



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**BANCO DE SEMILLAS DE MALEZAS Y PLANTAS INTRODUCIDAS EN DOS
UNIDADES AMBIENTALES DEL BOSQUE DE ENCINOS (*QUERCUS* L.) DE
LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA EN EL DISTRITO FEDERAL**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. SAMANTHA SOLÍS OBERG

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO, FACULTAD DE CIENCIAS

COMITÉ TUTOR:

DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA, INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DRA. ALMA DELFINA OROZCO SEGOVIA, INSTITUTO DE ECOLOGÍA

MÉXICO, D.F. Mayo 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**BANCO DE SEMILLAS DE MALEZAS Y PLANTAS INTRODUCIDAS EN DOS
UNIDADES AMBIENTALES DEL BOSQUE DE ENCINOS (*QUERCUS* L.) DE
LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA EN EL DISTRITO FEDERAL**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. SAMANTHA SOLÍS OBERG

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO, FACULTAD DE CIENCIAS

COMITÉ TUTOR:

DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA, INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DRA. ALMA DELFINA OROZCO SEGOVIA, INSTITUTO DE ECOLOGÍA

MÉXICO, D.F. Mayo 2015



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

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

OFICIO FCIE/DEP/264/15

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **9 de marzo de 2015** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **SOLIS OBERG SAMANTHA** con número de cuenta **513023682** con la tesis titulada "**Banco de semillas de malezas y plantas introducidas en dos unidades ambientales del bosque de encinos (*Quercus* L.) de la cuenca del río Magdalena en el Distrito Federal**", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**:

Presidente: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
Vocal: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Secretario: DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA
Suplente: DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCÍA
Suplente: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA

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

Atentamente

"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 24 de abril de 2015

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/grf*

Agradecimientos

Agradecimientos:

La tesis recibió el apoyo y financiamiento del Posgrado en Ciencias Biológicas y del CONACyT (CVU becario: 508618). Agradezco a los siguientes proyectos por su apoyo: PAPIIME RR204413/ PAPIIT IN216014-3. Agradezco a mi tutora de tesis Dra. Silvia Castillo Argüero y a los miembros del comité tutorial, la Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa y la Dra. Alma D. Orozco Segovia, quienes me apoyaron durante todo el proyecto. Agradezco también a la M. en C. Yuriana Martínez Orea, al Biól. Marco Romero Romero y al M. en C. Ramiro Cruz Durán.

Agradecimientos

Agradecimientos personales:

Agradezco a mi comité tutorial, la Dra. Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa y la Dra. Alma D. Orozco Segovia por todas las correcciones y recomendaciones en todos los tutoriales y durante la corrección de este trabajo. Por siempre ser tan lindas y pacientes.

Agradezco de la manera más sincera a mi tutora de tesis, Dra. Silvia Castillo Argüero, por la dirección de la tesis y todo el apoyo inagotable hasta en los detalles más pequeños del trabajo. Por su manera de transmitir la fascinación por la ecología de plantas y las comunidades de los bosques. ¡Gracias por introducirme al mundo de las semillas y de las malezas! Y gracias por tu amistad y tu confianza.

A la técnico del laboratorio de Dinámica de Comunidades, M. en C. Yurianna Martínez Orea, por su colaboración en el campo y laboratorio, así como la determinación de las plántulas del banco de semillas y la ayuda en el análisis estadístico. Agradezco mucho su disposición para resolver todas mis dudas y discutir preguntas ecológicas, por siempre pensar “outside of the box”.

Al técnico académico del Herbario de la Facultad de Ciencias de la UNAM, M. en C. Ramiro Cruz Durán, por la determinación de los ejemplares del campo y del banco de semillas.

A la Dra. Gabriela Santibáñez Andrade por la ayuda en campo y la resolución de muchas dudas.

A los estudiantes que brindaron su apoyo en las salidas a la Magdalena: Leticia Bonilla, Ileana Reyes Ronquillo, Héctor Adrián Hernández Jiménez, Yeimi Martínez Camacho, Fernanda Manzo Mejía, entre muchos otros estudiantes del taller y tesis de la Dra. Silvia Castillo.

A las chicas Gaby, Lety, Chris e Ile, por ser mi segunda familia y mostrarme el verdadero significado de la amistad incondicional. A J.C. por su amistad y siempre escucharme.

A mi madre, Heidemarie Oberg Fischer, por todo, porque ella hizo posible todo esto, y a mi padre, Francisco R. Solís Ramírez, por estar conmigo y siempre estar dispuesto a ayudarme. A Francisco Martínez Martín por su cariño y compartir el entusiasmo y el amor por la naturaleza.

A Eric Gustavo (personalidad dinámica) por compartir esta vida. Cada día contigo es un viaje al horizonte. ¡Gracias!

*A los naturalistas que
me enseñaron a estudiar,
valorar y respetar a la vida,*

Inge y Jürgen Oberg

- Jamädi!

Índice de contenido

1	Resumen	1
	Abstract:	4
2	Introducción	6
2.1	Las malezas y plantas introducidas	7
2.2	Los bancos de semillas.....	9
2.3	Hipótesis y predicciones	12
3	Métodos	14
3.1	Sitio de muestreo.....	14
3.2	Muestreo.....	16
3.3	Diseño experimental.....	17
3.4	Análisis.....	19
3.4.1	<i>Análisis del banco de semillas activo</i>	19
3.4.2	<i>Análisis de las variables cuantitativas de la vegetación</i>	19
3.4.3	<i>Análisis de las fotografías hemisféricas</i>	22
3.5	Análisis de los datos.....	22
3.5.1	<i>Análisis de la diversidad de la vegetación y del banco de semillas</i>	22
3.5.2	<i>Análisis estadístico</i>	23
3.5.3	<i>Análisis de conglomerados de dos vías (Two way cluster analysis)</i>	24
3.5.4	<i>Análisis de correspondencia sin tendencia (Detrended Correspondence Analysis, DCA)</i>	25
3.5.5	<i>Análisis de correspondencia canónica (Canonical Correspondence Analysis, CCA)</i>	26
4	Resultados	27

4.1	Especies de la vegetación y del banco de semillas de dos unidades del bosque de <i>Quercus</i> spp.	27
4.1.1	<i>Especies de la vegetación establecida</i>	27
4.1.2	<i>Emergencia de plántulas del banco de semillas</i>	29
4.1.3	<i>Diversidad y similitud entre el banco de semillas y la vegetación establecida</i>	33
4.1.4	<i>Análisis de conglomerados de dos vías</i>	35
4.1.5	<i>Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)</i>	38
4.2	Las malezas de la vegetación y del banco de semillas en dos unidades del bosque de <i>Quercus</i> spp.	40
4.2.1	<i>Las malezas de la vegetación establecida</i>	40
4.2.2	<i>Las malezas emergidas del banco de semillas</i>	47
4.2.3	<i>La similitud de especies de malezas entre el banco de semillas y la vegetación establecida</i>	56
4.3	Riqueza y abundancia de especies de malezas en tres sustratos del bosque de <i>Quercus</i> spp. en dos temporadas del año	58
5	Discusión	63
5.1	La diversidad y la similitud revelan el estado de conservación	63
5.2	Del banco a la vegetación: factores que limitan el establecimiento de algunas especies de malezas en la vegetación.....	66
5.2.1	<i>Altitud</i>	67
5.2.2	<i>Pendiente</i>	68
5.2.3	<i>La apertura del dosel y la incidencia de luz</i>	69
5.2.4	<i>Condiciones edáficas</i>	72
5.3	Del banco a la vegetación: el papel de la hojarasca como un filtro para el establecimiento de las especies de malezas	76
6	Conclusión	80
7	Referencias	82

8 Anexos	91
8.1 Análisis de conglomerados dos vías	91
8.2 Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) de la vegetación a nivel de parcelas	98
8.3 Lista de Especies	99

Índice de Figuras

Figura 1: Ubicación de la CRM y sus unidades ambientales.	16
Figura 2: Muestras de suelo y hojarasca dentro del vivero.....	18
Figura 3: De izquierda a derecha morfoespecie 19 (<i>Solanum nigrescens</i>) etiquetada y trasplantada a una charola más grande, individuo a los 60 días, individuo a los 180 días.	19
Figura 4: Abundancia y riqueza de especies registradas en la vegetación establecida de las dos unidades en ambas temporadas (a) Abundancia de especies en ambas unidades en ambas temporadas, (b) Riqueza de especies en ambas unidades en ambas temporadas.	28
Figura 5: Abundancia y riqueza de especies del banco de semillas en ambas unidades, en tres sustratos y dos temporadas, (a) Abundancia de especies del banco de semillas, (b) Riqueza de especies del banco de semillas.	30
Figura 6: Número de individuos promedio por sustrato, unidad y temporada (media \pm error estándar), (*) $p < 0.05$, $F_{1, 178} = 37.5$	31
Figura 7: Número de especies por sustrato, unidad y temporada (media \pm error estándar), (*) $p < 0.05$, $F_{1, 178} = 170.86$	32
Figura 8: Análisis de conglomerados de dos vías de todas las especies de la vegetación establecida y del banco de semillas. Distancia relativa del umbral de corte de la información remanente del 50% para los tratamientos y 60% para las especies. (a) Grupos 1 y 2, (b) Grupos 3 y 4, (c) Grupo 4, (d) Grupo 5; (VIR) Valor de importancia relativo, (BS) Banco de semillas, (U) Unidad, (S) Suelo, (Hch) Hojarasca chica, (HG) Hojarasca grande, (S, Sec) Secas, (L, Lluv) Lluvias, (*) maleza, (**) especie introducida.	38
Figura 9: DCA de los V.I.R. de la vegetación establecida y la abundancia de las especies encontradas en el banco de semillas (hojarascas y suelo), donde: (VIR) Valor de importancia relativo, (BS) Banco de semillas, (U) Unidad, (S) Suelo, (Hch) Hojarasca chica, (HG) Hojarasca grande, (S, Sec) Secas, (L, Lluv) Lluvias. Se observan los ejes de variación 1 y 2 (axis 1, axis 2), con valores propios (eigenvalues) de 0.8021 y 0.2649 respectivamente. Las especies de malezas e introducidas marcadas en rojo.	39
Figura 10: V.I.R. de las especies presentes en el estrato herbáceo; (a) Unidad 1 , (b) Unidad 2	41
Figura 11: V.I.R. de las especies del estrato arbóreo de ambas unidades.	42

- Figura 12:** Análisis de conglomerados de dos vías de las especies de malezas y especies introducidas de la vegetación establecida. Distancia relativa del umbral de corte de la información remanente del 50% para los tratamientos y 60% para las especies, donde (VIR) Valor de importancia relativo, (U) Unidad, (S, Sec) Secas, (L, Lluv) Lluvias. **43**
- Figura 13:** DCA de los V.I.R. de la vegetación establecida por unidad y temporada, donde: VIR= Valor de importancia relativo, (U1) Unidad 1, (U2) Unidad 2, (Sec) Secas, (Lluv) lluvias. Se observan los ejes de variación 1 y 2 (axis 1 y 2) con valores de 0.5880 y 0.1650 respectivamente. **44**
- Figura 14:** CCA de las variables ambientales en relación con las abundancias de las especies de malezas de la vegetación establecida y las parcelas de cada unidad donde Parcelas: (S) secas, (L) lluvias, (P) Parcela, Variables ambientales: (Pend) Pendiente, (Alt) Altitud, (Orienta) Orientación de la ladera, (pH) pH del suelo, (M.O.) contenido de materia orgánica del suelo, (N) contenido de nitrógeno en el suelo, (P) contenido de fósforo en el suelo. Ejes de variación 1 y 2 con valores de 0.583 y 0.472 respectivamente. **46**
- Figura 15:** Abundancia de especies emergidas del banco de semillas de las dos unidades, (a) Gráfica de abundancias de especies en la unidad 1, (b) Gráfica de abundancias de especies en la unidad 2. **48**
- Figura 16:** Abundancia y riqueza de las especies de malezas por unidad, sustrato y temporada (media \pm error estándar); (a) Abundancia promedio de especies de malezas en el banco de semillas las unidades 1 y 2, en el suelo y la hojarasca, en temporada seca y en lluvias; (b) Riqueza promedio de especies de malezas en el banco de semillas en las unidades 1 y 2, en el suelo y la hojarasca, en temporada seca y en lluvias, donde (*) diferencia significativa según la prueba de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$, $H_{2, 178} = 66.24$). **49**
- Figura 17:** Análisis de conglomerados de dos vías de las especies de malezas y especies introducidas del banco de semillas. Distancia relativa del umbral de corte de la información remanente del 50% para los tratamientos y las especies; (BS) Banco de semillas, (U) Unidad, (S) Suelo, (Hch) Hojarasca chica, (HG) Hojarasca grande, (S) Secas, (L) lluvias..... **51**
- Figura 18:** DCA de las especies de malezas en el banco de semillas por sustrato, unidad y temporada, donde: (BS) Banco de semillas, (U1) Unidad 1, (U2) Unidad 2, (S) Suelo, (Hch) Hojarasca chica,

(HG) Hojarasca grande, (S) Secas, (L) Lluvias. Se observan los ejes de variación 1 y 2 (axis 1 y 2) con valores de 0.33121 y 0.27463 respectivamente.	52
Figura 19: Análisis de correspondencia canónica de las variables ambientales en relación con las abundancias de las especies de malezas del banco de semillas y las parcelas de cada unidad; (S) secas, (L) lluvias, (P) Parcela, Variables ambientales: (Pend) Pendiente, (%LuzTOT) porcentaje de luz total, (M.O.) contenido de materia orgánica del suelo, (N) contenido de nitrógeno en el suelo, (P) contenido de fósforo en el suelo. Los ejes de variación 1 y 2 (axis 1 y 2) con valores de 0.466 y 0.341 respectivamente.	54
Figura 20: Abundancia y riqueza de las especies de malezas registradas en el banco de semillas por sustrato, unidad y temporada; (a) Abundancia, (b) Riqueza.	59
Figura 21: Abundancias y riquezas de las especies de malezas por unidad, sustrato y temporada (media \pm error estándar); (a) Abundancias promedio de especies de malezas en el banco de semillas las unidades 1 y 2, en suelo y hojarasca, en temporada seca y lluvias; (b) Riquezas promedio de especies de malezas en el banco de semillas las unidades 1 y 2, en suelo y hojarasca, en temporada seca y lluvias, donde (*) diferencia significativa según la prueba de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$, $H_{1, 178}$ (Abundancia) = 61.43, $H_{1, 178}$ (Riqueza) = 66.24).....	60
Figura 22: Dendrograma del Análisis de conglomerados de dos vías de las ambas unidades y temporada y las especies de la vegetación establecida y del banco de semillas.	92
Figura 23: Dendrograma del Análisis de conglomerados de dos vías de las ambas unidades y temporada y las especies de la vegetación establecida.	94
Figura 24: Dendrogramas del análisis de conglomerados de dos vías de los sustratos por unidad y temporada de ambas unidades y las especies del banco de semillas.	96
Figura 25: Dendrogramas del análisis de conglomerados de dos vías de las parcelas de ambas unidades y temporadas y las especies de la vegetación establecida.	97
Figura 26: DCA de las abundancias de especies de malezas por parcelas, unidades y temporadas. S1= Secas unidad 1, L1= Lluvias unidad 1, S2= secas unidad 2, L2= Lluvias unidad 2, P= Parcela, V=Vegetación.	98

Índice de Cuadros

Cuadro 1: Características biofísicas de las unidades ambientales del bosque de <i>Quercus</i> (L.) seleccionadas para este estudio (modificado de Santibáñez Andrade et al. 2015).....	16
Cuadro 2: Índices de diversidad de Shannon (H') en la vegetación establecida y el banco de semillas en ambas unidades y temporadas.....	33
Cuadro 3: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_S) entre la vegetación y el banco de semillas en dos temporadas para ambas unidades; similitud entre el banco de semillas en dos unidades para ambas temporadas; similitud entre la vegetación en dos unidades para ambas temporadas. $C_S > 50\%$ en negritas.	34
Cuadro 4: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_S) entre ambas unidades tanto para vegetación como para banco de semillas durante la temporada de secas y de lluvias. $C_S > 50\%$ en negritas.	34
Cuadro 5: Resultados del CCA con la prueba de Monte Carlo. Valores de los ejes y de las correlaciones de especies-ambiente basado en 998 correlaciones con media, máxima, mínima y valor de p; donde: p= proporción de las operaciones aleatorizadas con	47
Cuadro 6: Resultados del CCA con la prueba de Monte Carlo. Valores de los ejes y las correlaciones de spp-ambiente basado en 998 correlaciones con su media, máxima,.....	55
Cuadro 7: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_S , solo especies de malezas) entre la vegetación y el banco de semillas en ambas unidades para ambas temporadas; similitud.....	56
Cuadro 8: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_S , solo especies de malezas) entre ambas unidades tanto para vegetación como para banco de semillas durante la temporada de secas y de lluvias. $C_S > 50\%$ en negritas.	57
Cuadro 9: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_S , solo especies de malezas) entre los sustratos del banco de semillas (S= Suelo, Hch= Hojarasca chica y HG= Hojarasca grande) en dos temporadas para ambas unidades. $C_S > 50\%$ en negritas.	61
Cuadro 10: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_S , solo especies de malezas) de los tres sustratos del banco de semillas entre temporadas (U1 en lluvias y secas, U2 en lluvias y secas) y entre ambas unidades (U1 y U2 en lluvias y U1 y U2 en secas). $C_S > 50\%$ en negritas.....	62
Cuadro 11: Lista de las especies y sus respectivas familias registradas en la vegetación establecida y en el banco de semillas de la unidad 1 y la unidad 2 del bosque de <i>Quercus</i> (L.) en la cuenca del	

río Magdalena (orden alfabético por familia), dónde: Veg= Vegetación establecida, BS= Banco de semillas, U1= Unidad 1, U2= Unidad 2, X= presencia de la especie, M= catalogada como maleza, I= catalogada como especie introducida en México. **99**

1 Resumen

El banco de semillas representa un sistema que permite la permanencia de una especie en un ecosistema y, escala de comunidad, co-determina la trayectoria de la sucesión secundaria y la regeneración natural que ocurre después de un disturbio. El estudio de los bancos de semillas en bosques templados con alto grado de perturbación, es determinante para entender estos procesos. Cuando hay una entrada al banco del suelo de propágulos de malezas y/o especies introducidas esto puede influenciar la estructuración de la comunidad vegetal y ser un indicador del estado de conservación de un sitio.

