 1.6$ ) y *Chiranthodendron pentadactylon* ( $2.8 \pm 1.7$ ) (Fig. 6). Es interesante que estos números sigan el mismo orden que se presentó para el número de semillas debajo de cada especie.

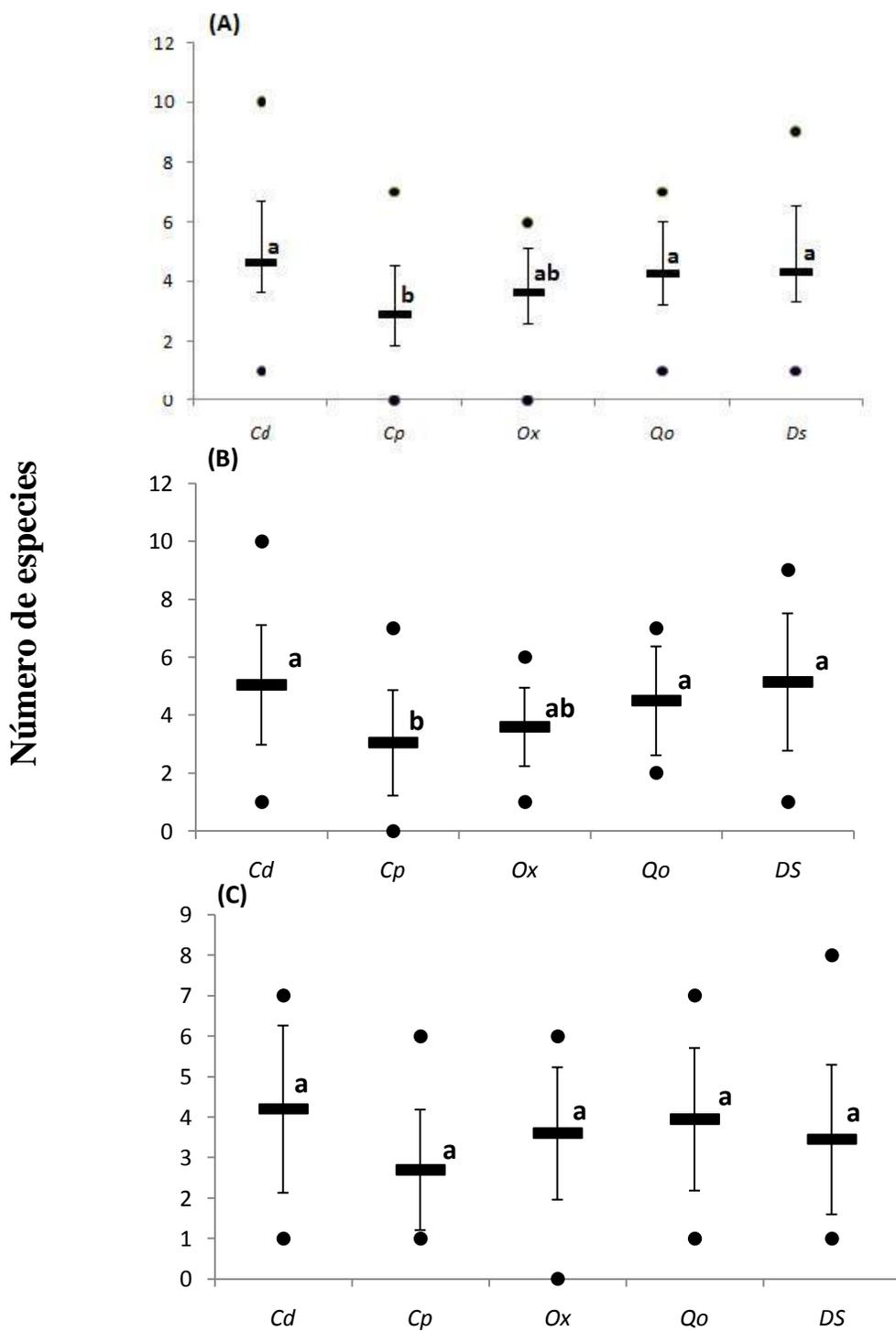
### **3.2 Densidad de semillas por especie del dosel**

En la temporada de lluvias la densidad más alta de semillas se presentó bajo el dosel de *Quercus laurina* (478.2 semillas  $m^{-2}$ ). El dosel multiespecífico tuvo una densidad de 466.5 semillas  $m^{-2}$ , y *Cornus disciflora* de 448.3 semillas  $m^{-2}$ . Debajo del dosel de *Oreopanax xalapensis* la densidad de semillas fue menor (291.1 semillas  $m^{-2}$ ), pero la densidad de semillas más baja se registró debajo del dosel de *Chiranthodendron pentadactylon* con 224.8 semillas  $m^{-2}$  (Tabla 2).

Densidad promedio de semillas  
(no. semillas m<sup>-2</sup>)



**Figura 5.** Valores promedio, máximos y mínimos de la densidad de semillas bajo cinco tipos de dosel mono-específico: Cd = *Cornus disciflora*, Cp= *Chiranthodendron pentadactylon*, Ox= *Oreopanax xalapensis*, Qo= *Quercus laurina*, DM= dosel multiespecífico. (A) densidad promedio anual de semillas; (B) densidad promedio de semillas durante la temporada húmeda; (C) densidad promedio de semillas durante la temporada seca. Las diferentes letras sobre los promedios indican diferencias significativas entre doseles mono-específicos de acuerdo con la prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ). Barras de error  $\pm 1DE$ .



**Figura 6.** Valores promedio, máximos y mínimos del número de especies bajo cinco tipos de dosel monoespecífico: *Cd*: *Cornus disciflora*, *Cp*: *Chiranthodendron pentadactylon*, *Ox*: *Oreopanax xalapensis*, *Qo*: *Quercus laurina*, *DM*: dosel multiespecífico. (A) promedio anual de especies; (B) promedio de especies durante la temporada húmeda; (C) promedio de especies durante la temporada seca. Las diferentes letras sobre los promedios indican diferencias significativas entre doseles monoespecíficos de acuerdo con la prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ). Barras de error  $\pm 1$ DE.

**Tabla 2.** Densidad de semillas y número de especies encontradas debajo de cada dosel monoespecífico tanto de las semillas de especies del dosel local como de las semillas de otras especies en dos épocas del año.

Especie del dosel	Semillas de especies del dosel local		Otras semillas		Total	
	Época húmeda	Época seca	Época húmeda	Época seca	Época húmeda	Época seca
Densidad (no. m <sup>2</sup> )						
<i>Cornus disciflora</i>	277.9	189.7	170.2	144.2	448.1	333.9
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	83.2	84.2	141.6	52.0	224.8	136.14
<i>Oreopanax xalapensis</i>	163.7	103.9	127.3	109.2	291.1	213.1
<i>Quercus laurina</i>	140.3	71.5	337.8	150.7	478.2	222.2
Dosel multiespecífico	168.9	146.8	297.6	149.4	466.5	296.3
Riqueza (S)						
<i>Cornus disciflora</i>	17	15	11	12	28	27
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	12	7	9	7	21	14
<i>Oreopanax xalapensis</i>	16	12	8	10	24	22
<i>Quercus laurina</i>	19	15	8	9	27	24
Dosel multiespecífico	21	11	12	10	33	21

En la temporada seca la densidad de semillas fue mayor bajo el dosel de *Cornus disciflora* (333.9 semillas m<sup>-2</sup>) con respecto a los otros doseles específicos; a este valor le siguieron el dosel multiespecífico (296.3 semillas m<sup>-2</sup>) y *Quercus laurina* (222.2 semillas m<sup>-2</sup>). Debajo de *Oreopanax xalapensis* la densidad de semillas fue menor (213.1 semillas m<sup>-2</sup>), pero fue debajo de *Chiranthodendron pentadactylon* donde se encontró la densidad más baja (136.4 semillas m<sup>-2</sup>) (Tabla 2).

Las densidades de semillas debajo de los diferentes tipos de copas analizadas fueron significativamente diferentes tanto en la temporada húmeda ( $F_{(4,95)} = 3.95$ ,  $P = 0.0103$ ) como en la seca ( $F_{(4,95)} = 3.0312$ ,  $P = 0.021269$ ). Además, el análisis *post-hoc* de Tukey indicó que la densidad de semillas debajo de *Chiranthodendron pentadactylon* es significativamente menor que la densidad de semillas debajo de *Cornus disciflora* en ambas temporadas (Fig. 5 B, C).