El objetivo de este estudio fue identificar a las especies de malezas y plantas introducidas del banco de semillas de dos unidades ambientales con diferente grado de conservación (descritas en estudios anteriores como “conservada” y otra “perturbada”) del bosque de *Quercus* (L.) spp. de la cuenca del río Magdalena (CRM), un bosque templado en el Distrito federal, en dos temporadas del años (secas y lluvias) y compararlo con la vegetación establecida, utilizando a estas especies como indicadores del estado de perturbación del sitio con el fin de hacer un diagnóstico del estado de conservación de la comunidad vegetal de cada unidad, así como entender los factores que determinan su distribución en este ecosistema.

El banco de semillas se analizó a partir de las plántulas que emergieron de muestras de suelo y la hojarasca colectadas en diferentes parcelas de cada unidad ambiental. Las variables de respuesta establecidas para el estudio fueron la abundancia y riqueza de las especies emergidas del banco y los valores de importancia relativos (V.I.R.) calculados para cada especie de la vegetación establecida, las cuales además se relacionaron con algunas variables ambientales cuantificadas en cada parcela (orientación de la ladera, pendiente, condiciones edáficas, luz y apertura del dosel).

Con los datos obtenidos del banco de semillas y de la vegetación, se calculó el índice de diversidad de Shannon. Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) y pruebas de Kruskal-Wallis para comparar la riqueza y abundancia de especies de la vegetación establecida y del banco de semillas de ambas unidades. La similitud entre el banco de semillas y la vegetación establecida, y de los sustratos del banco de

Resumen

semillas (hojarasca grande, chica y suelo) entre sí, se calculó a través del coeficiente de similitud de Sørensen. Se hizo un análisis de ordenación de correspondencia sin tendencia (Detrended Correspondence Analysis, DCA) y de conglomerados de dos vías. Por último se relacionó la agrupación de las especies de malezas de la vegetación y del banco de ambas unidades con las variables ambientales registradas con un análisis de correspondencia canónica (Canonical Correspondence Analysis, CCA).

El análisis de varianza mostró diferencias significativas tanto en abundancias como en riqueza de especies en el banco de semillas entre los sustratos de ambas unidades ambientales para ambas temporadas del año. Entre los datos de la vegetación establecida no hubo diferencias significativas. Sin embargo, el análisis de dos vías y la ordenación mostraron una agrupación por unidad ambiental. Se observó mayor heterogeneidad en la unidad “perturbada”, lo cual coincide con los V.I.R. y las abundancias de las especies del banco de semillas, que reflejan mayor dominancia de pocas especies en la unidad “conservada” que en la unidad “perturbada”, y mayor número de especies de malezas en la unidad “perturbada”. El DCA mostró que factores ambientales que influenciaron la distribución de las malezas en la unidad “conservada” fueron las condiciones edáficas (contenido de materia orgánica, K, N y pH) así como la pendiente y la orientación de la ladera. También se observó que en la unidad “perturbada” la altitud es el factor más influyó la distribución de algunas especies de malezas en algunos sitios de esta unidad. Los coeficientes de similitud del banco y la vegetación fueron bajos para ambas unidades. Sin embargo, la similitud de especies de malezas entre el banco y la vegetación, y entre el suelo y la hojarasca fue mayor en la unidad “conservada”. Entre unidades, el suelo fue más similar que la hojarasca.

Las diferencias tanto ambientales como en la composición de especies entre las unidades, reflejan una alta heterogeneidad dentro de este bosque. A gran escala las diferentes condiciones ambientales estuvieron relacionadas con el establecimiento de las diferentes especies de malezas y plantas introducidas. A una escala más fina, la distribución de la hojarasca podría ser otro factor que afecta la distribución de estas especies en el bosque, ya que determina en gran medida la heterogeneidad de los microambientes de estos ecosistemas y afecta directamente la germinación y el reclutamiento de plántulas del banco de semillas. También puede representar un filtro físico para el reclutamiento de semillas de malezas tanto para aquellas que se

Resumen

encuentran ya en el suelo, y probablemente forman parte del banco permanente, como para las que llegan al sitio por lluvia de semillas, lo cual explicaría la diferencia en composición del banco de semillas de ambas unidades. El conocimiento de estos factores, que podrían actuar como filtros para el establecimiento de las malezas y plantas introducidas, resulta de gran importancia si se pretende hacer esfuerzos de conservación y restauración en este bosque a través del banco de semillas, ya que la estructuración de una comunidad diversa en ambas unidades muestra su resiliencia a las perturbaciones antropogénicas (dada la sucesión acelerada de las especies) y su resistencia a la dominancia de especies de malezas e introducidas en la vegetación.

Abstract:

The soil seed bank represents a system for a species to persist in an ecosystem and, on a community level, it codetermines the secondary successions and the natural regenerations trajectory, which takes place after a disturbance. Studying the seed bank of highly disturbed temperate forests helps understanding these processes. The entrance of weedy and introduced (exotic) species to the soil seed bank can affect the community structuring and, at the same time, serve as an indicator of the sites conservation state.

The goal of the present study was to identify weedy and introduced species of the soil seed bank from two contrasting environmental units (described in previous studies one “disturbed” and one “preserved” unit) of the oak forest (*Quercus* spp.) of the Magdalena river basin, a temperate forest in Mexico City, during two seasons (dry and rainy) and to compare the results with the standing vegetations structure. These species served as indicators of anthropogenic disturbance in order to evaluate the conservation status of each unit of the forest, as well as to understand the environmental factors that affect their distribution.

The soil seed bank was analyzed through seedling emergence of soil and litter samples collected from fifteen plots on each unit. The response variables for the analyses were the seed banks species richness and abundance and the standing vegetations species relative importance values (R.I.V.), which were related to some environmental factors quantified for each plot (slope orientation and degree, soil conditions, light and canopy openness).

The data obtained for the seed bank and the standing vegetation was used to calculate Shannons diversity index. Species abundance and richness, of both the standing vegetation and the seed bank, was compared with a one-way ANOVA and a Kruskal-Wallis, the non-parametric equivalent. Sørensen’s similarity coefficient was calculated to compare the soil seed banks and the standing vegetations composition, as well as the litter and the soils composition. Biological and site data were grouped through a two-way cluster analysis and a detrended correspondence analysis (DCA). The ordination was related to the environmental factors with a canonical correspondence analysis (CCA).

Resumen

The analysis of variance showed significant differences in species richness and abundance between the litter and the soil seed bank of both units and both seasons. Although no significant differences were found for the standing vegetation between units or seasons, the DCA showed a strong grouping of the data of each unit. The perturbed unit showed higher heterogeneity, which coincides with the R.I.V. of the standing vegetation and the species abundances of the seed bank. These data showed higher dominance of a few weedy species in the preserved unit and more species evenness of the weedy species in the disturbed unit. The factors related to the weedy species and site ordination of the conserved unit were the soil parameters (organic matter, K, N content and pH), the slope degree and orientation, while the factors related to the weedy species and site ordination of the disturbed unit was the height. The Sørensen's similarity coefficient between the standing vegetation and the seed bank was low. Nevertheless the similarity between the seed bank and the vegetation, and between the litter and the soil seed bank was higher for the preserved unit. The soils species composition between units was more similar than the litter's species composition between units.

The differences in environmental conditions and in species composition reflect the high heterogeneity of the forest. On a large scale the different environmental conditions were related to the establishment of weed and introduced species. On a small scale, though, the litter determines to a large extent the microenvironmental heterogeneity of these forests, which directly affects seed germination and seedling recruitment. Litter also represents a physical filter for the recruitment of seedlings of weed species as much as for the seeds that already reached the soil and are buried in it, as for the seeds that arrive the site through the seed rain. Understanding these factors, that act as abiotic filters hindering the establishment of weeds and introduced species, is of great value if conservation and restoration in this forest through the seed bank is intended, because they allow the assemblage of a diverse community in both environmental units and it reflects on their resilience against anthropogenic disturbance (through a rapid succession of species) and their resistance against the dominance of weedy and introduced species in this ecosystem.

2 Introducción

El incremento de la explotación de los recursos naturales ha puesto en riesgo a los ecosistemas y ha propiciado el cambio en la estructura y composición de las comunidades vegetales (Vitousek et al. 2008). Uno de los ecosistemas más explotados a nivel mundial son los bosques templados (Food and Agriculture Organization of the United States, FAO, 2012). En México son el segundo ecosistema más transformado (Sánchez Colón y Flores Martínez, 2009), siendo los bosques cercanos a grandes zonas urbanas los más sometidos a fuertes presiones y disturbios antropogénicos (McKinney 2002).

La disminución y transformación de estos ecosistemas, ocasionadas por disturbios antropogénicos como la tala y el cambio de uso de suelo, ponen en riesgo a su biodiversidad y funcionamiento. Como consecuencia, la obtención de servicios ecosistémicos que proporcionan a los seres humanos, como el secuestro de carbono, el suministro de agua, regulación del clima, entre otros, podría disminuir drásticamente o desaparecer por completo (Millenium Ecosystem Assessment, MEA, 2005). Esto refleja la importancia de su conservación y si se aspira a ello, es necesario llevar a cabo estudios adecuados de su estructura y funcionamiento, ya que con ello pueden evaluarse los factores de riesgo que los amenazan.

Una de las mayores amenazas a la biodiversidad en ecosistemas cercanos a zonas urbanas, es el reemplazamiento de especies nativas por especies de malezas no nativas o especies introducidas (también llamadas exóticas) con comportamiento invasivo (MEA 2005). Este reemplazamiento de especies depende de varios factores como los disturbios antropogénicos y la introducción de especies que no son

características del bosque como aquellas categorizadas como especies exóticas, introducidas o especies de malezas características de zonas perturbadas. Este proceso de reemplazamiento depende de una secuencia de acontecimientos que tienen como resultado el cambio en la estructura de la comunidad del ecosistema, como un disturbio antropogénico seguido por la dispersión accidental de propágulos de especies de otro ecosistema con atributos malezoides o especies introducidas (Rejmánek 2011).

2.1 Las malezas y plantas introducidas

Las malezas son especies que se caracterizan por tener la capacidad de colonizar y persistir en diversos medios perturbados (Baker 1974), sobre todo los que están asociados al ser humano (Espinosa-García y Sarukhán 1997). Son especies que comparten ciertas características como su capacidad de dispersarse por varias vías (humanos, viento, agua, etc.), su alta capacidad para regenerarse, su gran potencial de colonización por reproducirse rápidamente y ser dominantes en la vegetación (Cousens y Mortimer 1995).

Al igual que las malezas, la presencia de especies introducidas puede estar asociada al ser humano, ya que éste puede ser responsable de su propagación intencional o accidental desde su lugar de origen (Mooney y Cleland 2001, Rejmánek 2011). Se ha demostrado que en las zonas urbanas (zonas altamente perturbadas) existe una proporción relativamente alta de flora introducida o de tipo malezoide con relación a la flora nativa, dado que estas especies se ven favorecidas en estos ambientes (Kowarik 1995). Cabe resaltar, que no todas las especies introducidas son malezas, aunque también existen especies introducidas con alto potencial de colonización catalogadas como malezas.

En la ciudad de México se ha reportado un total de 256 especies consideradas como malezas (Vibrans 2009). La mayoría de estas especies son malezas nativas, es decir, que tienen su lugar de origen en México y no han sido introducidas desde otros sitios sino que más bien han evolucionado a la par de la agricultura de este país (Rzedowski 1991). Tomando en consideración los atributos de estas especies, existe una alta probabilidad de que sean propagadas a los ecosistemas aledaños a esta gran urbe. Aunado a esto, las frecuentes perturbaciones antropogénicas en estos ecosistemas crean ambientes favorables para el establecimiento de estas especies.

En estudios recientes (Martínez-Orea 2011, Castro-Gutiérrez 2013, Reyes-Ronquillo 2014) reportan un número elevado de aproximadamente 115 especies de malezas (nativas e introducidas) en un bosque templado ubicado en la ciudad de México, la cuenca del río Magdalena (CRM). Por esta razón resulta interesante estudiar el papel de estas especies en este bosque, ya que, dependiendo de sus atributos funcionales, el ensamblaje de la comunidad y la sucesión ecológica puede verse influenciada (Booth y Swanton 2012).

En algunos casos el establecimiento de especies con características malezoides puede llegar a ser una invasión biológica, porque estas especies tienen, por lo general, la habilidad de competir interespecíficamente por recursos y un potencial reproductivo muy alto, lo cual puede amenazar seriamente la integridad del ecosistema (Callaway 2000). Sin embargo, existen pocas investigaciones que estudien el papel de las malezas en los ecosistemas naturales.

La mayoría de las especies de malezas se caracterizan por estar adaptadas a condiciones ambientales, que serían muy adversas para otras especies características de algunos ecosistemas naturales, como sitios abiertos, con alta incidencia de luz, suelos con bajo contenido de humedad y/o erosionado (Espinosa-García y Sarukhán

1997, Radosevich y Holt 2007). Al estar adaptadas a estas condiciones, raramente se encuentran en sitios con condiciones características de sitios con mayor grado de conservación, ya que son reemplazadas por especies de estados sucesionales tardíos (Baker 1974, Hopfensperger 2007), lo cual conlleva a un cambio de la estructura de la comunidad en general (MacArthur 1961, Horn 1974) y de las condiciones microambientales (ver Facelli y Pickett 1991).

Lo anterior se refiere a la definición ecológica de estas plantas, que son pioneras de la sucesión, evitando la erosión del suelo, modificando las condiciones edáficas, lo cual da paso a la entrada de otras especies de la sucesión secundaria (Espinosa y Sarukhán 1997). Baker (1974) define a las malezas como aquel grupo de plantas asociadas a disturbios antropogénicos, ya sean nativas, introducidas u oportunistas (o facultativas; es decir plantas nativas, indicadoras de disturbio en ambientes naturales o artificiales en áreas de vegetación natural). Estas son las definiciones que se tomaron en cuenta para este estudio.

2.2 Los bancos de semillas

Las malezas y las especies introducidas con alto éxito de colonización requieren de atributos biológicos que les permitan propagarse rápidamente y/o que les permitan permanecer por más tiempo en un sitio. Uno de ellos es la producción de un gran número de semillas por individuo. Además, en la mayoría de las especies, estas semillas tienen una larga viabilidad, por lo que pueden llegar a formar parte del banco de semillas del suelo. Así aumentan la probabilidad de que, una vez que las condiciones del sitio cambien dada la sucesión secundaria, ellas puedan permanecer en el suelo y esperar (en forma de semillas latentes) un disturbio que estimule su

germinación y crecimiento (Harper 1977, Baskin y Baskin 1998, Bakker et al. 1996, Hopfensperger 2007).

El término “banco de semillas” se refiere todas las semillas vivas almacenadas en el suelo y que permanecen en él hasta que germinan o mueren (Harper 1977, Espinosa-García y Sarukhán 1997, Márquez-Guzmán et al. 2013). Algunos estudios sobre bancos de semilla han revelado la relación del banco de semillas con la vegetación establecida y su importancia en la regeneración natural después de un disturbio (Strickler y Edgerton 1976, Pakeman y Small 2005). En la mayoría de estos estudios, se encontró una discrepancia entre la composición de especies del banco y de la vegetación (Hopfensperger 2007). Sin embargo, se comprobó que en sitios con mayor frecuencia de disturbio, la similitud tiende a aumentar, ya que en estos sitios pueden emerger del banco de semillas las especies pioneras o de algún estado de sucesión temprana, así como especies de malezas y establecerse en la vegetación (Matus et al. 2003).

Tomando en cuenta que la mayoría de las especies de malezas pueden ser especies pioneras en el sentido ecológico, su presencia en el banco de semillas podría reflejar una alta recurrencia de disturbios antropogénicos en un sitio (Vibrans 2002) o la cercanía del sitio a zonas perturbadas con presencia de malezas. Sin embargo, aún estando presentes en el banco de semillas, su establecimiento en el bosque dependerá en gran medida de factores ambientales que permitan su germinación y crecimiento, como la entrada de luz al sotobosque, los nutrientes disponibles en el suelo, la altitud, la temperatura y la humedad (Benech-Arnold et al. 2000). Además, las condiciones edáficas y la hojarasca pueden afectar la germinación de las semillas de las malezas que lograron formar parte del banco de semillas del suelo (Kostel-Hughes et al. 1998).

En los bosques de encinos existe una alta y continua producción de hojarasca y su distribución puede estar determinada por las especies que forman al dosel, la topografía, la pendiente y los disturbios (Frankland et al. 1963, Molofsky y Augspurger 1992, Kostel-Hughes et al. 1998). Ésto implica que analizar el banco de semillas incorporado en la hojarasca es de suma importancia, ya que la hojarasca podría actuar, directa o indirectamente, como un filtro que impide el establecimiento de algunas especies incluyendo a las malezas en la vegetación. La hojarasca puede actuar como un filtro físico (Shaw 1968, Facelli y Pickett 1991, Myster y Pickett 1993, Vellend et al. 2000), que impide que algunas semillas, que lleguen al sitio por lluvia de semillas, se almacenen en el suelo y formen parte del banco permanente. Aunado a esto, al modificar condiciones ambientales del suelo (luz, temperatura, humedad etc.) y de su superficie (MacKinney 1929, Molofsky y Augspurger 1992, Beatty y Sholes 1988) podrían evitar la germinación de estas especies.

Para el caso de la CRM es necesario comparar la presencia de las especies de malezas en el banco con su presencia en la vegetación establecida y a la vez relacionar ésto con las condiciones ambientales del sitio, así como comparar la composición de las especies presentes en el banco de semillas del suelo con el de la hojarasca. Esto podría, por un lado, ser un indicador de perturbaciones antropogénicas y, por el otro, contribuir a entender el papel de estas especies en el bosque.

2.3 Hipótesis y predicciones

En el presente estudio, se analizó la relación entre la presencia de especies de malezas e introducidas del banco de semillas activo en dos unidades contrastantes del bosque de encinos de la CRM. Acorde a estudios recientes sobre bancos de semilla, se probaron las siguientes hipótesis:

1. Las condiciones de perturbación antropogénica pueden promover el establecimiento de especies de malezas y especies introducidas cuyos propágulos se encuentren en el banco de semillas en diferentes sustratos y resultar en una sucesión secundaria dependiente de las condiciones ambientales de sitio,
2. La similitud entre el banco y la vegetación tiende a aumentar conforme el sitio se encuentre más perturbado porque las especies presentes en el banco de semillas pueden encontrar nuevos nichos para establecerse después de un disturbio,

Con base en las hipótesis planteadas, se hicieron las siguientes predicciones para los resultados de este estudio:

1. El componente de riqueza y abundancia de las especies de malezas y/o especies introducidas será mayor en el banco de semillas de la unidad ambiental descrita como perturbada,
2. La composición del banco de semillas estará influenciada por la estacionalidad, habiendo una diferencia entre las recolectas en temporada seca y en temporada de lluvias y entre los diferentes sustratos (suelo y hojarasca),

3. La similitud entre el banco y la vegetación establecida será mayor en la unidad ambiental que presente condiciones de perturbación que en la unidad conservada,
4. En unidad ambiental conservada, que presenta mayor cobertura del suelo con hojarasca, la riqueza y abundancia de especies de malezas será menor que en la unidad perturbada, que no presenta un mantillo grueso.

3 Métodos

Para poder probar las hipótesis y predicciones, se colectaron muestras de suelo y hojarasca y se tomaron datos de la estructura de la vegetación de dos unidades ambientales contrastantes de la CRM (definidas por Santibáñez Andrade et al. 2015, en prensa) del bosque de *Quercus* spp., en las dos temporadas del año. A partir de las muestras, pudo realizarse un análisis del banco activo de semillas, a partir de las plántulas que emergieron del suelo y la hojarasca recolectada. Las variables de respuesta establecidas para el estudio fueron la abundancia y riqueza de las especies emergidas del banco y los valores de importancia relativos de la vegetación establecida. Estas variables de respuesta se relacionaron con algunas variables ambientales cuantificadas en cada parcela.

3.1 Sitio de muestreo

El muestreo de ambas temporadas se llevó a cabo en la cuenca del río Magdalena (19° 13' 53'' y 19° 18' 12'' N y 99° 14' 50'' y 99° 20' 30'' W), que forma parte de la Sierra de las Cruces, en el Eje Volcánico Transversal (Álvarez 2000). Se localiza al límite sur-occidental del Distrito Federal dentro de las delegaciones políticas La Magdalena Contreras, Álvaro Obregón y Cuajimalpa y el municipio Ocoyoacac del Estado de México. Tiene una extensión de 2925 ha (Ávila-Ackerberg 2002) y su relieve montañoso tiene un gradiente altitudinal que va de los 2470 m en el noreste a los 3850 m al suroeste. La vegetación está compuesta de bosques de Pino (*Pinus hartwegii*) en las partes más altas, seguido del de Oyamel (*Abies religiosa*) y en las partes más bajas existen bosque de encino (*Quercus* spp).

En la cuenca se encuentran dos tipos de clima: en la parte baja, entre los 2,400 y 2,800 m de altitud, se encuentra el subtipo climático C (W2) (W) (b) i', clima templado subhúmedo con lluvias en verano y con temperatura media anual entre los 12 y 18° C, la temperatura del mes más frío esta entre los -3 y 18° C y la del mes más caluroso entre los 6.5 y 22° C con poca oscilación térmica. En la parte más alta, el clima es C (W2) (W) (b') i g, verano fresco corto y oscilación térmica menor a 5° C (García 1978). La temporada de lluvias se presenta en verano, siendo julio el mes de mayor precipitación de hasta 250 mm. La precipitación aumenta conforme hay ascenso de altitud, se registra una mínima de 1000 mm en la parte baja y una máxima de 1500 mm en la parte más alta (Álvarez, 2000). En invierno, el porcentaje de precipitación es menor al 5% con respecto al total anual, mientras que para el periodo de mayo a octubre este porcentaje varía entre el 80 al 94 mm (García, 1978).

Según estudios previos de la estructura del bosque, en la cuenca se distinguen 21 unidades ambientales determinadas por la alta heterogeneidad topográfica, y los consecuentes cambios en la vegetación y las condiciones ambientales (Santibañez-Andrade 2009). El bosque de encino se compone de cuatro unidades (Figura 1). Para el presente estudio se seleccionaron las unidades 1 y 2 del bosque de *Quercus* spp., que según estudios recientes son las más contrastantes en grado de conservación (Santibañez Andrade et al. 2015, en prensa) (Cuadro 1). El tipo de disturbio registrado para la unidad 2 fueron tala, presencia de cultivos, pastoreo y veredas de más de un metro de ancho.

La riqueza total de especies de flora vascular de la cuenca del río Magdalena agrupa a 538 especies, de las cuales 279 se han considerado como malezas considerando a las diferentes categorías que los siguientes autores les adjudican: Calderón y Rzedowski (2005), Villaseñor y Espinosa (1998), Espinosa et al. (2002) y

[www.hear.org/gcw/scientificnames/scinamea.htm].

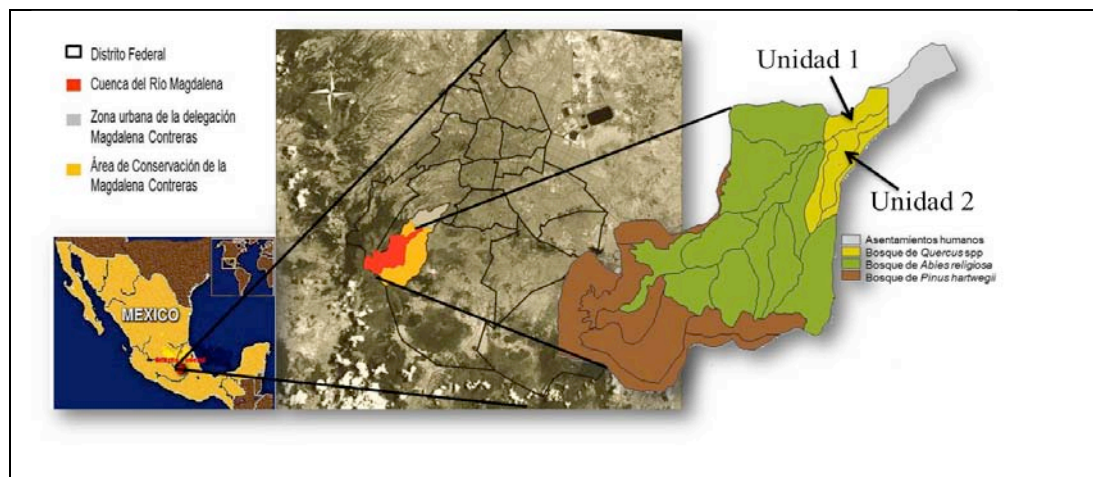


Figura 1: Ubicación de la CRM y sus unidades ambientales.

Cuadro 1: Características biofísicas de las unidades ambientales del bosque de *Quercus* (L.) seleccionadas para este estudio (modificado de Santibáñez Andrade et al. 2015).

Unidades	Tipo de suelo	Intervalo de altitud [m]	Extensión [ha]	Orientación/pendiente	Vegetación: especies arbóreas dominantes	Fisionomía y nivel de conservación del bosque
U1	Ah Lit/Ah	2.700 – 3.000	76.21	SE/Ligera	<i>Quercus rugosa</i> , (Neess), <i>Quercus laurina</i> (Humb. et Bonpl.) y <i>Quercus crassipes</i> (Humb. et Bonpl.)	Dosel cerrado, muy denso y conservado
U2	Ah/Lit	2.700 – 3.100	102.51	NW/Alta	<i>Quercus laurina</i> (Humb. et Bonpl.) <i>Garrya laurifolia</i> (Hartw. ex Benth.) y pastizal	Dosel abierto, poco denso con signos de disturbio

3.2 Muestreo

Del 22 al 25 de enero del 2013 se realizó la recolecta de muestras para la temporada de secas y del 29 julio al 2 de agosto del 2013 se realizó la recolecta de la temporada de lluvias.

Para analizar el banco de semillas y compararlo con la vegetación establecida, se escogieron en cada unidad 15 parcelas al azar, cada una de 5×5 m. En cada parcela se hicieron tres recolectas de suelo y de hojarasca. Cada recolecta se hizo en un cuadro de 30×30 cm, del cual se recolectó por separado la hojarasca grande, la hojarasca fina y la capa de los primeros 8 cm del suelo.

Las variables de la estructura de la vegetación, en las parcelas muestreadas para el banco, fueron el DAP (diámetro a la altura del pecho) de cada árbol y el diámetro mayor y su perpendicular de cada especie herbácea y arbustiva (esto último para poder calcular la cobertura, ver fórmula 1). Además se tomaron fotografías hemisféricas, el posicionamiento geográfico, la orientación de la ladera y la inclinación de la pendiente en el centro de cada parcela. Las fotografías se tomaron a 0 m del suelo, con una cámara Nikon, con un lente de 180° de campo de visión. Una proporción de las muestras de suelo se separó para la determinación de la cantidad de materia orgánica, conductividad eléctrica, el pH y la cantidad de P, N, y K, cuya determinación se llevó a cabo en el colegio de posgraduados de Chapingo (COLPOS).

3.3 Diseño experimental

Durante la temporada de secas, cada componente de las nueve recolectas de cada parcela se mezclaron por separado para obtener tres muestras compuestas por cada parcela, la de hojarasca grande, la de hojarasca chica y la del suelo, es decir que hubo 15 tratamientos de suelo, 15 de hojarasca chica y 15 de hojarasca grande por cada unidad. Una parte de las muestras de suelo y de hojarasca chica, cada una con un volumen de aproximadamente $25 \times 15 \times 4$ cm, se colocó en charolas de germinación de $25 \times 15 \times 6$ cm. En cada charola se colocó una capa de 2 cm de profundidad de vermiculita, sobre la cual se depositó la muestra, para disminuir la pérdida de

humedad. Las muestras de hojarasca grande se tamizaron con dos tamices de pruebas físicas de la marca Montiel, con aperturas de 6.35 y 0.7 mm respectivamente, para eliminar las hojas más grandes y las rocas. Estas muestras variaron mucho en tamaño por lo que, según el volumen que tuvieron, se colocó suficiente vermiculita dentro de las charolas de germinación para llenarlas hasta el borde. Todas las muestras se mantuvieron con riego periódico a saturación por 180 días dentro de un vivero (Figura 2) a 2500 m de altitud en un sitio cercano al sitio de estudio.



Figura 2: Muestras de suelo y hojarasca dentro del vivero.

Se midió la temperatura y la humedad del aire con un HOBOTM Data Logger (onsetTM) dentro del vivero. Para tener un control de posible contaminación de las muestras con semillas del sitio en donde estaba el vivero, se colocaron cuatro charolas solo con vermiculita dentro del vivero. Este procedimiento fue repetido en la temporada de lluvias.

3.4 Análisis

3.4.1 Análisis del banco de semillas activo

La composición y abundancia del banco de semillas activo se evaluó a partir de la emergencia de las plántulas. Para ello, se realizó un conteo de las plántulas emergidas cada treinta días durante seis meses y se separaron dos ejemplares de cada morfoespecie y se retiraron todas las plántulas de esas morfoespecies. Uno de los ejemplares se colocó en otra charola más grande para permitir su crecimiento (Figura 3) y posterior determinación a nivel de especie y el segundo ejemplar se prensó para ser colocado en un microherbario.

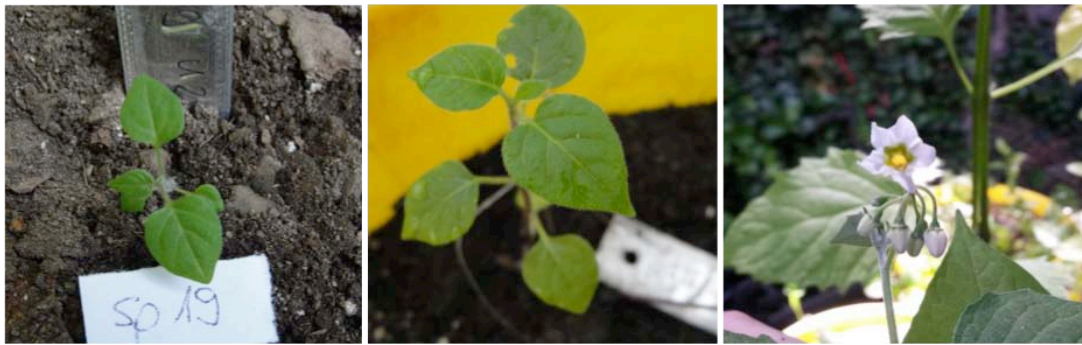


Figura 3: De izquierda a derecha morfoespecie 19 (*Solanum nigrescens*) etiquetada y trasplantada a una charola más grande, individuo a los 60 días, individuo a los 180 días.