La densidad de semillas de especies del dosel local fue menor que la de semillas de otras especies debajo de *Quercus laurina* y del dosel multiespecífico en las dos temporadas (Tabla 2). Por otro lado, debajo del dosel de *Cornus disciflora* la densidad de semillas de especies del dosel local fue mayor que la de semillas de otras especies en ambas temporadas (Tabla 2).

Estas diferencias en las densidades de semillas también pueden observarse en los promedios de semillas por dosel específico (Fig. 5 A). En algunas muestras de suelo debajo del dosel de *Oreopanax xalapensis* y de *Chiranthodendron pentadactylon* no se encontró semilla alguna. En contraste, en las muestras de suelo tomadas bajo el dosel de *Quercus laurina* el número mínimo de semillas, en la temporada húmeda, fue superior a seis semillas (Fig. 5 B). Por otro lado, las densidades de semillas promedio del dosel multiespecífico y de *Cornus disciflora* fueron muy parecidas en ambas temporadas, a diferencia de los otros tipos de dosel monoespecífico (Fig. 5 B, C).

### **3.3 Riqueza y composición de especies por especie de dosel**

La mayor riqueza de especies se registró en la temporada húmeda. En ambas temporadas y debajo de todos los doseles monoespecíficos el número de especies del dosel local es mayor en el banco de semillas (Tabla 2).

Bajo el dosel de *Oreopanax xalapensis*, el número de especies en ambas temporadas no se difirió tanto, en contraste con el resto de las especies, para las cuales el número disminuyó

drásticamente en la temporada seca (Tabla 2). *Chiranthodendron pentadactylon* se mantuvo con el menor número de especies en promedio en ambas temporadas y el dosel multiespecífico superó, en promedio, a *Cornus disciflora* en cuanto al número de especies en la temporada húmeda.

El Análisis de Varianza mostró diferencias significativas en el número de especies presentes debajo de las copas de las diferentes identidades monoespecíficas en la temporada húmeda ( $F_{(4,95)} = 4.101$ ,  $P = 0.00414$ ), pero no en la seca ( $F_{(4,95)} = 2.0867$ ,  $P = 0.08857$ ). Sin embargo, al hacer un análisis anual de esta variable sí se encontraron diferencias significativas en el número de especies debajo de cada dosel específico ( $F_{(4,95)} = 7.185$ ,  $P = 0.000042$ ). El análisis *post-hoc* de Tukey mostró que en la temporada húmeda y en los valores anuales, los números de especies debajo de *Cornus disciflora* y del dosel multiespecífico son significativamente mayores que el número de especies debajo de *Chiranthodendron pentadactylon* (Figura 6 A, B).

Entre temporadas se observaron diferencias en la composición de especies. En la temporada seca fue notable la ausencia de algunas especies que en la temporada húmeda sí se encontraron (*Turpinia occidentalis*, *Miconia sp.*, *Meliosma dentata*, *Solandra guttata*). Además, la densidad de algunas especies disminuyó drásticamente en la temporada húmeda, como fue el caso de *Clethra mexicana*, *Pinus teocote*, *Psychotria galeottiana* y *Ternstroemia tepezapote*; otras, por el contrario, aumentaron en la temporada seca como es el caso de *Quercus sapotifolia* y *Cleyera theoides*.

### 3.4 Frecuencia de especies en el banco de semillas por especie de dosel

En general, la frecuencia de semillas bajo los cinco tipos de dosel cambió de un dosel a otro y de una temporada a otra. Es decir, una especie no se encuentra debajo de cada dosel monoespecífico en la misma cantidad y ésta también cambia entre temporadas (Tablas 3 y 4).

En ambas temporadas las semillas de *Cornus disciflora* se encontraron con mayor frecuencia debajo de las copas de esta misma especie que debajo de las copas del resto de las especies del dosel analizadas, aunque cabe resaltar que siempre se encontraron semillas de esta especie debajo de todos doseles monoespecíficos. Debajo de *Quercus laurina*, la frecuencia de las semillas de *Cornus disciflora* fue menor que debajo del resto de los doseles monoespecíficos en ambas temporadas (Tablas 3 y 4).

**Tabla 3.** Frecuencias de las semillas de las especies de interés bajo cinco tipos de dosel durante la temporada húmeda. Entre paréntesis se muestra el número total de semillas registradas bajo las copas de cada especie. El primer grupo de especies incluye a las especies de más interés, el segundo abarca las cuatro especies de árboles del dosel más abundantes, y el tercero contiene a otras especies de arbustos, hierbas y árboles que crecen fuera de la parcela que fueron abundantes en el banco de semillas. DM: dosel multiespecífico.

Especie	<i>Cornus disciflora</i>	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	<i>Oreopanax xalapensis</i>	<i>Quercus laurina</i>	D.M.
<i>Cornus disciflora</i> (233)	0.53	0.09	0.18	0.04	0.15
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> (12)	0.08	0.42	0.17	0.17	0.17
<i>Oreopanax xalapensis</i> (11)	0	0.73	0.09	0	0.18
<i>Quercus laurina</i> (39)	0.25	0	0.30	0.28	0.15
<i>Ternstroemia tepezapote</i> (72)	0.12	0.08	0.12	0.30	0.37
<i>Clethra mexicana</i> (68)	0.20	0.12	0.30	0.07	0.31
<i>Psychotria galeottiana</i> (52)	0.23	0.08	0.40	0.15	0.15
<i>Cleyera theoides</i> (40)	0.60	0.15	0	0	0.25
Morfoespecie 1 (397)	0.15	0.14	0.06	0.30	0.37
Morfoespecie 2 (244)	0.15	0.08	0.16	0.10	0.20
Morfoespecie 3 (85)	0.16	0.16	0.23	0.30	0.14

**Tabla 4.** Frecuencias de las semillas de las especies de interés bajo cinco tipos de dosel durante la temporada seca. Entre paréntesis se muestra el número total de semillas registradas bajo las copas de cada especie. El primer grupo de especies incluye a las especies de más interés, el segundo abarca las cuatro especies de árboles del dosel más abundantes, y el tercero contiene a otras especies de arbustos, hierbas y árboles que crecen fuera de la parcela que fueron abundantes en el banco de semillas. DM: dosel multiespecífico.

Espece	<i>Cornus disciflora</i>	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	<i>Oreopanax xalapensis</i>	<i>Quercus laurina</i>	D.M.
<i>Cornus disciflora</i> (202)	0.47	0.18	0.13	0.03	0.18
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> (15)	0	0.47	0.27	0.06	0.20
<i>Oreopanax xalapensis</i> (8)	0.62	0	0.37	0	0
<i>Quercus laurina</i> (36)	0.16	0	0.22	0.25	0.36
<i>Clethra mexicana</i> (55)	0.11	0.09	0.34	0	0.45
<i>Cleyera theoides</i> (54)	0.20	0.11	0.07	0.13	0.48
<i>Ternstroemia tepezapote</i> (23)	0.13	0.35	0.13	0.40	0
<i>Psychotria galeottiana</i> (18)	0.33	0.05	0.33	0.20	0
Morfoespecie 1 (207)	0.27	0.07	0.20	0.14	0.32
Morfoespecie 2 (96)	0.16	0.01	0.06	0.60	0.17
Morfoespecie 3 (33)	0.33	0.12	0.12	0.30	0.14

Las semillas de *Chiranthodendron pentadactylon* fueron registradas con mayor frecuencia debajo de esta misma especie que debajo del resto de los doseles en ambas temporadas. En contraste, la frecuencia más baja de esta especie se presentó debajo de las copas de *Cornus disciflora* en ambas temporadas. De hecho, en la temporada seca no se encontró semilla alguna de esta especie bajo *Cornus disciflora* (Tablas 3 y 4).

En cuanto a las semillas de *Oreopanax xalapensis*, la mayor frecuencia de semillas se encontró bajo el dosel de *Cornus disciflora* en la temporada seca y en la temporada húmeda no se encontró una sola semilla debajo de esta especie. Por el contrario, en la temporada húmeda la mayor frecuencia se encontró bajo el dosel de *Chiranthodendron pentadactylon* y en la temporada seca no se encontró semilla alguna debajo de esta especie. En ninguna de las dos temporadas se encontraron semillas debajo del dosel de *Quercus laurina* (Tablas 3 y 4).