3.4.2 Análisis de las variables cuantitativas de la vegetación

A partir de los datos de la estructura de la vegetación se calculó el valor de importancia de cada especie, en cada unidad. El valor de importancia revela la importancia ecológica relativa de cada especie en una comunidad vegetal a partir de la suma de sus variables relativas:

- Dominancia (ya sea en forma de cobertura o área basal): En el caso de las especies herbáceas ésta se calculó a partir de la cobertura (Fórmula 1), definida

como la proporción de terreno ocupado por la proyección perpendicular de las partes aéreas de los individuos.

$$C = \left(\frac{D1 + D2}{4}\right)^2 \pi$$

Fórmula 1: Fórmula de la cobertura, donde: C = Cobertura, D1 = Diámetro 1, D2 = Diámetro 2 (diámetros 1 y 2 fueron medidos perpendicularmente en cada individuo)

$$Cr = \left(\frac{Ci}{Ct}\right) \times 100$$

Fórmula 2: Fórmula de la Cobertura relativa, donde Cr = Cobertura relativa, Ci = Coberturas de los individuos de una especie, Ct = Cobertura total de los individuos de todas las especies

En el caso de los individuos arbóreos, la dominancia se calculó a partir del área basal (Fórmula 3), definida como la superficie de la sección transversal del tallo o tronco a la altura a la que se mide el diámetro (diámetro a la altura del pecho, o DAP) (Matteucci y Colma 1982). El área basal relativa se calculó como el porcentaje del área basal de una especie con relación a la suma del área basal de todas las especies (Fórmula 4).

$$AB = \left(\frac{DAP^2}{4}\right) \pi$$

Fórmula 3: Fórmula del área basal, donde AB = Área basal, DAP = Diámetro a la altura del pecho y $\pi = 3.1416$

$$ABr = \left(\frac{ABi}{\sum_i^p ABi}\right) \times 100$$

Fórmula 4: Fórmula del área basal relativa, donde ABr = área basal relativa, ABi = área basal de la especie i, p = todas las especies

- Densidad: Número de individuos presentes en un área determinada (Fórmula 5). Para calcular la densidad absoluta de cada especie se dividió el número total de individuos entre el área total de la suma de todas las parcelas, que fue de 375 m². Con ello se calculó la densidad relativa (Fórmula 5), que representa el porcentaje de una especie en relación a la densidad total de individuos muestreados.

$$D = \frac{Ni}{A}$$

Fórmula 5: Fórmula de la densidad, donde D = Densidad, Ni = Número de individuos de una especie, A = Área

$$Dr = \left(\frac{D_i}{\sum_{i=1}^p D_i} \right) \times 100$$

Fórmula 6: Fórmula de la densidad relativa, donde Dr = Densidad relativa, D_i = Densidad de la especie i, p = todas las especies

- Frecuencia: Probabilidad de encontrar a uno o más individuos de una especie en un área muestreada. Es el número de sitios (parcelas) en las que la especie aparece, en relación al número total de sitios muestreados (Fórmula 7).

$$F = \frac{\sum Pi}{Pt}$$

Fórmula 7: Fórmula de la frecuencia absoluta, donde F=Frecuencia absoluta, Pi=Parcelas en las que aparece la especie, Pt = Total de parcelas muestreadas (en este estudio 15)

La frecuencia relativa (Fórmula 8) se calculó a partir de la frecuencia absoluta de cada especie y la suma de las frecuencias de todas las especies.

$$Fr = \left(\frac{Fi}{Ft} \right) \times 100$$

Fórmula 8: Fórmula de la frecuencia relativa, donde Fr = frecuencia relativa, Fi = Frecuencia de la especie, Ft = Total de frecuencias de todas las especies

Una vez obtenidos los valores relativos de cada especie puede calcularse el V.I.R. a partir de la suma de estas tres variables (Fórmula 9).

$$V.I.R. = Fr + Dr + Dom$$

Fórmula 9: Fórmula del valor de importancia relativo, donde Fr = Frecuencia relativa, Dr = Densidad relativa, Dom = Dominancia relativa (cobertura o área basal)

3.4.3 Análisis de las fotografías hemisféricas

Las fotografías hemisféricas fueron analizadas con el programa Gap Light Analyzer (Frazer et al. 2000) configurando las imágenes a un mismo radio y umbral de (threshold). El umbral, que transforma las imágenes a pixeles blancos (que representan al cielo) y negros (que representan a la vegetación), que mejor se adaptó a las imágenes fue de una intensidad de pixeles de 35. Se estimaron los porcentajes de apertura del dosel y de radiación total recibida bajo el dosel.

3.5 Análisis de los datos

3.5.1 Análisis de la diversidad de la vegetación y del banco de semillas

Una vez identificadas las especies del banco de semillas, se calculó su diversidad α por sustrato con el índice de Shannon (H') (Magurran 1988, Fórmula 10). Algunas morfoespecies quedaron identificadas a nivel de género o de familia y otras no pudieron ser identificadas.

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

Fórmula 10: Índice de diversidad de Shannon, en donde p_i = Proporción de individuos de la especie i .

Posteriormente se comparó la composición de especies del banco activo de semillas con la de la vegetación a través del coeficiente de similitud de Sørensen (Sørensen 1948, Southwood y Henderson 2009) (Fórmula 11).

$$C_s = \frac{2a}{2a + b + c}$$

Fórmula 11: Coeficiente de similitud de Sørensen, en donde a = Número de especies en común, b y c = Número de especies encontradas solo en cada uno de los dos sitios respectivamente.

3.5.2 Análisis estadístico

Con el fin de evaluar las diferencias entre unidades y las temporadas del año en el número de plántulas y especies emergidas del banco de semillas, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía, con el programa estadístico StatSoft STATISTICA 8.0 (2007). La normalidad de los datos se probó en el mismo programa con una prueba de Shapiro-Wilk. Los datos de abundancias y riqueza no se ajustaron a una distribución normal, por lo que fueron transformadas con el logaritmo natural y con ello se ajustaron a la distribución normal (determinado nuevamente con la prueba de Shapiro-Wilk). Para poder realizar el análisis de varianza se clasificaron cuatro grupos (tratamientos) para los datos de la vegetación establecida y doce grupos (tratamientos) para los del banco de semillas. Estos grupos se dividieron por unidad y temporada; en el caso del banco de semilla también por sustrato. Las variables

independientes fueron los tratamientos y las variables dependientes fueron las abundancias y riquezas de especies de cada parcela.

Cada análisis de varianza arrojó un valor de p y uno de F , que mostró si existieron diferencias significativas entre los tratamientos si el valor de p fue menor o igual a 0.05. Con la prueba post hoc de Tukey se identificaron a los grupos/tratamientos que tuvieron diferencias significativas entre sí.

En el caso de las abundancias de las malezas los resultados de la prueba de Shapiro-Wilk mostraron que la distribución no fue normal, ni siquiera en el caso de los datos transformados con logaritmo natural, por lo que se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para evaluar diferencias de abundancias y riquezas de malezas en ambas unidades, en ambas temporadas y en los tres sustratos. Este análisis también se realizó con el programa STATISTICA 8.0, el cuál arrojó una tabla con los valores de p y H ; los valores de p menores o iguales a 0.05 indicaron diferencias significativas entre tratamientos.

3.5.3 Análisis de conglomerados de dos vías (Two way cluster analysis)

Para la clasificación se utilizó un análisis jerárquico divisivo de conglomerados de dos vías. Este análisis agrupa a las especies y a las unidades de muestreo simultáneamente formando grupos de datos, que resumen la variación dentro de la composición de especies y genera un diagrama (dendograma) de clasificación en un gradiente de dominancia tanto de las especies como de los sitios muestreados. El diagrama muestra las diferentes clases de abundancia de cada especie dentro de la unidad de muestreo. Las abundancias están definidas por niveles en el dendograma, que hace una clasificación jerárquica divisiva (por niveles) de las relaciones entre las especies y los sitios (Hill 1979, Gauch y Whittaker 1981).

La escala del dendograma está dada en unidad de distancia de corte de la información remanente. En cada punto de fusión del dendograma existe una distancia entre los grupos. La escala utiliza la función objetiva de Wishart (1969), que mide la información perdida en cada paso del análisis de conglomerados (cluster). Estas distancias se usan como nivel de corte para la formación de grupos. Para este estudio el nivel de corte para la determinación de grupos se hizo a un 50% de la información remanente (con algunas excepciones en las que los grupos se formaban mejor a otras distancias). Para este análisis se construyó una matriz con las abundancias de las especies en cada parcela de ambas unidades en ambas temporadas. Con el programa PC-ORD 5.1 (McCune y Mefford 2006) se obtuvo la clasificación del cluster de los datos estas parcelas para determinar cuáles sitios son más similares en la composición de especies.

3.5.4 Análisis de correspondencia sin tendencia (Detrended Correspondence Analysis, DCA)

El DCA ordena simultáneamente a las especies y a los sitios de muestreo y genera un diagrama de dos ejes. El primer eje se divide en un número segmentos arbitrarios y en el segundo eje los segmentos se ajustan a los del primero de manera que el promedio de los valores de cada segmento es igual a cero (Gauch 1982, Arévalo y Fernández-Palacios 2000). En este estudio se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (Detrended Correspondence Analysis, DCA, Hill y Gauch 1980) para los datos de abundancia de las especies del banco de semillas y de la vegetación establecida. En el caso de existir diferencias entre unidades y temporadas del año, este análisis facilita su determinación, ya que ordena a las especies sobre los ejes de variación y los sitios de muestreo en relación a ellas.

El DCA se realizó con las abundancias de todas las especies del banco de semillas y los V.I.R. de todas las especies de la vegetación establecida, utilizando el programa PC-ORD 5.1 (McCune y Mefford 2006). Después se repitió el procedimiento tomando en cuenta solo a las especies catalogadas como malezas, tanto para todos los datos del banco de semillas y la vegetación establecida por separado. Por último se analizaron las abundancias de las malezas en la vegetación establecida a nivel de parcela (ver anexo, Figura 25).

3.5.5 Análisis de correspondencia canónica (Canonical Correspondence Analysis, CCA)

Con el fin de analizar la relación entre las variables ambientales y la agrupación de las especies de malezas de ambas unidades e interpretar cuáles son las variables explicativas y a qué grado, se realizó un análisis de correspondencia canónico (CCA, ter Braak 1987). De este modo es posible detectar gradientes de factores ambientales con relación a las especies presentes. Para realizar el análisis se construyeron dos matrices, una con las variables ambientales por parcela (altitud, pendiente, fracción de apertura de dosel, luz total, así como pH, conductividad eléctrica, materia orgánica, nitrógeno, fósforo y potasio del suelo) y otra con las abundancias de las especies de malezas de la vegetación y del banco en cada parcela. El CCA se aplicó con el programa PC-Ord 5.1 (McCune y Mefford 2006).

4 Resultados

4.1 Especies de la vegetación y del banco de semillas de dos unidades del bosque de *Quercus* spp.

4.1.1 Especies de la vegetación establecida

La abundancia de las especies de la unidad 1 fue mayor a la de la unidad 2 durante la temporada seca. En total se registraron 453 individuos en la unidad 1 y 414 en la unidad 2. Por el contrario, durante la temporada de lluvias la abundancia fue mayor en la unidad 2, en la que se registró un total de 654 individuos, mientras que en la unidad 1 se registraron 578 individuos (Figura 4-a).

Con relación a la riqueza específica, la unidad 2 registró el mayor número de especies en la temporada de secas, con un total de 58 especies, mientras que en la temporada de lluvias se registraron 50 especies. La unidad 1 presentó una riqueza específica de 38 especies en la temporada de secas y 51 especies en la temporada de lluvias (Figura 4-b).

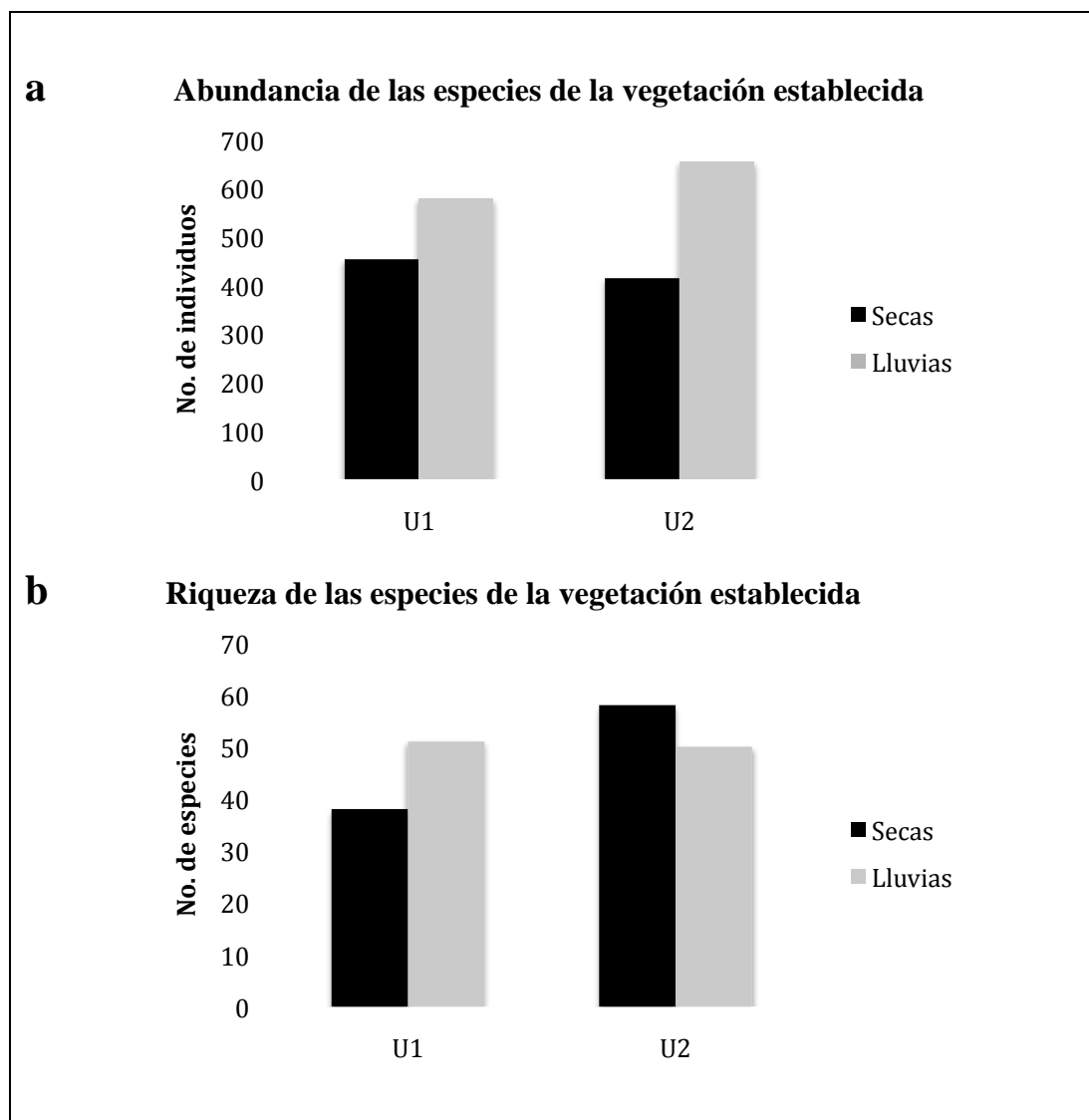


Figura 4: Abundancia y riqueza de especies registradas en la vegetación establecida de las dos unidades en ambas temporadas (a) Abundancia de especies en ambas unidades en ambas temporadas, (b) Riqueza de especies en ambas unidades en ambas temporadas.

El análisis de varianza para la riqueza y abundancia de ambas de la vegetación establecida no mostró diferencias significativas en el número de especies ($F_{1, 58} = 1.07$, $p = 0.37$) entre unidades, ni temporadas. El número de individuos tampoco difirió significativamente entre unidades, ni temporadas ($F_{1, 58} = 2.2$, $p = 0.098$)

4.1.2 Emergencia de plántulas del banco de semillas

Durante la temporada seca el número de individuos que emergió en el banco de semillas en suelo y en hojarasca chica fue mayor en la unidad 2 que en la unidad 1. Durante la temporada de secas se contaron 357 individuos en suelo y 243 individuos en hojarasca chica de la unidad 1 y 663 individuos en suelo y 458 individuos en hojarasca chica de la unidad 2. El número de individuos fue mayor en la hojarasca grande de la unidad 1 (171 individuos) que en la unidad 2 (96 individuos) (Figura 5-a). Durante la temporada de lluvias emergieron 447 individuos en el tratamiento suelo de la unidad 1 y 664 individuos en el suelo de la unidad 2 (Figura 5-b). En la hojarasca chica se contaron 174 individuos en la unidad 1 y 154 individuos en la unidad 2, mientras que en la hojarasca grande emergieron 12 y 5 individuos en la unidad 1 y 2 respectivamente (Figura 5-a).

El banco de semillas tuvo una riqueza total de 65 especies (número de especies acumulado de ambas unidades, temporadas y en los tres tipos de sustrato). La riqueza fue mayor en la unidad 2 que en la unidad 1. De las muestras tomadas en la época seca, se registraron en total 45 especies en la unidad 1 y 60 especies en la unidad 2. De las muestras de suelo emergieron 34 especies en la unidad 1 y 46 en la unidad 2, en la hojarasca chica emergieron 31 especies en la unidad 1 y 45 especies en la unidad 2, y en la hojarasca grande 27 y 20 especies respectivamente. Durante la época de lluvias emergieron en total 30 especies en la unidad 1 y 41 especies en la unidad 2. En las muestras de suelo emergieron 29 especies en la unidad 1 y 36 especies en la unidad 2. En las muestras de hojarasca chica emergieron 21 especies en la unidad 1 y 28 en la unidad 2, y en la hojarasca grande emergieron 6 y 4 especies respectivamente (Figura 5-b).

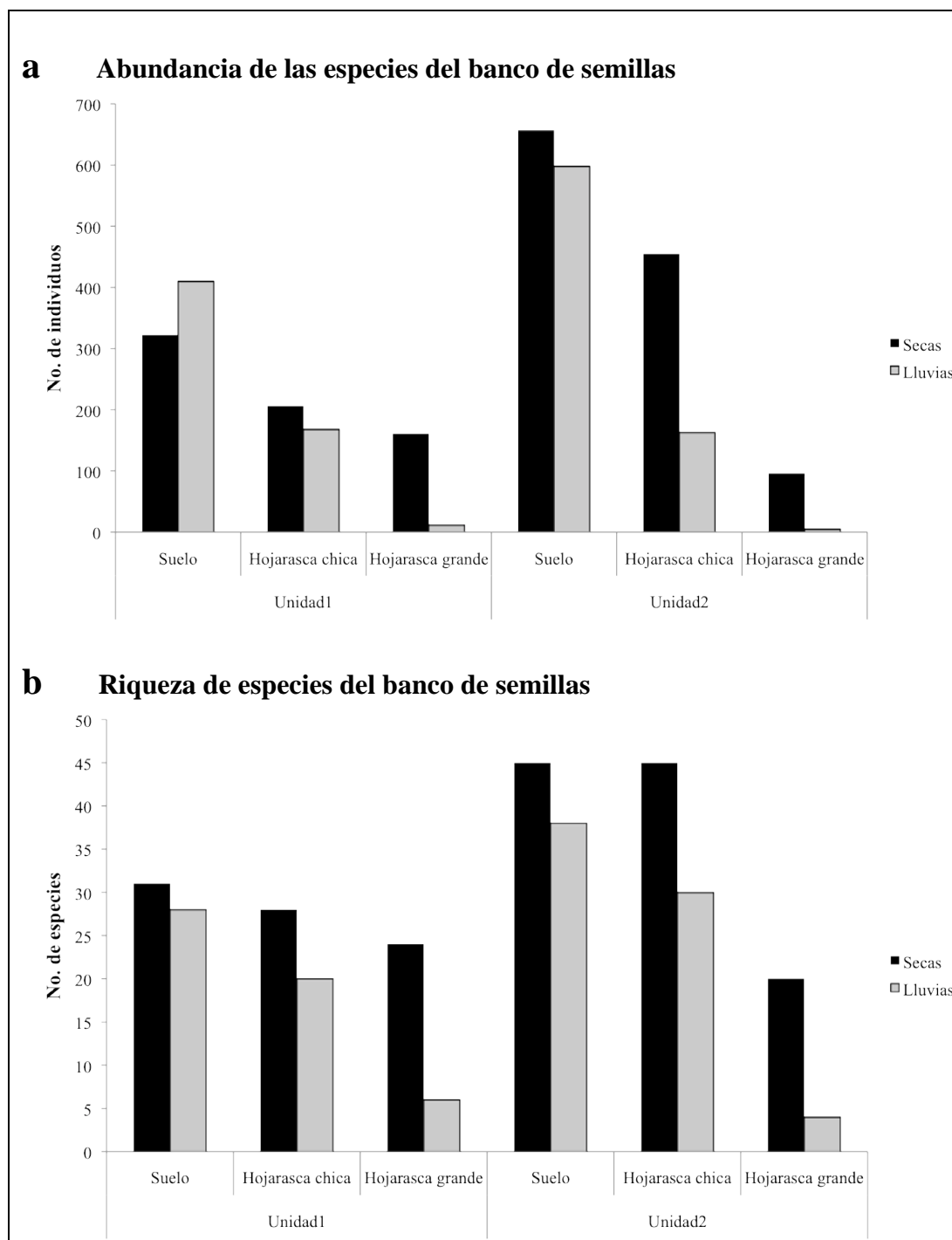


Figura 5: Abundancia y riqueza de especies del banco de semillas en ambas unidades, en tres sustratos y dos temporadas, (a) Abundancia de especies del banco de semillas, (b) Riqueza de especies del banco de semillas.

El análisis de varianza mostró diferencias significativas en la riqueza del banco de semillas. La prueba de Tukey reveló que estas diferencias existen entre los mismos tipos de sustrato (comparando los suelos, la hojarasca chica y la grande entre

unidades) de ambas unidades ($p < 0.05$, $F_{1, 178} = 37.5$) en ambas temporadas (Figura 6).

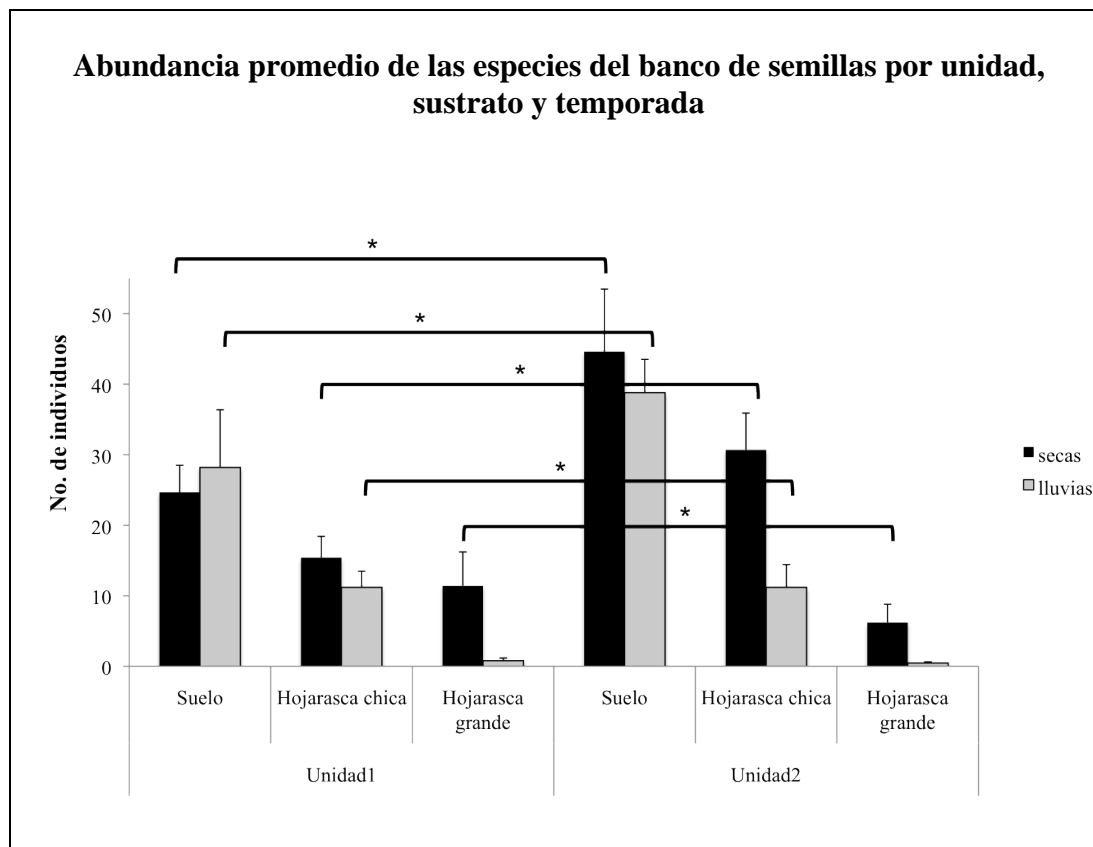


Figura 6: Número de individuos promedio por sustrato, unidad y temporada (media \pm error estándar), (*) $p < 0.05$, $F_{1, 178} = 37.5$.

El análisis de varianza también reveló diferencias en la riqueza del banco de semillas en ambas unidades. La prueba de Tukey mostró que los sustratos de las dos unidades presentan diferencias significativas entre ellos en ambas temporadas ($p < 0.05$, $F_{1, 178} = 170.86$), menos la hojarasca grande en la temporada de lluvias (Figura 7).

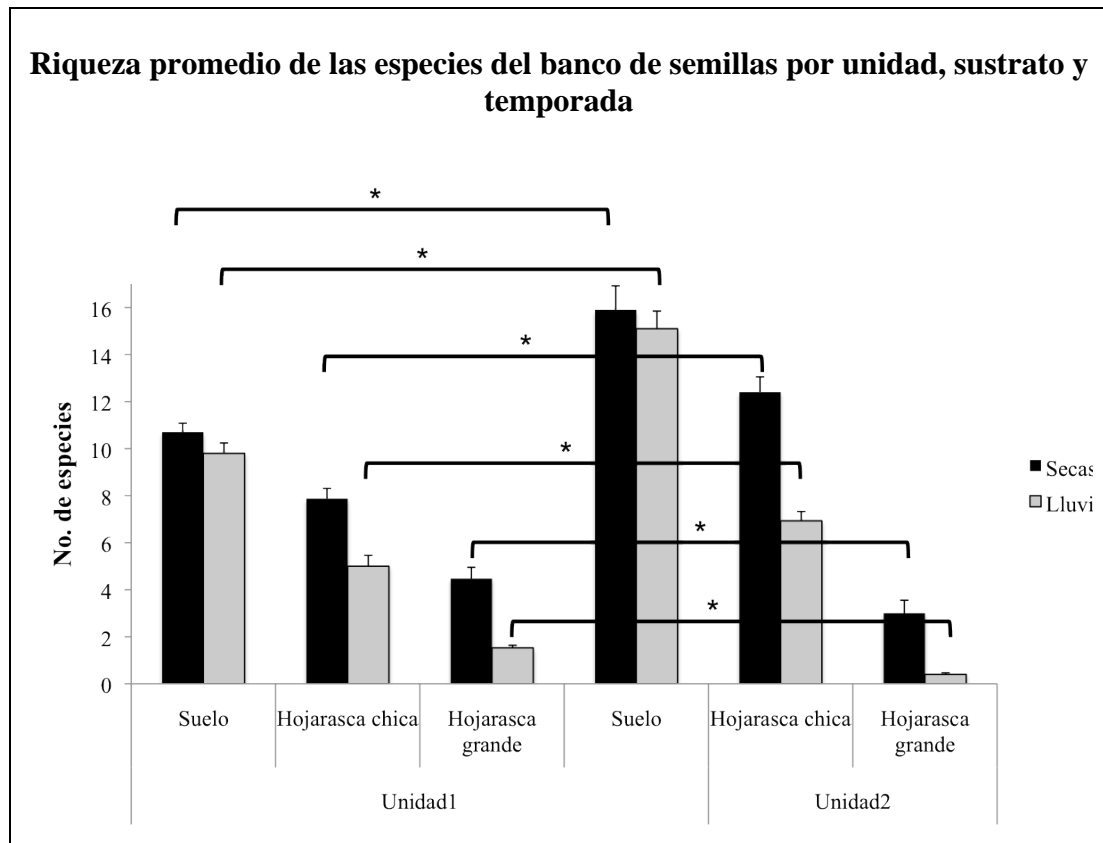


Figura 7: Número de especies por sustrato, unidad y temporada (media ± error estándar), (*) $p < 0.05$, $F_{1,178} = 170.86$.

4.1.3 Diversidad y similitud entre el banco de semillas y la vegetación establecida

La diversidad fue mayor en la unidad 2 que en la unidad 1, tanto en la vegetación establecida como en el banco de semillas, siendo mayor en la temporada de secas ($H' = 3.67$ en la vegetación y $H' = 2.93$ en el banco) que en la de lluvias ($H' = 3.67$ en la vegetación y $H' = 2.89$ en el banco) (Cuadro 2). En la unidad 1 la vegetación se obtuvo un índice de diversidad mayor en lluvias ($H' = 3.97$) que en secas ($H' = 3.37$), mientras que en el banco de semillas la diversidad fue mayor en secas ($H' = 2.85$) que en lluvias ($H' = 2.33$) (Cuadro 2).

Cuadro 2: Índices de diversidad de Shannon (H') en la vegetación establecida y el banco de semillas en ambas unidades y temporadas.

H'	U1 Secas	U1 Lluvias	U2 Secas	U2 Lluvias
Vegetación	2.97	3.37	3.67	3.64
Banco	2.85	2.33	2.93	2.89

El coeficiente de similitud de Sørensen entre temporadas fue mayor en el banco de semillas de la unidad 2 ($C_S = 66.67\%$), que el de la unidad 1 ($C_S = 44.68\%$). La similitud entre la vegetación establecida de la unidad 1 en secas y lluvias ($C_S = 20\%$) fue mayor que la de la vegetación establecida de la unidad 2 en secas y lluvias ($C_S = 17.2\%$) (Cuadro 3). La similitud entre el banco de semillas y la vegetación establecida fue mayor en la unidad 2 que en la unidad 1 tanto en secas (C_S U1 =

16.67%; $C_s U2 = 17.39\%$) como en lluvias ($C_s U1 = 7.41\%$; $C_s U2 = 9.41\%$) (Cuadro 3).

Cuadro 3: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_s) entre la vegetación y el banco de semillas en dos temporadas para ambas unidades; similitud entre el banco de semillas en dos unidades para ambas temporadas; similitud entre la vegetación en dos unidades para ambas temporadas. $C_s > 50\%$ en negritas.

C_s [%]		Vegetación secas		Banco lluvias	
		U1	U2	U1	U2
Banco secas	U1	16.67	-	44.68	-
	U2	-	17.39	-	66.67
Vegetación lluvias	U1	20	-	7.41	-
	U2	-	17.2	-	9.41

La comparación entre unidades mostró que la similitud fue mayor entre los bancos de semillas en la temporada de lluvias ($CS = 61.36\%$) que en la temporada de secas ($CS = 53.97\%$), mientras que la similitud de la vegetación establecida fue mayor en secas ($CS = 33.33\%$) que en lluvias ($CS = 22.62\%$) (Cuadro 4).

Cuadro 4: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_s) entre ambas unidades tanto para vegetación como para banco de semillas durante la temporada de secas y de lluvias. $C_s > 50\%$ en negritas.

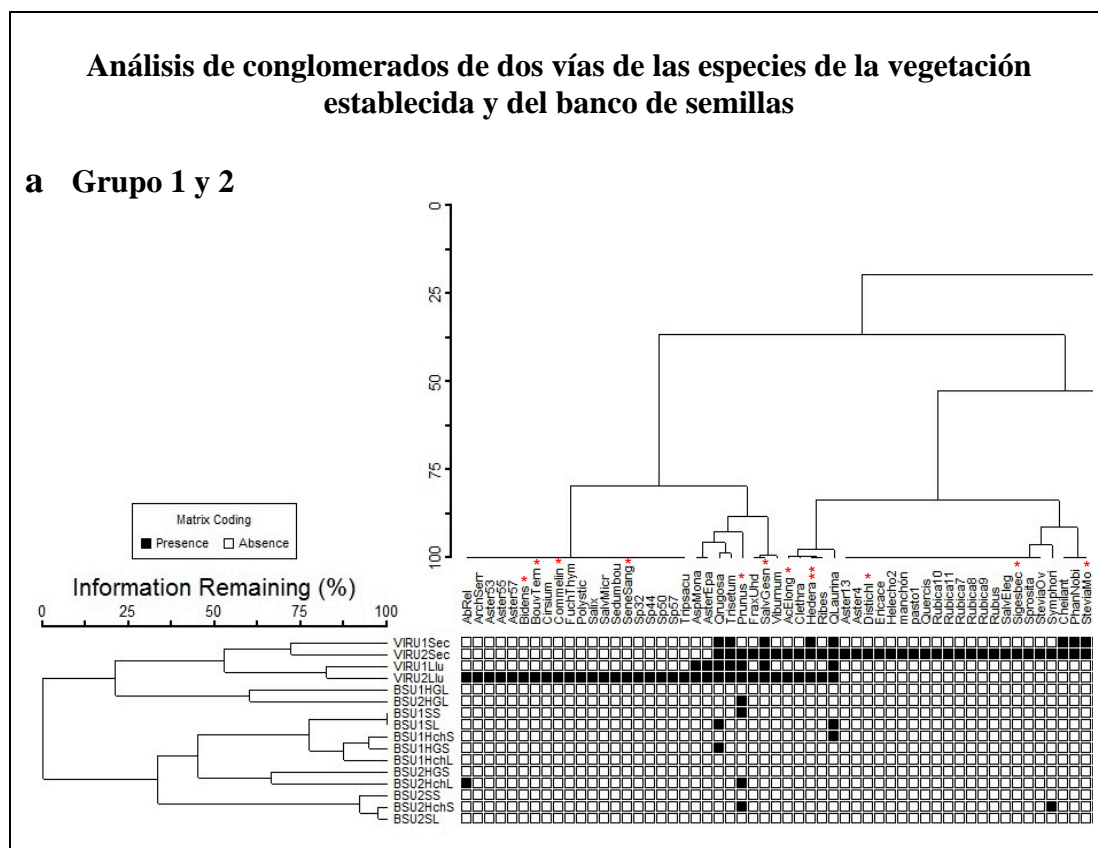
C_s [%]	U1 – U2	
	Secas	Lluvias
Vegetación	33.33	22.62
Banco	53.97	61.36