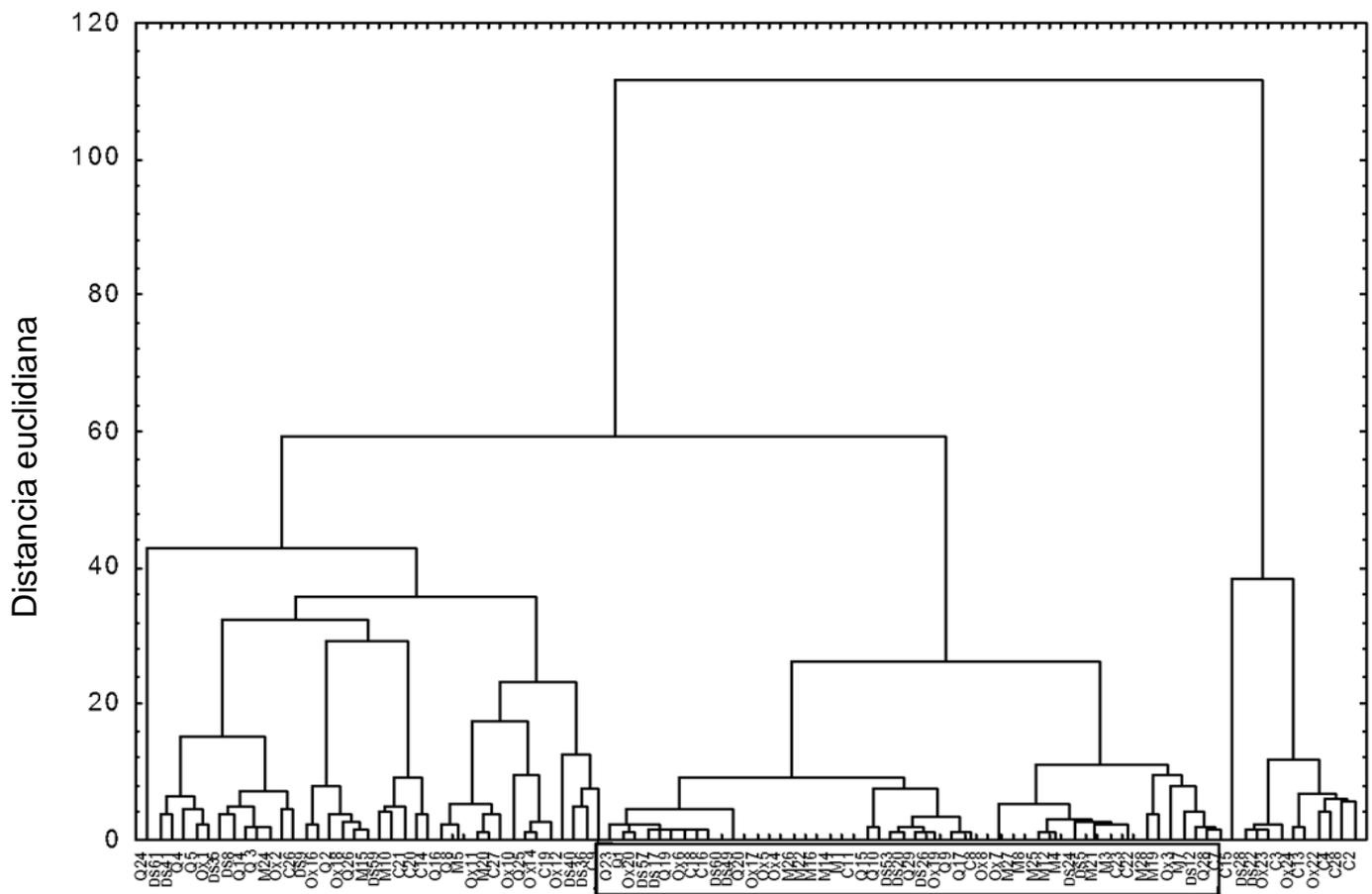
En cuanto a las semillas de *Quercus laurina*, cabe resaltar que en ninguna de las dos temporadas se encontraron semillas de esta especie bajo el dosel de *Chiranthodendron pentadactylon* y en contraste, la mayor frecuencia de semillas se encontró debajo del dosel de *Oreopanax xalapensis* en la temporada húmeda y del dosel multiespecífico en la temporada seca (Tablas 3 y 4).

*Clethra mexicana* presentó una frecuencia mayor de semillas debajo del dosel multiespecífico en ambas temporadas. En contraste, en ambas temporadas la menor frecuencia de semillas de esta especie se encontró bajo el dosel de *Quercus laurina* (Tablas 3 y 4). *Cleyera theoides* fue menos frecuente bajo el dosel de *Oreopanax xalapensis* en ambas temporadas, siendo que en la temporada húmeda no se encontró semilla alguna bajo el dosel de *O. xalapensis*. La frecuencia de semillas más alta se encontró bajo el dosel multiespecífico en la temporada seca y bajo el dosel de *Cornus disciflora* en la temporada húmeda (Tablas 3 y 4). *Psychotria galeottiana* se encontró con menor frecuencia debajo de las copas de *Chiranthodendron pentadactylon* en la temporada húmeda y en la temporada seca la menor frecuencia se presentó bajo los doseles sin influencia monoespecífica (Tablas 3 y 4). En la temporada seca las tres morfoespecies más abundantes en la parcela tuvieron la mínima frecuencia debajo de *Chiranthodendron pentadactylon* (Tablas 3 y 4).

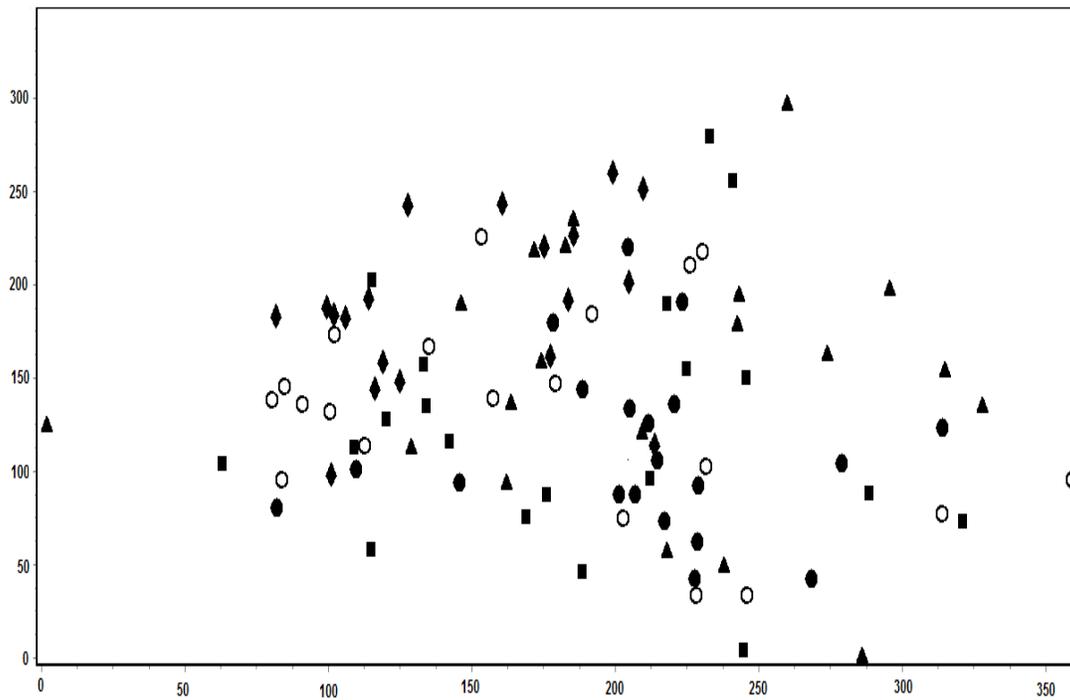
### 3.5 Análisis de clasificación y ordenación

La Figura 7 muestra la clasificación de las muestras de banco de semillas obtenido por el método de Ward. Usando un umbral de corte de 50 como distancia de unión (Distancia Euclidiana), es posible distinguir tres grupos que difieren entre sí en varios aspectos. El primer grupo, identificable en la parte izquierda del dendrograma, se caracteriza por una heterogeneidad mayor que los otros dos, que son relativamente más homogéneos (distancias de unión menores entre las muestras involucradas). Sin embargo, lo más importante es que estos grupos no muestran una correspondencia con la ubicación de las muestras debajo de los diferentes doseles monoespecíficos. Por el contrario, los grupos resultantes incluyen combinaciones diferentes de varios doseles monoespecíficos. Solamente en el caso de las muestras tomadas debajo del dosel de *Chiranthodendron pentadactylon* se observó un patrón claro pero débil, ya que la mayoría de ellas quedó situada en el grupo central del dendrograma, el cual es relativamente homogéneo (Distancias Euclidianas menores).