4.1.4 Análisis de conglomerados de dos vías

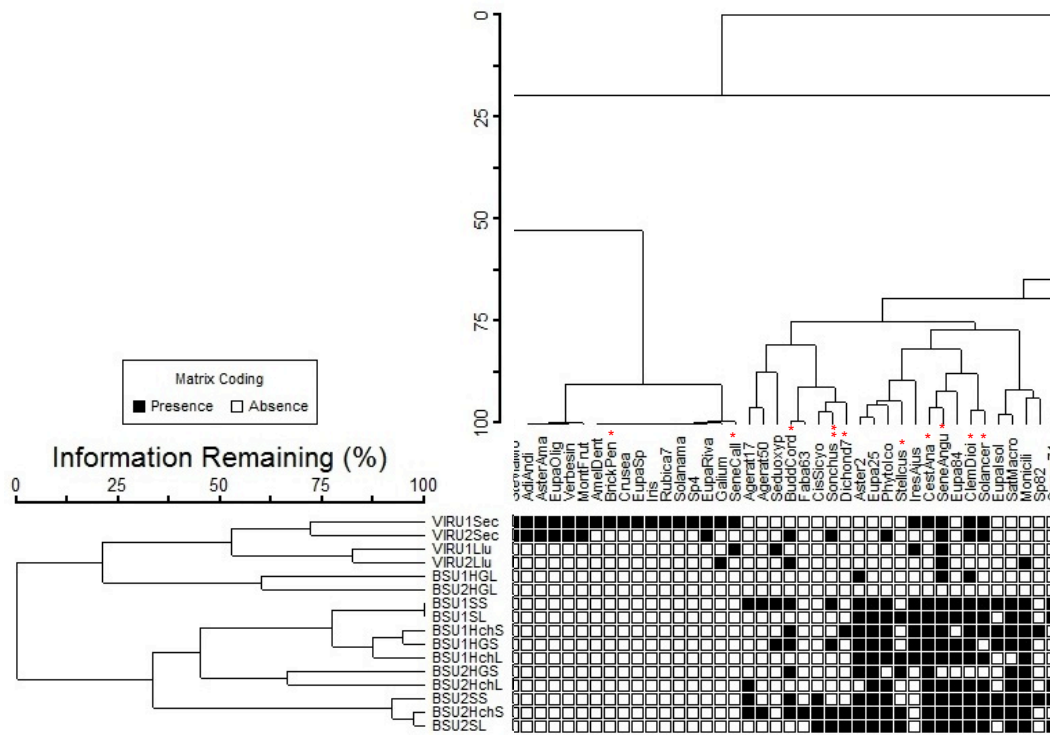
En análisis de conglomerados de la vegetación establecida y del banco de semillas con todas las especies y los sitios de muestreo, se observó que una distancia de corte de la información remanente del 50%, se separan 5 grupos. El primero lo formaron ambas unidades de la vegetación establecida (secas y lluvias). El segundo grupo estuvo conformado por la hojarasca grande de ambas unidades en la temporada de lluvias. El tercero lo forma el suelo y la hojarasca chica de la unidad 1 en secas y lluvias y la hojarasca grande en secas. El quinto grupo estuvo formado por todos los sustratos restantes de la unidad 2 (menos la hojarasca grande en lluvias) en ambas temporadas (Figura 8).

La agrupación de las especies formó a cinco grupos a una distancia del 60% al nivel de corte de la información remanente. El primero estuvo formado por las especies con menor frecuencia y abundancia. La mayoría de las especies de este grupo se registraron únicamente en la unidad 2 en lluvias. A este grupo pertenecen 14 especies características del bosque, 6 especies de malezas, 3 especies identificadas a nivel de familia (Asteraceae) y 4 especies sin identificar (Figura 8-a). El segundo grupo estuvo formado en su mayoría por las especies que únicamente se registraron en la unidad 2 en secas. A este grupo pertenecieron 10 especies características del bosque, 4 especies de malezas y la especie introducida *Hedera helix*, así como 8 especies a nivel de familia y 3 especies sin identificar (Figura 8-a). El tercer grupo estuvo conformado por especies más frecuentes y abundantes en la vegetación establecida de la unidad 1 en secas (ninguna de estas especies se encontró en el banco de semillas). Aquí se encontraron 11 especies características del bosque y 2 especies a nivel de familia y 2 especies sin identificar (Figura 8-b). El cuarto grupo estuvo formado en su mayoría por especies muy abundantes y frecuentes en el banco de

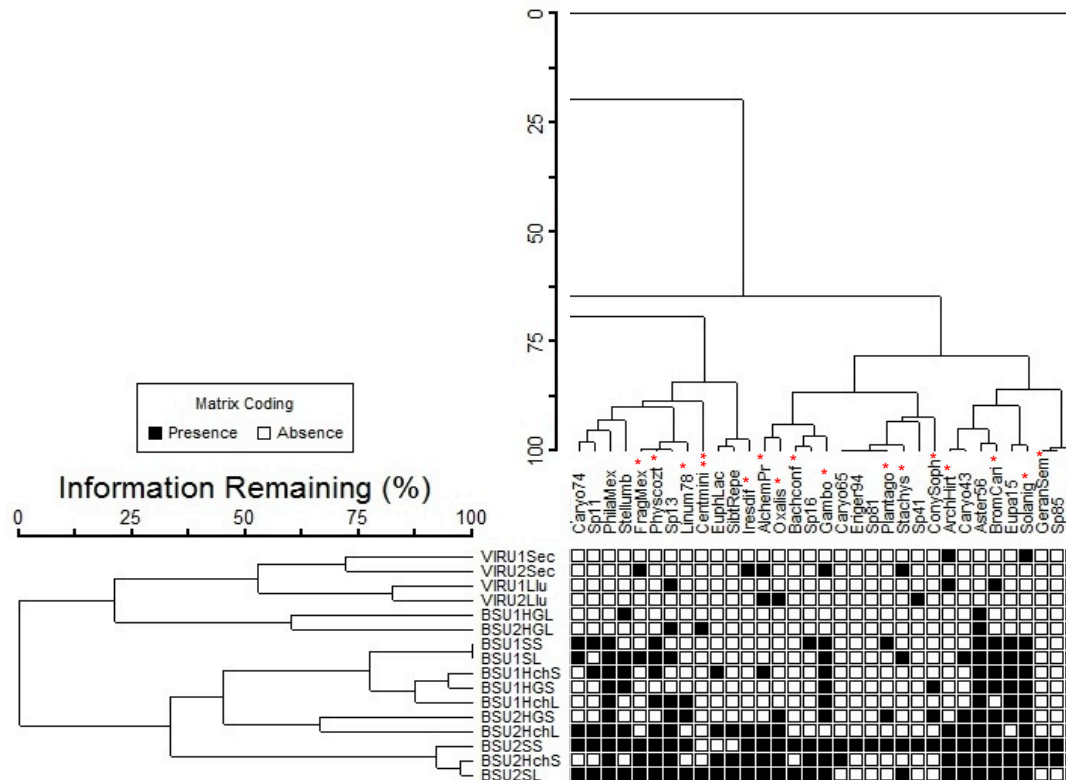
semillas y algunas también en la vegetación establecida. Aquí se encontró la mayoría de especies de malezas y especies introducidas (23 malezas y 2 introducidas), así como 11 especies características del bosque, 7 especies determinadas a nivel de familia, 3 especies a nivel de género y 6 especies sin determinar. De este grupo la especie *Senecio angulifolius* (maleza) fue la más frecuente (Figura 8-b,-c). El suelo de la unidad 2, en lluvias, mostró la mayor riqueza de especies. En el quinto grupo se encontraron en su mayoría a especies solo presentes en la unidad 1 en lluvias y otras presentes en banco y vegetación establecida de ambas unidades, de ellas 13 especies son características del bosque, 7 especies son malezas, 8 especies fueron determinadas a nivel de familia, 4 a nivel de género y 5 no pudieron ser identificadas. *Garrya laurifolia* fue la especie más frecuente (Figura 8-d). La imagen completa se encuentra en el anexo (Figura 22).



b Grupo 3 y 4



c Grupo 4



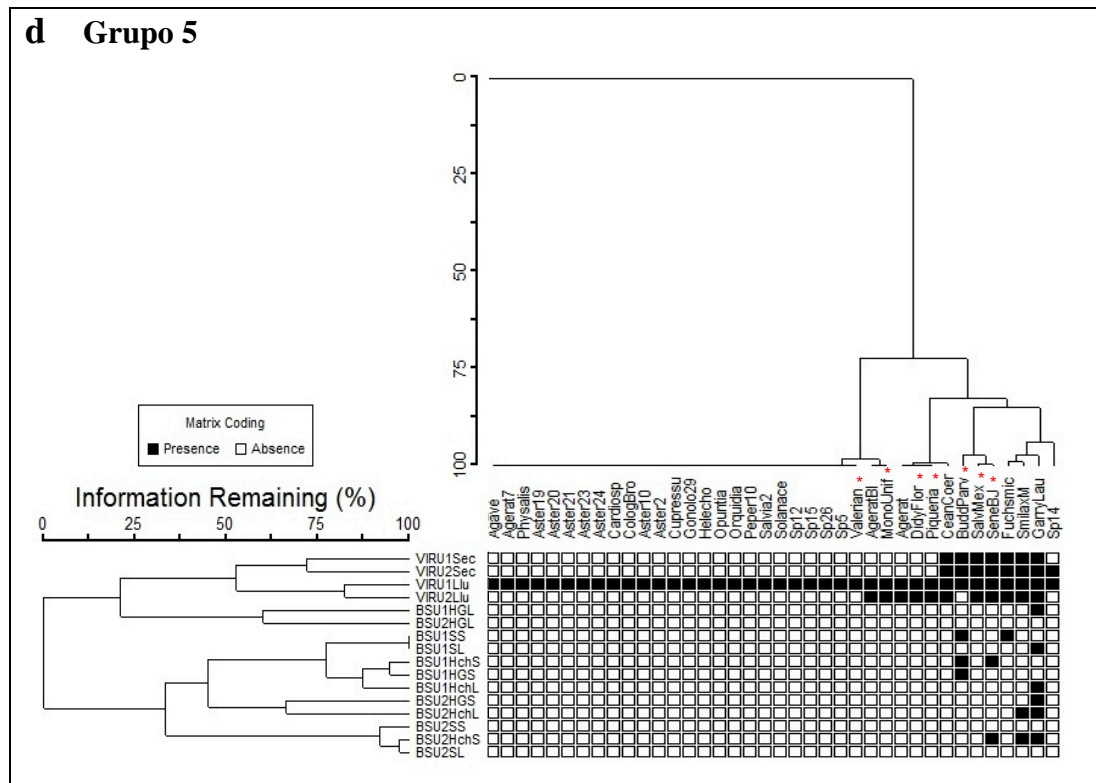


Figura 8: Análisis de conglomerados de dos vías de todas las especies de la vegetación establecida y del banco de semillas. Distancia relativa del umbral de corte de la información remanente del 50% para los tratamientos y 60% para las especies. (a) Grupos 1 y 2, (b) Grupos 3 y 4, (c) Grupo 4, (d) Grupo 5; (VIR) Valor de importancia relativa, (BS) Banco de semillas, (U) Unidad, (S) Suelo, (Hch) Hojarasca chica, (HG) Hojarasca grande, (S, Sec) Secas, (L, Lluv) luvias, (*) maleza, (**) especie introducida.

4.1.5 Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)

La ordenación de los datos para los valores de importancia relativa de la vegetación establecida del estrato herbáceo y las abundancias del banco de semillas mostraron una clara separación entre unidades. En la Figura 9 se observa que la composición de la vegetación establecida fue diferente entre unidades y la composición de especies del banco de semillas fue más similar entre unidades. Sin embargo, la dominancia de la mayoría de las especies encontradas en el banco, se encontraron en las muestras de la unidad 2. La ordenación también refleja una

separación entre temporadas en la misma unidad, tanto en el banco de semillas como en la vegetación establecida.

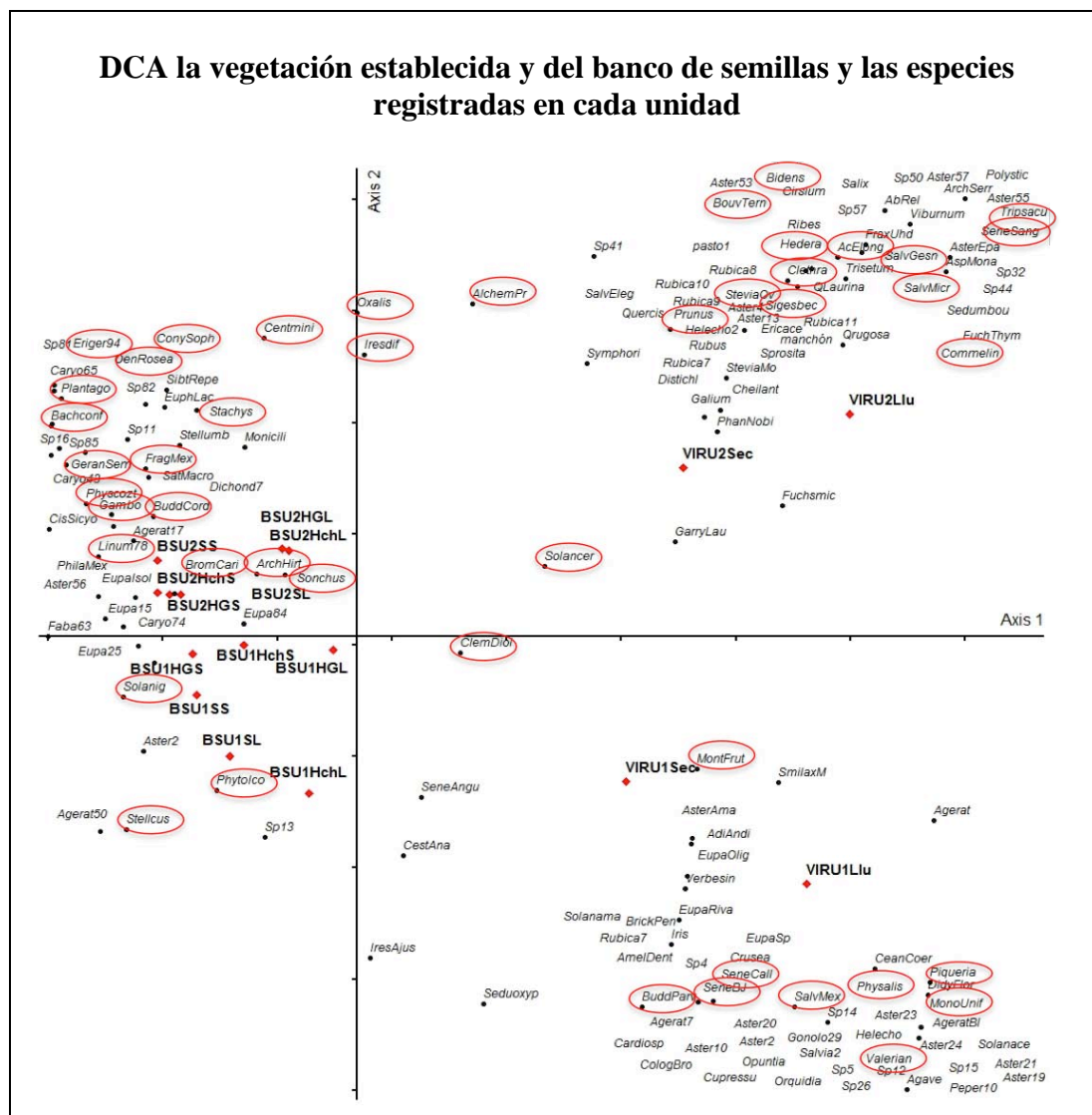


Figura 9: DCA de los V.I.R. de la vegetación establecida y la abundancia de las especies encontradas en el banco de semillas (hojarasca y suelo), donde: (VIR) Valor de importancia relativo, (BS) Banco de semillas, (U) Unidad, (S) Suelo, (Hch) Hojarasca chica, (HG) Hojarasca grande, (S, Sec) Secas, (L, Lluv) Lluvias. Se observan los ejes de variación 1 y 2 (axis 1, axis 2), con valores propios (eigenvalues) de 0.8021 y 0.2649 respectivamente. Las especies de malezas e introducidas marcadas en rojo.

4.2 Las malezas de la vegetación y del banco de semillas en dos unidades del bosque de *Quercus* spp.

4.2.1 Las malezas de la vegetación establecida

Los resultados de valores de importancia se dividieron por estrato (herbáceo y arbóreo), unidad ambiental y temporada. En el estrato herbáceo se encontró un mayor número de especies de malezas y especies introducidas en la unidad 2 (31 especies de malezas y 2 especies introducidas) que en la unidad 1 (20 especies de malezas y 1 especie introducida) tanto para la temporada de lluvias como la de secas (Figura 10). La especie *Salvia mexicana* (maleza nativa), de la unidad 1, tuvo el mayor valor de importancia de 33.6% en la temporada de secas (Figura 10-a) y 32.77 % en la temporada de lluvias (Figura 10-b).

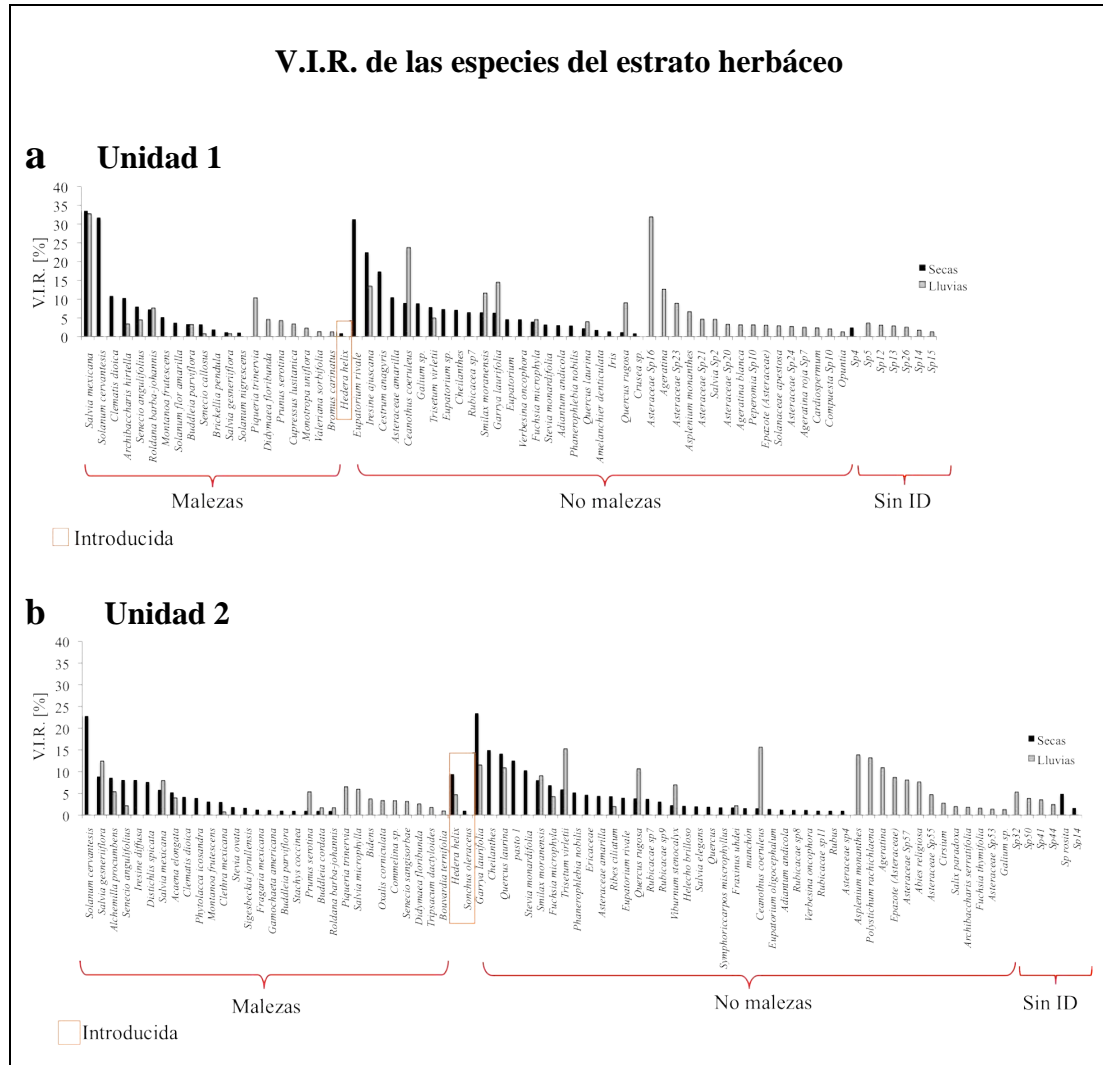


Figura 10: V.I.R. de las especies presentes en el estrato herbáceo; (a) Unidad 1 , (b) Unidad 2

En el estrato arbóreo, los V.I.R. de las especies características del bosque de encinos (*Q. rugosa* y *Q. laurina*) fueron mayores en la unidad 1 que en la unidad 2. Se registraron 3 especies de malezas en la unidad 1 y 7 especies de malezas y una especie introducida (*Lygustrum nigrum*) en la unidad 2 (Figura 11).

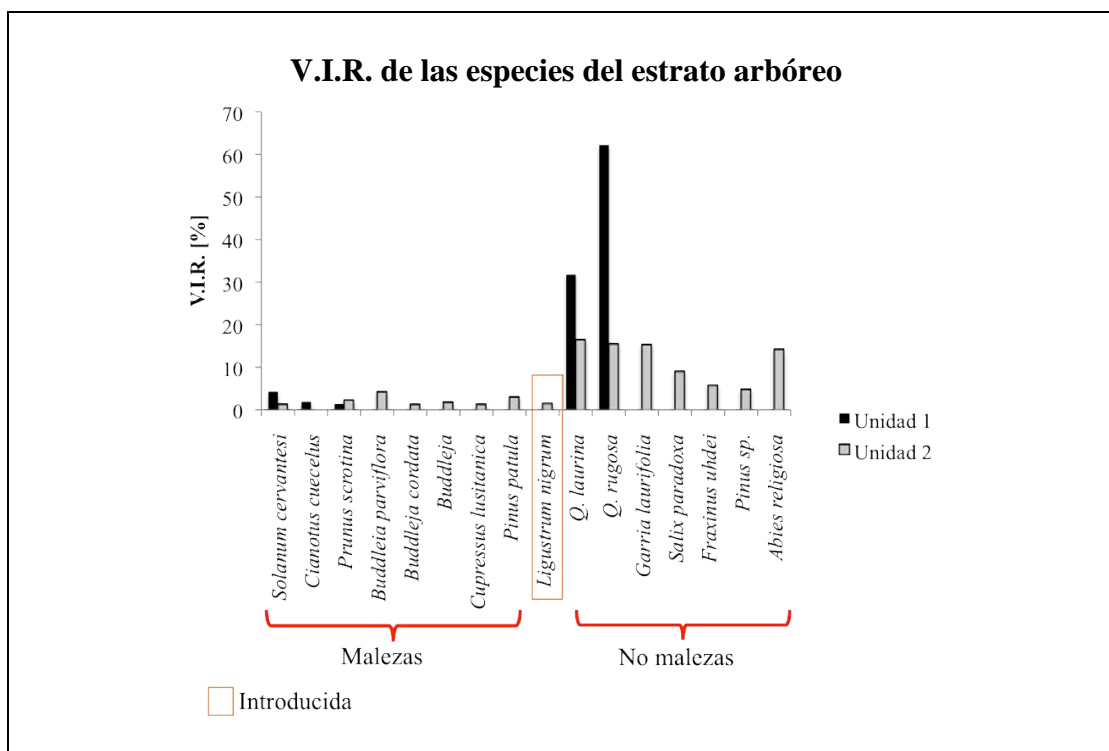


Figura 11: V.I.R. de las especies del estrato arbóreo de ambas unidades.

El análisis estadístico no mostró diferencias significativas en la abundancia ($H_{1, 58} = 1.72$, $p = 0.63$) y riqueza ($H_{1, 58} = 3.06$, $p = 0.31$) de las especies de malezas entre unidades y temporadas de la vegetación establecida.

4.2.1.1 Análisis de conglomerados de dos vías

En el análisis de conglomerados de la vegetación establecida por unidades con las especies de malezas se observó que a una distancia del 50% para el nivel de corte de la información remanente, se separan 2 grupos. El primero lo formaron la unidad 1 y el segundo por la unidad 2 (Figura 12).

La agrupación de las especies formó cinco grupos a una distancia relativa del 75% de corte de la información remanente. El primero estuvo formado por 4 especies que solo se registraron en la unidad 2 y únicamente las especies *Hedera helix* y *Salvia generifolia* se registraron en ambas unidades, siendo la última la más frecuente. El

segundo grupo estuvo formado por 9 especies que únicamente se registraron en la unidad 2 en secas. El tercer grupo estuvo formado por 12 especies muy abundantes y frecuentes en ambas unidades. De ellas, 5 especies se registraron solo en la unidad 1, 3 especies en ambas unidades pero solo en secas y las especies *Buddleia parviflora*, *Salvia mexicana*, *Roldana barba-johannis* y *Roldana angulifolius* se registraron en ambas unidades y en ambas temporadas. Al cuarto grupo pertenecieron 7 especies solo presentes en la unidad 2 en lluvias. En el quinto grupo se encontraron 3 especies de la unidad 2 en lluvias, 3 especies de lluvias en ambas unidades y *Prunus serotina*, especie encontrada en ambas unidades en lluvias y en la unidad 2 en secas.

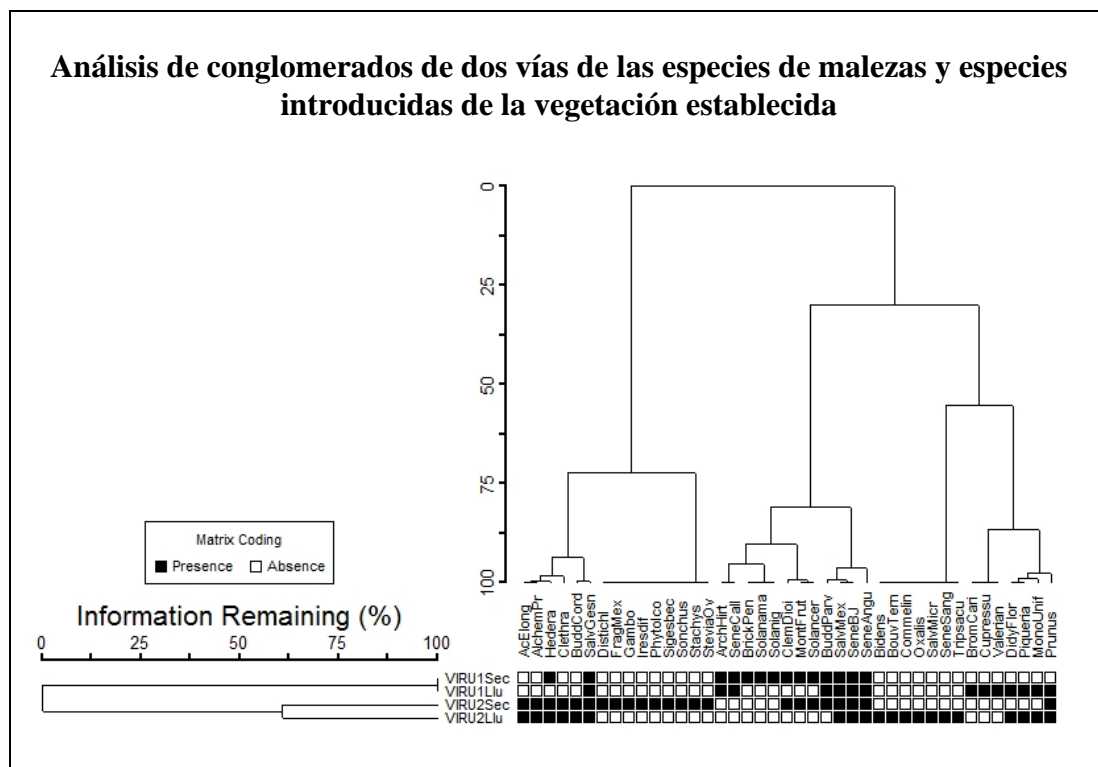


Figura 12: Análisis de conglomerados de dos vías de las especies de malezas y especies introducidas de la vegetación establecida. Distancia relativa del umbral de corte de la información remanente del 50% para los tratamientos y 60% para las especies, donde (VIR) Valor de importancia relativo, (U) Unidad, (S, Sec) Secas, (L, Lluv) Lluvias.

4.2.1.2 Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)

La ordenación de las especies catalogadas como malezas de la vegetación establecida a nivel de unidad mostró una dominancia de especies en la unidad 2 en temporada de lluvias (Figura 13). La especie *Salvia mexicana* fue dominante en la unidad 1.

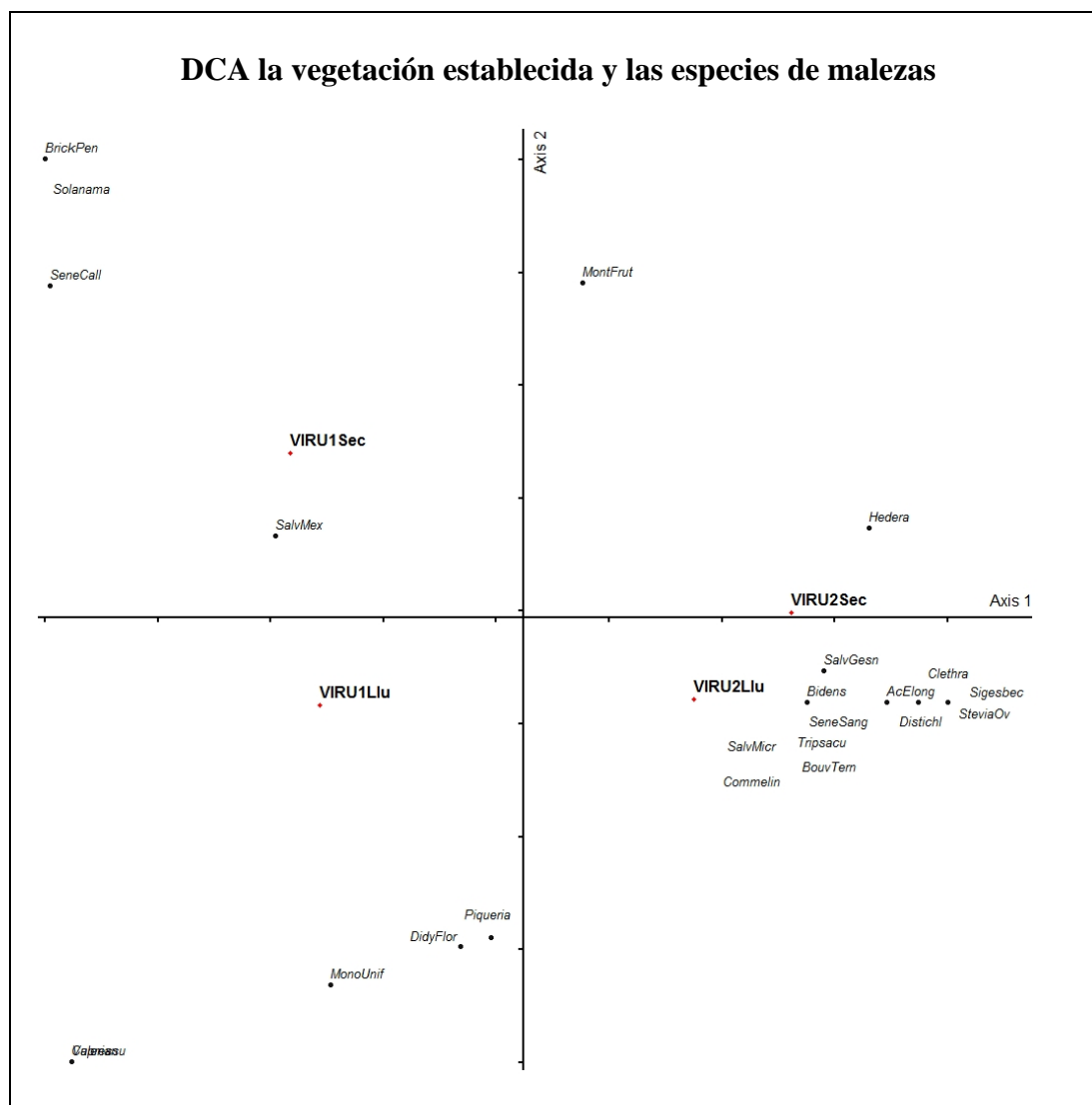


Figura 13: DCA de los V.I.R. de la vegetación establecida por unidad y temporada, donde: VIR= Valor de importancia relativo, (U1) Unidad 1, (U2) Unidad 2, (Sec) Secas, (Lluv) Lluvias. Se observan los ejes de variación 1 y 2 (axis 1 y 2) con valores de 0.5880 y 0.1650 respectivamente.