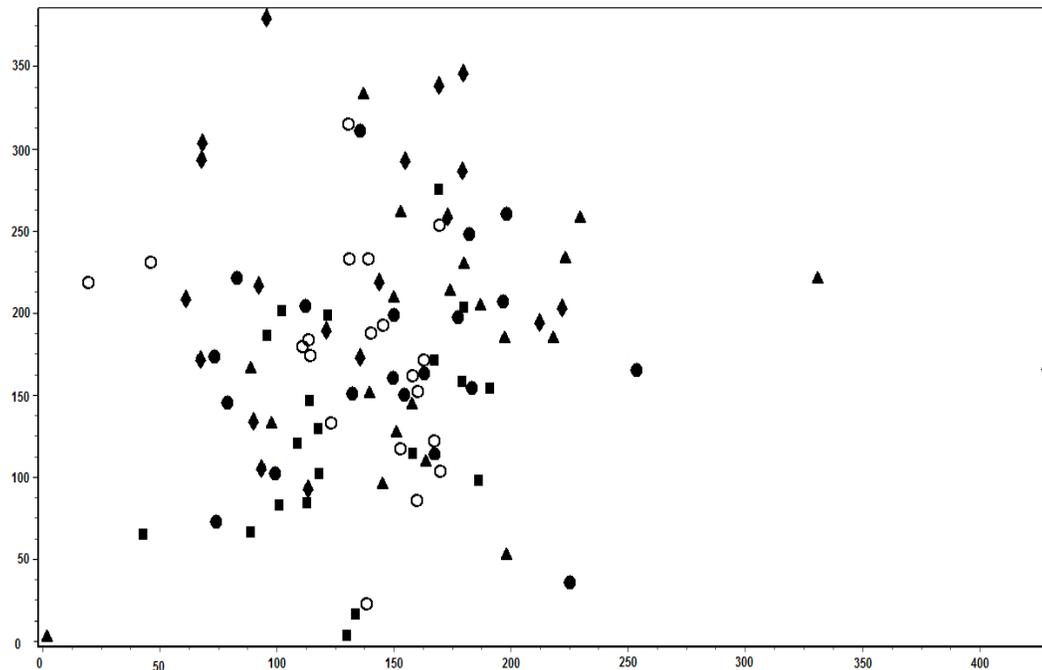
El análisis de ordenación obtenido por el método DECORANA produjo resultados similares, ya que en él no se ve ninguna tendencia a que los sitios de cada dosel monoespecífico sean similares ni en términos de su abundancia (Fig. 8), ni en función de los datos de incidencia (Fig. 9): las distancias entre las muestras provenientes de sitios ubicados debajo de las diferentes especies de árboles son grandes y no se observa ningún tipo de agrupación en ellas.



**Figura 7.** Dendrograma obtenido del análisis de clasificación por el método de Ward, considerando como variable la densidad de semillas. Las letras y números indican los doseles monoespecíficos a los que pertenecen las muestras: (C) *Cornus disciflora*, (M) *Chiranthodendron pentadactylon*, (Ox) *Oreopanax xalapensis* (Q) *Quercus laurina* y (DM) Dosel multiespecífico. El rectángulo del centro indica la concentración de muestras de *Chiranthodendron pentadactylon*.



**Figura 8.** Ordenación (DECORANA) de las muestras de banco de semillas basada en datos de densidad de las especies bajo cada dosel monoespecífico: *Cornus disciflora* (círculos sólidos), *Chiranthodendron pentadactylon* (cuadrados), *Oreopanax xalapensis* (triángulos), *Quercus laurina* (rombos) y dosel multispecífico (círculos blancos).



**Figura 9.** Ordenación (DECORANA) de las muestras de banco de semillas basada en datos de presencia de especies bajo cada dosel monoespecífico: *Cornus disciflora* (círculos sólidos), *Chiranthodendron pentadactylon* (cuadrados), *Oreopanax xalapensis* (triángulos), *Quercus laurina* (rombos) y dosel multispecífico (círculos blancos).

## 4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La identidad taxonómica de los árboles en el dosel está relacionada con factores ambientales en el sotobosque y tiene repercusiones para el reclutamiento de individuos en este bosque mesófilo (Mejía-Domínguez *et al.*, 2011b). En las siguientes secciones se analizará si estas identidades taxonómicas también tienen incidencia en las características del banco de semillas.

### 4.1 Características generales del banco de semillas

El banco de semillas de la parcela de estudio tiene una densidad de 3,110 semillas m<sup>-2</sup>. Este valor es alto en comparación con otros bosques mesófilos de México; por ejemplo, es alto en comparación con la densidad de semillas de la Reserva de la Biósfera “El Cielo”, pero no mucho más alto que la densidad en el bosque de Manantlán (Tabla 5). Sin embargo, esta diferencia puede deberse a una sobreestimación de semillas viables a causa del método utilizado (Dalling, 2002). La mayor parte de los estudios sobre banco de semillas utilizan el método de germinación, en el que se corre el riesgo de no tomar en cuenta algunas semillas en latencia; a diferencia del método de germinación, el que se utilizó en este estudio (conteo directo) toma en cuenta las semillas en latencia, aunque también se pueden incluir semillas que no son viables.

**Tabla 5.** Densidad de semillas en cinco bosques mesófilos de montaña a lo largo del país.

Bosque mesófilo	Densidad de semillas (semillas m <sup>-2</sup> )
Reserva de la Biosfera “El Cielo” ‡	720
Centro de Veracruz †	1298
La Mesa, Xalapa, Veracruz ‡	2327
El Triunfo, Chiapas ‡	2341
Manantlán, Jalisco ‡	2901

‡ Williams-Linera (1993), † Álvarez-Aquino *et al.* (2005).

En contraste, el número de especies que constituyen este banco de semillas es bajo en comparación con los reportados para los bancos de otros bosques mesófilos, como los estudiados por Williams-Linera (1993), Álvarez-Aquino *et al.* (2005) y Ortíz-Arrona *et al.* (2008). Entre los bosques mesófilos que analizó Williams-Linera (1993), en el que encontró menor número de especies fue en El Triunfo (75 especies); Álvarez-Aquino *et al.* (2005) reportan 107 especies y Ortíz-Arrona *et al.* (2008) encontraron 80 especies en la Sierra de Manantlán. En cambio, en Teipan se registraron a lo largo del año 55 especies. Esto puede explicarse en términos de la lluvia de semillas, ya que la riqueza de especies vegetales en el bosque de Teipan es relativamente baja en comparación de otros bosques similares (Mejía-Domínguez *et al.*, 2004).

La proporción de semillas de especies del dosel local (46%) fue menor que la de semillas de otras especies (54%). Por lo tanto, se puede afirmar que las semillas de árboles del dosel no predominan en el banco de semillas. Sin embargo, con estos resultados tampoco se puede concluir que haya un mayor porcentaje de semillas de hierbas y arbustos en el banco de semillas, como se ha observado en otros sistemas forestales (Williams-Linera, 1993; Baider *et al.*, 2001; Bossuyt *et al.*, 2002), ya que en la categoría de “otras especies” hubo numerosas semillas de especies de árboles que no estaban creciendo dentro de la parcela.

Por otro lado, se sabe que en los bancos de semillas de especies arbóreas abundan las semillas de especies típicas de los estadios sucesionales tempranos, las cuales son las primeras colonizadoras de claros (Garwood, 1989; Fenner y Kitajima, 1999; Dalling y Brown, 2009); nuestros resultados apoyan dichos estudios, ya que *Cornus disciflora* ingresa a la comunidad inmediatamente después de las plantas pioneras y fue la especie más abundante entre las semillas de especies del dosel local. En cuanto a la relación del banco de semillas de esta especie con la estructura de la comunidad de árboles establecidos, Mejía-Domínguez (2006) reporta que esta especie tiene uno de los valores de importancia relativa más altos para las especies del dosel, si bien presenta una tasa de reclutamiento muy baja. Esta abundancia de semillas en el banco y la baja incorporación de individuos a la comunidad puede ser un indicio de que el filtro de reclutamiento de esta especie no está en el banco de semillas. Es decir, aunque *Cornus disciflora* es abundante en el banco de semillas, esta especie enfrenta un fuerte filtro de ingreso a la comunidad que se ubica después de la dispersión.

En cuanto a las especies de las semillas que siguieron en abundancia (*Clethra mexicana* y *Cleyera theoides*), éstas se encuentran bien representadas en el dosel intermedio. La mayoría de

los individuos establecidos de esta especie tienen tallas pequeñas y la tasa de reclutamiento es baja (Mejía-Domínguez, 2006). Esto significa que no se encuentran como plántulas pero sí como semillas, caso parecido al de *Cornus disciflora*.

La composición del banco de semillas suele diferir de la vegetación establecida (Pickett y McDonnell, 1989; Moles y Drake, 1999; Bossuyt *et al.*, 2002). Este patrón también fue observado en el bosque de Teipán, ya que hay una gran abundancia de individuos juveniles y plántulas de *Oreopanax xalapensis* y en el banco de semillas se encontraron muy pocas semillas de esta especie. *Miconia* sp. es abundante en el sotobosque y sin embargo en el banco de semillas no está bien representada. Si bien no se realizó un análisis detallado sobre la correspondencia de especies entre el banco de semillas y la vegetación establecida, parece haber una correspondencia baja con la composición del sotobosque. Esta diferencia puede deberse a que las especies tolerantes a la sombra no suelen encontrarse en el banco de semillas, sino que son transitorias (Thompson y Grime, 1979; Bossuyt *et al.*, 2002, Dalling, 2002) y en la parcela de estudio las especies tolerantes a la sombra dominan en el sotobosque. Por otro lado, la composición del banco de semillas coincide con la composición de la vegetación en el dosel, ya que *Cornus disciflora*, *Psychotria galeottiana* y *Quercus laurina* tienen el valor de importancia relativa más alto y en el banco de semillas son de las más abundantes. Las tres especies se presentan en estadios tempranos en la sucesión (Quintana-Ascencio, 1989; Mejía-Domínguez 2006) y suelen ser las que dominan en el banco de semillas (Garwood, 1989; Fenner y Kitajima, 1999; Dalling y Brown, 2009).

En la temporada húmeda se reportó una mayor densidad de semillas que en la temporada seca (1908 semillas m<sup>-2</sup> vs. 1202 semillas m<sup>-2</sup>) y también una mayor riqueza de especies (51 especies vs. 38 especies). Esta diferencia puede ser explicada en términos de la fenología de las especies, ya que gran parte de ellas fructifica entre julio y noviembre. Este resultado coincide con la temporada de mayor densidad de semillas en gran parte de los tipos de bancos de semillas (Thompson *et al.*, 1997).

#### **4.2 Efecto de la identidad específica sobre la densidad de semillas**

Dado que existe una variación ambiental relacionada con la especie en el dosel y ésta tiene efectos específicos sobre las plántulas (Uriarte *et al.*, 2004; Barbier *et al.*, 2008; Mejía-Domínguez *et al.*, 2011a; Mejía-Domínguez *et al.*, 2011b), es razonable esperar que esta

variación también tenga efectos sobre las características del banco de semillas. Al respecto, la densidad de semillas debajo de *Chiranthodendron pentadactylon* es significativamente menor que la densidad de semillas bajo el dosel de *Cornus disciflora* tanto en la temporada húmeda como en la seca. Este resultado apoya la idea de que hay un efecto significativo de la identidad específica de los árboles del dosel sobre la densidad de semillas, pero esto no fue así debajo de todos los doseles analizados. Por lo menos debajo de *Chiranthodendron pentadactylon*, las características del banco de semillas son diferentes del resto de los doseles analizados y esto puede explicarse en términos de las condiciones ambientales que prevalecen debajo de esta especie.

Aunque la heterogeneidad del banco de semillas ya ha sido estudiada en sistemas forestales debida a la variación en la distribución de las semillas en el suelo (Garwood, 1989; Dalling, 2002), esta investigación indica que las variaciones obedecen a ciertas características del microambiente dadas por las especies en el dosel. Mejía-Domínguez *et al.* (2011b), en un estudio sobre los factores ambientales debajo de las copas de estas mismas especies, encontraron que debajo de los doseles de *Chiranthodendron pentadactylon* la profundidad del mantillo es significativamente mayor, por lo que los valores bajos de densidad de semillas y riqueza de especies pueden deberse a la abundancia mayor de mantillo debajo de esta especie, ya que existe evidencia que indica que el mantillo puede modificar la dinámica del banco de semillas ya sea por no permitir la germinación (Rotundo y Aguiar, 2005; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1992; Daws *et al.*, 2005; Xiong *et al.*, 2003) y mantenerlas en el suelo hasta que pierdan la viabilidad, por depredación, al mantenerse en la superficie del suelo y ser más susceptibles a la granivoría, por exceso de humedad en la hojarasca sobre la que se deposita, lo que promueve el desarrollo de procesos microbianos (Campbell y Norman, 1989), por agregar minerales que modifiquen el pH del suelo en el proceso de descomposición de la hojarasca, o porque el mantillo puede atraer invertebrados (Barbier *et al.*, 2008).

Cabe señalar que aunque no reportamos estos resultados, también se separaron las heces que se encontraron en las muestras de suelo y su número era mucho mayor en muestras tomadas debajo de *Chiranthodendron pentadactylon* que debajo del resto de los doseles monoespecíficos, lo que sugiere que hay mayor actividad animal debajo del dosel de esta especie. Esta especie presenta raíces bastante expuestas, hojas grandes y de lenta descomposición (Breedlove, 1986), lo cual podría atraer a la fauna para establecer madrigueras o sitios de alimentación. Aunado a esto,

en el análisis de clasificación de la densidad de semillas se observa que las muestras de *Chiranthodendron pentadactylon* tendieron a agruparse un poco.

Se ha observado que la influencia de la vegetación mixta (no solo una especie) cambia con la proporción de algunas especies (Barbier *et al.*, 2008). En esta investigación se observó que en promedio, debajo de *Cornus disciflora* el número de semillas fue mayor ( $15.0 \pm 11.2$  semillas) y el número promedio de semillas debajo del dosel multiespecífico se acercó mucho a este valor ( $14.6 \pm 14.1$ ) en ambas temporadas. Este comportamiento semejante en cuanto a densidad de semillas puede deberse al papel que juega *Cornus disciflora* en la comunidad del dosel; es decir, si bien los sitios del dosel multiespecífico fueron establecidos debajo del solapamiento de copas de varias especies del dosel, es posible que el ambiente debajo de ellos esté fuertemente influenciado por las copas de *Cornus disciflora* debido a la densidad de individuos tan alta de esta especie en el dosel (Mejía-Domínguez, 2006); de esta forma, las densidades de semillas en el banco llegan a ser muy parecidas debajo de las copas de esta especie como debajo del dosel multiespecífico.

Por otro lado, se observaron diferencias en términos de qué especies encontramos en el banco de semillas debajo de los distintos doseles monoespecíficos y con qué frecuencia. En general, la densidad de semillas disminuye conforme nos alejamos del árbol progenitor (Harper, 1981; Dalling, 2002) y aunque las semillas de *Cornus disciflora* se pueden encontrar debajo de las copas de los árboles de todas las especies que se estudiaron, éstas fueron abundantes en todas las muestras tomadas debajo de sus conoespecíficos, posiblemente por una lluvia mayor de semillas de esta especie.

*Chiranthodendron pentadactylon* apareció con mayor frecuencia bajo las copas de sus conoespecíficos; debajo del resto de los doseles monoespecíficos la frecuencia es mucho muy baja y de hecho, debajo de *Cornus disciflora* la frecuencia es muy baja o nula. Esto se puede deber a las condiciones que prevalecen debajo de las copas de *Cornus disciflora* de mayor humedad y apertura del dosel menor (Mejía-Domínguez *et al.*, 2011b), lo que puede producir la pérdida de viabilidad en las semillas (Wagner y Mitschunas, 2008).

Un caso muy particular es el que se refiere al banco de semillas de *Oreopanax xalapensis*, ya que no se encontraron muchas semillas de esta especie en toda la parcela. Este hecho puede deberse a que esta especie forma un banco de plántulas como estrategia de regeneración (Mejía-Domínguez *et al.*, 2011b).

Las semillas de *Quercus laurina* nunca fueron registradas debajo de los doseles de *Chiranthodendron pentadactylon*. Esto puede ser por que la profundidad del matillo es significativamente mayor debajo de esta especie (Mejía-Domínguez *et al.*, 2011b), lo que hace que estas semillas sean atacadas por patógenos y pierdan viabilidad ya que son muy susceptibles a éstos (Batis *et al.*, 1999) y por una actividad animal mayor indicada por las heces abundantes.

En cuanto a las semillas de *Clethra mexicana*, *Cleyera theoides* y *Psychotria galeottiana*, sus mayores frecuencias se encontraron debajo de *Cornus disciflora* y del dosel mixto. Este resultado agrega una evidencia más del comportamiento similar del banco de semillas debajo de estas especies.

Las tres morfoespecies (arbustos, hierbas o especies de árboles no establecidos en la parcela) más abundantes en el banco de semillas tuvieron su frecuencia menor bajo el dosel de *Chiranthodendron pentadactylon*. De nuevo, este resultado apunta a una diferencia marcada en la composición del banco debajo de esta especie en comparación con el resto de los doseles monoespecíficos, ya que estas semillas fueron las más abundantes después de las semillas de *Cornus disciflora*.

#### **4.3 Efecto de la identidad específica sobre la riqueza de especies**

En el caso de la riqueza, el Análisis de Varianza mostró diferencias significativas sólo en la temporada húmeda. El número de especies bajo los doseles de *Cornus disciflora* y el dosel multiespecífico fue significativamente mayor que debajo de *Chiranthodendron pentadactylon* en la temporada húmeda. Este resultado está estrechamente relacionado con la densidad de semillas y agrega evidencia a la diferencia en las características del banco de semillas debajo del dosel de *Chiranthodendron pentadactylon*. Es decir, las características ambientales que prevalecen debajo de esta especie modifican la presencia de las especies en el banco no sólo en abundancia sino también en la riqueza de especies, de tal forma que hay especies que no se encuentran debajo de *Chiranthodendron pentadactylon* pero sí debajo del resto de los doseles monoespecíficos.

Esta disminución de especies también puede deberse a que la profundidad del matillo es significativamente mayor debajo de *Chiranthodendron pentadactylon*, promoviendo que las semillas salgan del banco por diversos factores (Campbell y Norman, 1989; Barbier *et al.*, 2008), y de la misma manera disminuye el número de especies. Sin embargo, en la temporada seca no

hubo diferencias significativas, es decir, el efecto de la identidad específica no se vio reflejado en la riqueza de especies en la temporada seca.

Finalmente, y a partir del conjunto de resultados obtenidos en esta investigación, es posible concluir que este bosque mesófilo posee un banco de semillas cuyas entradas y salidas son diferenciales al menos debajo del dosel de *Chiranthodendron pentadactylon*.

#### **4.4 Conclusiones**

El banco de semillas del bosque mesófilo de montaña de Santo Tomás Teipan alberga una gran abundancia de semillas de especies poco tolerantes a la sombra, dominantes en el dosel como *Cornus disciflora*, *Quercus laurina* y *Chiranthodendron pentadactylon* (Mejía-Domínguez, 2006), y abundantes en el sotobosque como *Psychotria galeottiana*, *Clethra mexicana* y *Cleyera theoides*. La riqueza de especies en el banco de semillas de este bosque es de 55 especies, menor que la que se reporta para otros bosques mesófilos, pero no mucho menor que algunos.

La especie arbórea establecida en la parcela más abundante en el banco de semillas es *Cornus disciflora*. Las semillas de esta especie se encuentran debajo de todos los doseles monoespecíficos que se analizaron, pero con mayor abundancia debajo de sus individuos conoespecíficos. En contraste, *Oreopanax xalapensis*, a pesar de estar bien representada en el banco de plántulas, no fue encontrada en el banco de semillas; al parecer su estrategia de regeneración consiste más bien en el establecimiento de bancos de plántulas.

Debajo del dosel monoespecífico de *Cornus disciflora* y el dosel sin influencia monoespecífica se registró la mayor densidad de semillas y la mayor riqueza de especies. En contraste, debajo de *Chiranthodendron pentadactylon* la densidad de semillas y la riqueza fueron las más bajas en comparación con el resto de los doseles monoespecíficos. Esto puede estar asociado a condiciones ambientales muy específicas y significativamente diferentes debajo de las copas de esta especie. En este sentido, la profundidad del mantillo, que es significativamente mayor que debajo del resto de los doseles monoespecíficos (Mejía-Domínguez *et al.*, 2011b), parece jugar un papel importante, ya

que éste promueve la descomposición de las semillas por procesos microbianos y dificulta el enterramiento, lo que las hace más susceptibles a la granivoría.

El papel particular que juega cada especie en el dosel sobre la dinámica del banco de semillas no es tan claro para todos los doseles monoespecíficos estudiados; si bien es cierto que para cada especie hay mecanismos particulares por los que modifican el ambiente a su alrededor, estos cambios ambientales no están generando un cambio tan marcado en la composición del banco de semillas de todos los doseles analizados. Sin embargo podemos afirmar que solo ciertas especies en el dosel influyen de manera diferencial sobre las características del banco de semillas del bosque mesófilo de montaña de Sto. Tomás Teipan.

El banco de semillas de este bosque mesófilo de montaña constituye una estrategia de regeneración para gran parte de las especies en el dosel superior, ya que las especies dominantes en el dosel como *Cornus disciflora*, *Quercus laurina*, *Chiranthodendron pentadactylon*, *Cleyera theoides* y *Clethra mexicana* poseen banco de semillas.

Este acercamiento al estudio del banco de semillas, viéndolo no como un sistema homogéneo sino como un sistema que responde a variaciones específicas dadas por las características de la vegetación circundante, amplía nuestra visión sobre la dinámica del banco de semillas y de la comunidad de este bosque mesófilo de montaña.

## Referencias

- Acevedo M., Ataroff A., Monteleone S. y Estrada C. 2003. Heterogeneidad estructural y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Interciencia*, 28: 394-403.
- Álvarez-Aquino C., Williams-Linera G. y Newton A. 2005. Disturbance effects on the seed bank of Mexican cloud forest fragments. *Biotropica*, 37: 337-342.
- Arriaga L. 2000. Gap-building-phase regeneration in a tropical mountain cloud forest in north-eastern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 535-562.
- Arriaga L. y Mercado C. 2004. Seed bank dynamics and tree-fall gaps in a northwestern Mexican *Quercus-Pinus* forest. *Journal of Vegetation Science*, 15: 661-668.
- Baider C., Tabarelli M. y Mantovani W. 2001. The soil seed bank during Atlantic forest regeneration in southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biología*, 61: 35-44.
- Baker H. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. Leck M. A., Parker V. T. y Simpson R. L. (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. 9-2. Academic Press, San Diego.
- Barone J. A., 2000. Comparison of herbivores and herbivory in the canopy and understory for two tropical tree species. *Biotropica*, 32: 307-317.
- Bossuyt B., Heyn M. y Hermy M. 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest. *Plant Ecology*, 162: 33-48.
- Boyd N. y Van Acker R. 2004. Seed and microsite to emergence of four annual weed species. *Weed Science*, 52: 571-577.
- Breendlove D. E. 1986. Flora de Chiapas. *Listados Floríst. México* 4: i-v, 1-246.
- Campbell GS. y Norman JM. 1989. The description and measurement of plant canopy structure. En: Russell G., Marshall B. y Jarvis P. (eds.) *Plant Canopies: their Growth, Form and Function*, pp. 125-138, Cambridge University Press, Cambridge.
- Canham C. D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology*, 69: 786-795.
- Carranza E. 1992. Flora del Bajío y de regiones adyacentes
- Dalling J.W. 2002. Ecología de semillas. En: Guariguata M. y Kattan G. (comp.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, pp. 345-375. Ediciones LUR, Cartago.
- Dalling J.W. y Hubbell S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*, 90: 557-568.

- Damascos M.A. y Rapoport E.H. 2002. Diferencias en la flora herbácea y arbustiva entre claros y áreas bajo dosel en un bosque de *Nothofagus pumilio* en Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 465-472.
- Falster D.S. y Westoby M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist*, 158: 509-525.
- Fenner, M. y Kitajima, K. 1999. Seed and seedling ecology. En: Pugnaire F. y Valladares F. (eds.) *Handbook of Functional Plant Ecology*, pp. 589-648. Marcel Dekker, Nueva York.
- Fisher J., Loneragan W., Dixon K. y Veneklaas E. 2009. Soil seed bank compositional change constrains biodiversity in an invaded species-rich woodland. *Biological Conservation*, 142: 256-269.
- Flores S. y Dezzeo N. 2005. Variaciones temporales en cantidad de semillas en el suelo y en la lluvia de semillas en un gradiente bosque-sabana en La Gran Sabana, Venezuela. *Interciencia*, 30: 39-43.
- Ford E. D. y Deans J. D. 1978. The effects of canopy structure on stemflow, throughfall and interception loss in a young Sitka spruce plantation. *Journal of Applied Ecology*, 15: 905-917.
- Frost C. J. y Hunter M. D. 2004. Insect canopy herbivory and frass deposition affect soil nutrient dynamics and export in oak mesocosms. *Ecology*, 85: 3335-3347.
- García E. M. 2006. Efecto de la estructura de la copa en la partición de lluvia de tres especies arbustivas en clima semiárido. Tesis doctoral. Universidad de Almería, Almería.
- García de Miranda, E. 1989. *Apuntes de Climatología*. Editado por la autora, México, D.F.
- Garwood N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. En: Leck M. A., Parker V. T. y Simpson R. L. (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. 149-204, Academic Press, San Diego.
- Gómez-Aparicio L., Gómez J. M., Zamora R. y Boettinger J. 2005. Canopy vs. soil effect of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 16: 191-198.
- Greenberg R. y Bichier P. 2005. Determinants of tree species preference of birds in oak-acacia woodlands of Central America. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 57-66.
- Grime J.P. 1989. Seed banks in ecological perspective. En: Leck M. A., Parker V. T. y Simpson R. L. (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. xv-xxi. Academic Press, San Diego.
- Harms K.E. y Paine C.E. 2003. Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Ecosistemas* 2003/3  
(URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/revision2.htm>)

- Harper J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, San Diego.
- Herwitz S.R. y Young S.S. 1994. Mortality, recruitment and growth rates of montane tropical rain forest canopy trees on Mount Bellenden-Ker, Northeast Queensland, Australia. *Biotropica*, 26: 350-361.
- Holmes R. T. y Robinson S. K. 1981. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest. *Oecología*, 48: 31-35.
- Hubbell S. P., Ahumada J. A., Condit R. y Foster R.B. 2001. Local neighbourhood effects on long-term survival of individual trees in a Neotropical forest. *Ecological Research*, 16: 859-875.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática]. 2004a. Carta Geológica. 1: 700000. INEGI. Aguascalientes.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática] 2004b. Carta Edafológica. 1: 700000. INEGI. Aguascalientes.
- Jankowska-Blaszczuk M., Kwiatkowska A., Panufnik D. y Tanner E. 1998 The size and diversity of the soil seed banks and the light requirements of the species in sunny and shady natural communities of the Bialowieza primeval forest. *Plant Ecology*, 136: 105-118.
- Laverde R. O., Múnera R. y Renfijo L. 2005. Preferencia de hábitat por *Capito hypoleucus*, ave colombiana endémica y amenazada. *Ornitología Colombiana*, 3: 65-73.
- Le Page P. T., Canham C. D., Coates K. D. y Bartemucci P. 2000. Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forest of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 415-427.
- Mejía-Domínguez, N.R. 2006. Dinámica de la comunidad de árboles de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Mejía-Domínguez N., Meave J.A. y Díaz-Ávalos C. 2011a. Spatial structure of the abiotic environment and its association with sapling community structure and dynamics in a cloud forest. *International Journal of Biometeorology*. doi 10.1007/s00484-011-0434-5.
- Mejía-Domínguez N. R., Meave J.A., Díaz-Ávalos C., González E. 2011b. Individual canopy-tree species effects on their immediate understory microsite and sapling community dynamics. *Biotropica*, 43: doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00739.x.
- Mejía-Domínguez N. R., Meave J.A. y Ruiz-Jiménez C. 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 74:13-29.

Moles A. T. y Drake D. R. 1999. Potential contributions of the seed rain and the seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 37:83-93.

Ortiz-Arrona, C., Saldaña, A., Sánchez-Velásquez L. R. y Castillo, B. J. 2008. Banco de semillas en el suelo de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, México. *Scientia-CUCBA*, 10: 81-94.

Ortiz-Pulido R. 1997. Actividades frugívoras de *Tyrannus forficatus* en un mosaico de vegetación durante la migración. *Ornitología Neotropical*, 8: 237-239.

Pickett S.T.A. y McDonnell J.M. 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. En: Leck M. A., Parker V. T. y Simpson R. L. (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. 123-145. Academic Press, San Diego.

Piudo M. J. y Cavero R.Y. 2005. Banco de semillas: comparación de metodologías de extracción, de densidad y de profundidad de muestreo. *Publicaciones de Biología, Universidad de Navarra, Serie Botánica*, 16: 71-85.

Sellier D. y Fourcaud T. 2009. Crown structure and wood properties: influence on the tree sway and response to high winds. *American Journal of Botany*, 96: 885-896.

Simpson R. L., Leck M. A. y Parker V. T. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. En: Leck M. A., Parker V. T. y Simpson R. L. (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*, pp 3-7, Academic Press, San Diego.

STATSOFT INC. (2007). *STATISTICA for Windows. Manual Ver. 8.0*. Tulsa, Oklahoma.

Sterck F. J. y Bongers F. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology*, 89: 1-13.

Tanaka K. y Hashimoto S. 2006. Plant canopy effects on soil thermal and hydrological properties and soil respiration. *Ecological Modelling*, 196: 32-44.

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.

Thompson K., Bakker J. and Bekker R.M. 1997. *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge.

Uriarte M., Condit R., Canham C. D. y Hubbell S. P. 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Ecology*, 92: 348-360.

Valladares F., Skillman J. B. y Pearcy R. W. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany*, 89: 1275-1284.

Wagner M. y Mitschunas N. 2008. Fungal effects on seed bank persistence and potential applications in weed biocontrol: a review. *Basic and Applied Ecology*, 9: 191-203.

Williams-Linera G. 1993. Soil seed banks in four lower montane forest of Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 321-337.

Zar H.J. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

**Apéndice 1.** Densidad promedio de semillas  $\pm$  D.E. de todas las especies presentes en el banco de semillas (primer columna) bajo cinco doseles monoespecíficos. En la última columna se presenta el total de semillas  $\text{m}^{-2}$  que se registró para cada especie.

Especies	<i>Cornus disciflora</i>	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	<i>Oreopanax xalapensis</i>	<i>Quercus laurina</i>	Dosel multiespecífico	Total
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	0.0	0.0	0.0	$0.06 \pm 0.29$	0.0	1.29
<i>Berberis moranensis</i> Schult. & Schult. f.	$0.06 \pm 0.29$	0.0	0.0	$0.06 \pm 0.29$	0.0	2.59
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreat.	$0.06 \pm 0.29$	$0.78 \pm 0.88$	$0.39 \pm 0.83$	$0.19 \pm 0.48$	$0.32 \pm 0.71$	35.08
<i>Clethra mexicana</i> DC.	$1.30 \pm 3.04$	$0.84 \pm 1.85$	$2.53 \pm 6.03$	$0.32 \pm 1.02$	$2.99 \pm 7.29$	159.82
<i>Cleyera theoides</i> (Sw.) Choisy	$2.27 \pm 5.13$	$0.78 \pm 2.04$	$0.26 \pm 0.78$	$0.45 \pm 1.42$	$2.34 \pm 4.27$	122.14
<i>Cornus disciflora</i> DC.	$14.29 \pm 11.57$	$3.83 \pm 4.67$	$4.42 \pm 6.79$	$1.04 \pm 2.37$	$4.68 \pm 6.03$	565.22
<i>Fuchsia arborescens</i> Sims	$0.06 \pm 0.29$	$0.06 \pm 0.29$	$0.13 \pm 0.39$	$0.13 \pm 0.40$	$0.06 \pm 0.29$	9.09
<i>Ilex brandegeana</i> Loes.	0.0	0.0	0.0	0.0	$0.06 \pm 0.29$	1.29
<i>Miconia</i> sp.	0.0	0.0	$0.26 \pm 1.13$	$0.06 \pm 0.29$	0.0	6.49
<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	0.0	0.0	0.0	$0.06 \pm 0.29$	$0.13 \pm 0.40$	3.89
<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) McVaugh	0.0	0.0	0.0	0.0	$0.26 \pm 0.48$	5.19

**Apéndice 1.** Continuación.

Especies	<i>Cornus disciflora</i>	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	<i>Oreopanax xalapensis</i>	<i>Quercus laurina</i>	Dosel multiespecífico	Total
<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Ricketson & Pipoly	0.32 ± 0.58	0.06 ± 0.29	0.06 ± 0.28	0.13 ± 0.40	0.19 ± 0.48	15.59
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch	0.32 ± 1.45	0.52 ± 1.65	0.26 ± 0.88	0.0	0.13 ± 0.40	24.68
<i>Parathesis brevipes</i> Lundell	0.13 ± 0.40	0.06 ± 0.29	0.0	0.0	0.13 ± 0.40	6.49
<i>Pinus chiapensis</i> (Martínez) Andresen	0.0	0.0	0.06 ± 0.28	0.06 ± 0.29	0.0	2.59
<i>Pinus teocote</i> Schltld. & Cham.	0.0	0.0	0.0	1.69 ± 7.55	0.0	33.78
<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	0.19 ± 0.48	0.06 ± 0.29	0.0	0.26 ± 0.90	0.0	10.39
<i>Prunus serotina</i> var. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh	0.06 ± 0.29	0.0	0.19 ± 0.85	0.0	0.06 ± 0.29	6.49
<i>Psychotria galeottiana</i> (M. Martens) C.M. Taylor & Lorence	1.17 ± 2.10	0.32 ± 1.18	1.69 ± 3.19	0.84 ± 1.65	0.52 ± 2.32	90.95
<i>Quercus affinis</i> Scheidw.	0.13 ± 0.40	0.0	0.0	0.0	0.0	2.59
<i>Quercus candicans</i> Née	0.0	0.06 ± 0.29	0.0	0.06 ± 0.29	0.13 ± 0.40	5.19
<i>Quercus glabrescens</i> Benth.	0.13 ± 0.40	0.0	0.06 ± 0.28	0.045 ± 1.06	0.32 ± 0.93	19.49
<i>Quercus laurina</i> Liemb.	1.04 ± 1.44	0.0	1.30 ± 2.29	1.30 ± 1.89	1.23 ± 1.60	97.45

## Apéndice 1. Continuación.

Especies	<i>Cornus disciflora</i>	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	<i>Oreopanax xalapensis</i>	<i>Quercus laurina</i>	Dosel multiespecífico	Total
<i>Quercus sapotifolia</i> Liemb.	0.0	0.0	0.39 ± 1.17	0.39 ± 0.61	0.19 ± 0.48	19.49
<i>Quercus skinneri</i> Benth.	0.06 ± 0.29	0.0	0.0	0.06 ± 0.29	0.0	2.59
<i>Quercus uxoris</i> McVaugh	0.26 ± 0.90	0.0	0.32 ± 1.15	0.06 ± 0.29	0.06 ± 0.29	14.29
<i>Sapium lateriflorum</i> Merr.	0.06 ± 0.29	0.06 ± 0.29	0.0	0.0	0.0	2.59
<i>Saurauia scabrida</i> Hemsl.	0.52 ± 1.29	0.0	0.19 ± 0.85	0.0	0.0	14.29
<i>Solandra guttata</i> D. Don	0.0	0.0	0.0	0.32 ± 0.93	0.0	6.49
<i>Ternstroemia tepezapote</i> Schltldl. & Cham.	0.78 ± 2.04	0.91 ± 1.94	0.78 ± 1.99	1.95 ± 4.29	1.75 ± 3.68	123.44
<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	0.0	0.0	0.06 ± 0.28	0.19 ± 0.64	0.0	5.19
<i>Tupinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	0.0	0.0	0.0	0.39 ± 1.20	0.0	7.79
<i>Vallesia aurantiaca</i> (M. Martens & Galeotti) J. F. Morales	0.06 ± 0.29	0.0	0.0	0.0	0.06 ± 0.29	2.59
<i>Viburnum membraneceum</i> (Oerst.) Hemsl.	0.06 ± 0.29	0.0	0.0	0.0	0.06 ± 0.29	2.59
<i>Zinowiewia concinna</i> Lundell	0.0	0.0	0.0	0.0	0.06 ± 0.29	1.29

**Apéndice 1.** Continuación.

Especies	<i>Cornus disciflora</i>	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	<i>Oreopanax xalapensis</i>	<i>Quercus laurina</i>	Dosel multiespecífico	Total
Morfoespecie 1	7.54 ± 13.18	4.55 ± 6.92	4.16 ± 5.40	9.23 ± 13.32	13.77 ± 22.08	784.82
Morfoespecie 2	0.39 ± 0.61	0.32 ± 1.18	0.78 ± 1.33	0.91 ± 3.48	0.45 ± 1.21	57.17
Morfoespecie 3	1.62 ± 3.01	1.17 ± 2.06	1.56 ± 1.40	2.08 ± 4.55	1.23 ± 1.49	153.32
Morfoespecie 4	0.32 ± 0.58	0.32 ± 0.93	0.0	0.19 ± 0.64	0.19 ± 0.48	20.78
Morfoespecie 5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.06 ± 0.29	1.29
Morfoespecie 6	3.31 ± 3.97	1.30 ± 2.19	2.99 ± 4.01	10.27 ± 10.76	4.22 ± 5.00	4.41
Morfoespecie 7	0.39 ± 1.20	0.19 ± 0.64	0.78 ± 1.99	0.26 ± 0.90	0.19 ± 0.87	36.38
Morfoespecie 8	0.0	0.13 ± 0.58	0.0	0.13 ± 0.58	0.0	5.29
Morfoespecie 9	0.26 ± 0.68	0.06 ± 0.29	0.26 ± 0.88	0.45 ± 0.76	0.39 ± 0.61	28.58
Morfoespecie 10	0.19 ± 0.64	0.0	0.06 ± 0.28	0.13 ± 0.40	0.0	7.79
Morfoespecie 11	0.0	0.06 ± 0.29	0.0	0.0	0.0	1.29
Morfoespecie 12	0.32 ± 1.18	0.0	0.0	0.0	0.13 ± 0.40	9.09

**Apéndice 1.** Continuación.

Especies	<i>Cornus disciflora</i>	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	<i>Oreopanax xalapensis</i>	<i>Quercus laurina</i>	Dosel multiespecífico	Total
Morfoespecie 13	0.0	0.52 ± 2.32	0.0	0.0	0.45 ± 1.54	19.49
Morfoespecie 14	0.32 ± 0.71	0.0	0.0	0.0	0.06 ± 0.29	7.79
Morfoespecie 15	0.0	0.0	0.06 ± 0.28	0.0	0.06 ± 0.29	2.59
Morfoespecie 16	0.06 ± 0.29	0.0	0.06 ± 0.28	0.0	0.06 ± 0.29	3.89
Morfoespecie 17	0.06 ± 0.29	0.0	0.0	0.0	0.13 ± 0.40	3.89
Morfoespecie 18	0.71 ± 1.30	0.97 ± 1.26	0.97 ± 1.36	0.71 ± 1.15	0.91 ± 1.58	85.75
Morfoespecie 19	0.13 ± 0.40	0.06 ± 0.29	0.06 ± 0.28	0.0	0.0	5.19
Morfoespecie 20	0.06 ± 0.29	0.0	0.06 ± 0.28	0.06 ± 0.29	0.0	3.89