4.2.1.3 Análisis de correspondencia canónica (CCA)

En el CCA de las especies de malezas de la vegetación establecida y las parcelas correspondientes a cada unidad se muestra la relación entre los factores ambientales registrados para cada unidad y la presencia de malezas. En la Figura 14 se observa que para la unidad 1 se dividieron dos grupos. El primero estuvo determinado por el pH, la cantidad de materia orgánica y de nitrógeno, así como de la pendiente y la orientación de la ladera. A este grupo pertenecieron las especies *Piqueria pilosa*, *Monotropa uniflora*, *Valeriana sorbifolia*, *Cupressus lusitanica*, *Salvia mexicana*, *Buddleja* sp. y *Bidens* sp. . El segundo grupo estuvo determinado por la cantidad de potasio en el suelo, incluyó a las especies: *Roldana angulifolia*, *Senecio callosus*, *Clematis dioica*, *Montanoa frutescens*, *Iresine diffusa*, *Solanum nigrescens*, *Solanum cervantesii* y *Solanum* sp. .

En esta gráfica también se observa que en la unidad 2 la altitud fue el factor relacionado con la distribución de algunas de las especies de malezas en algunas parcelas de esta zona. Sin embargo, la presencia de otras especies de malezas en la unidad 2 no estuvo relacionada con los factores ambientales registrados. Los resultados de la prueba de Montecarlo se observan en la Cuadro 5.

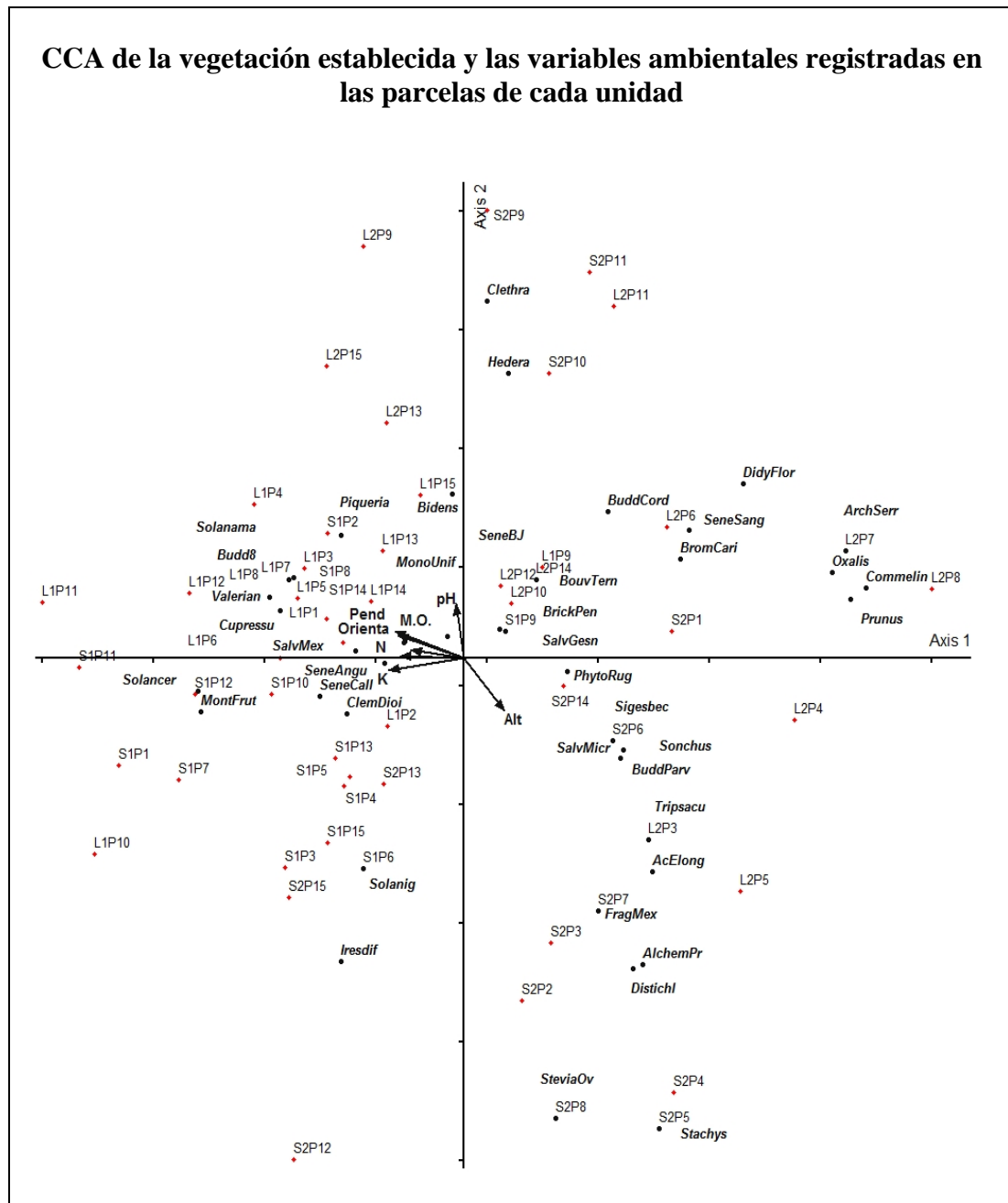


Figura 14: CCA de las variables ambientales en relación con las abundancias de las especies de malezas de la vegetación establecida y las parcelas de cada unidad donde Parcelas: (S) secas, (L) lluvias, (P) Parcela, Variables ambientales: (Pend) Pendiente, (Alt) Altitud, (Orienta) Orientación de la ladera, (pH) pH del suelo, (M.O.) contenido de materia orgánica del suelo, (N) contenido de nitrógeno en el suelo, (P) contenido de fósforo en el suelo. Ejes de variación 1 y 2 con valores de 0.583 y 0.472 respectivamente.

Cuadro 5: Resultados del CCA de la vegetación establecida con la prueba de Monte Carlo de los ejes y de las correlaciones de especies-ambiente basado en 998 operaciones con valores aleatorizados.

Datos reales		Datos aleatorizados			
Eje	Valor del eje	Prueba de Monte Carlo (998 operaciones)			
		Media	Mínimo	Máximo	p
1	0.583	0.61	0.327	0.619	0.01
2	0.472	0.365	0.258	0.499	
3	0.389	0.303	0.216	0.399	
Eje	Correlación Spp- Ambiente	Media	Mínimo	Máximo	p
1	0.903	0.854	0.713	0.951	0.0731
2	0.853	0.805	0.663	0.909	
3	0.815	0.815	0.616	0.877	

4.2.2 Las malezas emergidas del banco de semillas

El número de especies de malezas y especies introducidas del banco de semillas activo fue mayor en la unidad 2, donde emergieron 29 especies de malezas y 2 especies introducidas (Figura 15-b). En la unidad 1 se registró un total de 20 especies de malezas y 2 especies introducidas (Figura 15-a). Sin embargo, el número de individuos de malezas (considerando a las introducidas dentro de este grupo) fue similar en ambas unidades (118 individuos en la unidad 1 y 116 en la unidad 2).

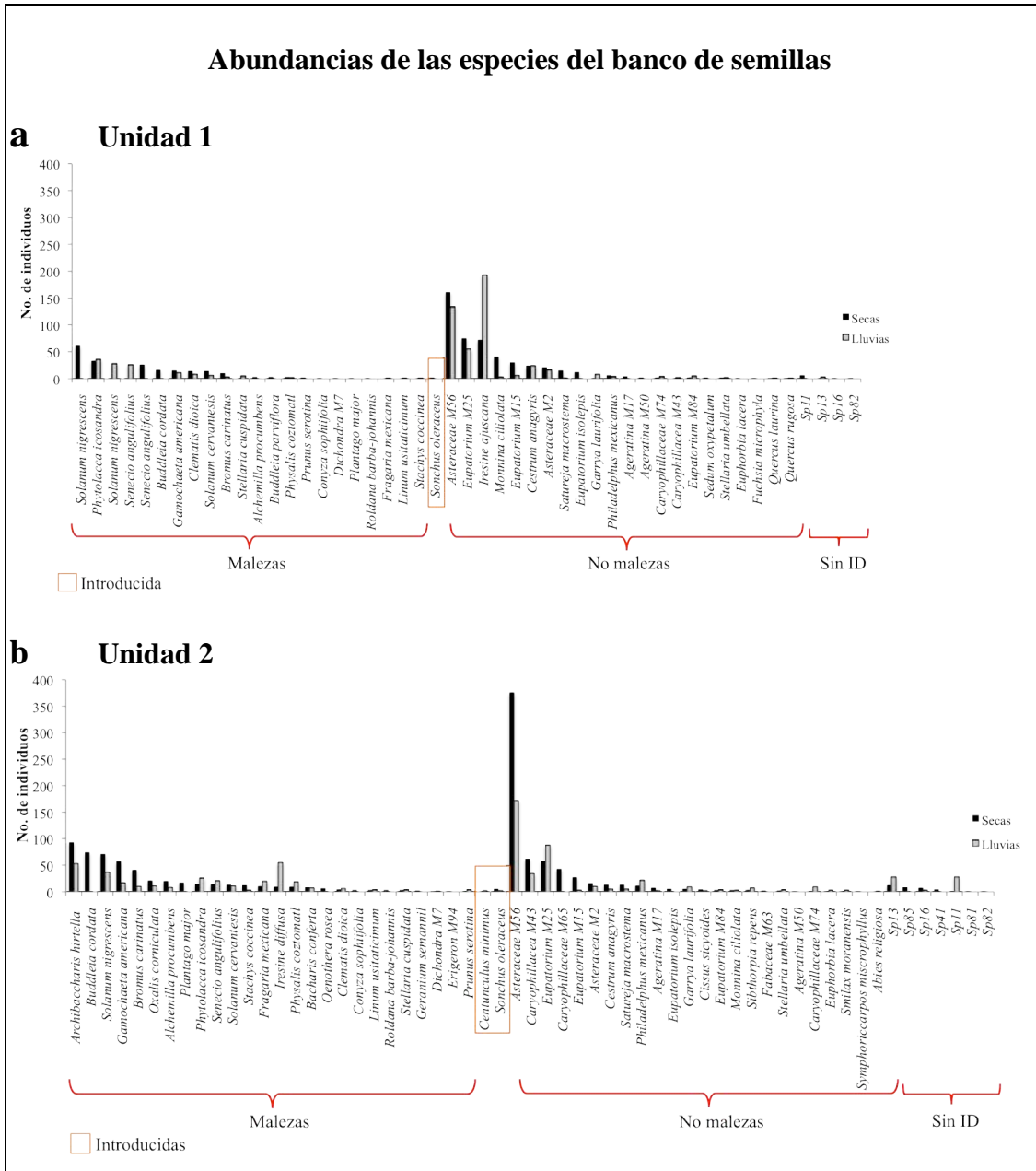


Figura 15: Abundancia de especies emergidas del banco de semillas de las dos unidades, (a) Gráfica de abundancias de especies en la unidad 1, (b) Gráfica de abundancias de especies en la unidad 2.

La prueba de Kruskal-Wallis únicamente mostró diferencias significativas en la abundancia y riqueza (Figura 16) de especies, entre los suelos de ambas unidades en la temporada de lluvias ($p < 0.05$, $H_{2, 178} = 66.24$).

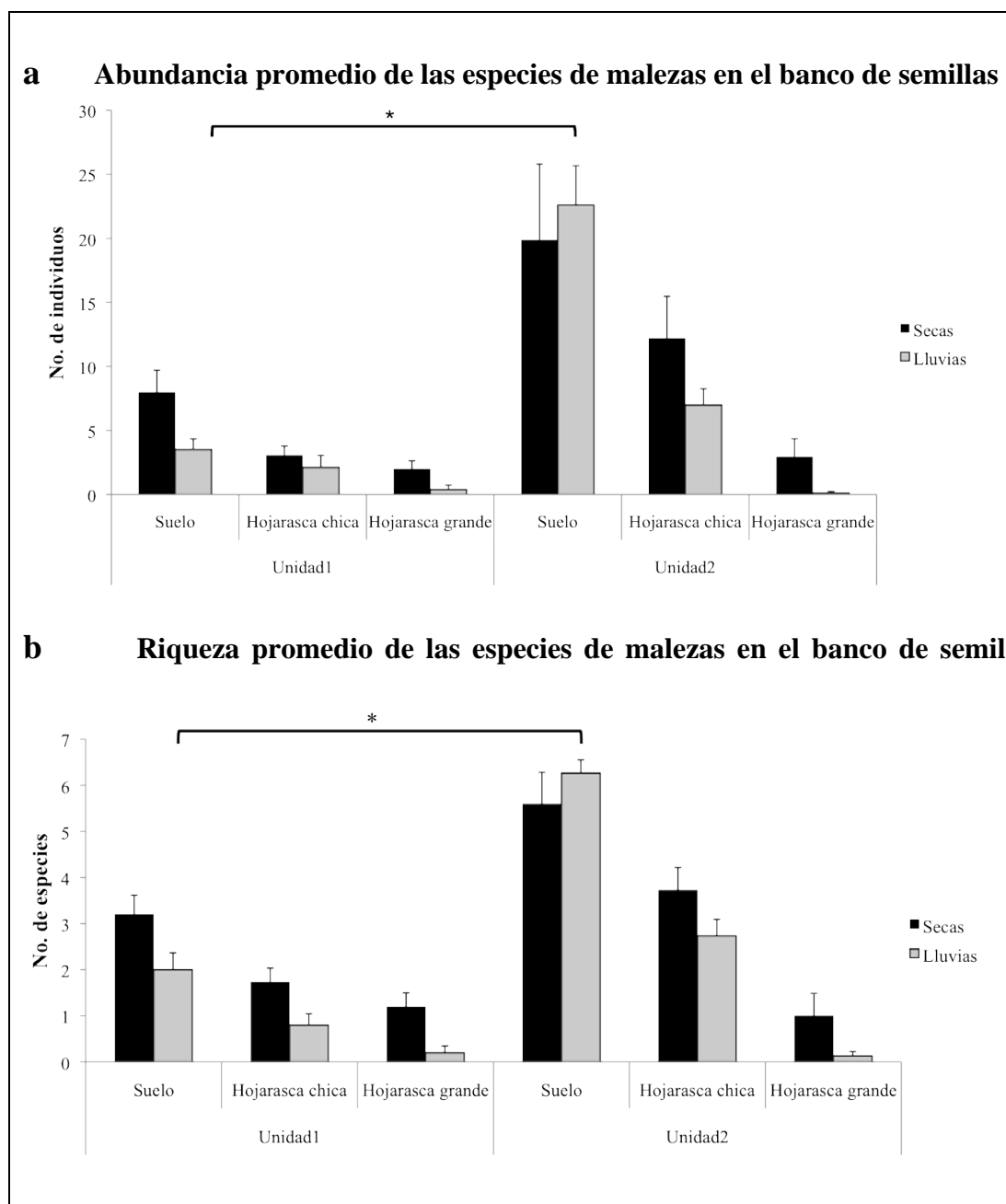


Figura 16: Abundancia y riqueza de las especies de malezas por unidad, sustrato y temporada (media \pm error estándar); (a) Abundancia promedio de especies de malezas en el banco de semillas las unidades 1 y 2, en el suelo y la hojarasca, en temporada seca y en lluvias; (b) Riqueza promedio de especies de malezas en el banco de semillas en las unidades 1 y 2, en el suelo y la hojarasca, en temporada seca y en lluvias, donde (*) diferencia significativa según la prueba de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$, $H_{2, 178} = 66.24$).

4.2.2.1 Análisis de conglomerados de dos vías

En el análisis de conglomerados de dos vías del banco de semillas por unidad de muestreo, temporada y sustrato con las especies de malezas se observó que, a una distancia relativa del 30% de corte de la información remanente, se separan 4 grupos. El primero contiene al banco de semillas de la unidad 1 en el suelo (secas y lluvias) y en la hojarasca grande de la unidad 2 en secas. El segundo grupo estuvo conformado por el resto de sustratos de la unidad 2, menos por la hojarasca grande en lluvias, que forma al tercer grupo. El cuarto lo formaron los demás sustratos de la unidad 1 (Figura 17).

La agrupación de las especies formó a seis grupos a una distancia relativa de 50% de corte de la información remanente. El primer grupo estuvo formado por 8 especies poco frecuentes y más abundantes en el banco de semillas de la unidad 2 en el suelo. Aquí *Alchemilla procumbens* fue la especie más frecuente y al igual que ella *Stachys coccinea* y *Archibaccharis hirtella* también se encontraron con baja frecuencia en la unidad 1. El segundo grupo estuvo representado por 8 especies frecuentes en ambas unidades pero más representativas en la unidad 2. De estas especies, *Gamochaeta americana* fue la más frecuente. El tercer grupo lo formaron 4 especies poco frecuentes en ambas unidades pero más abundantes en la hojarasca y el suelo y de ellas *Buddleja cordata* fue la más frecuente. El cuarto grupo estuvo representado por las 7 especies más frecuentes y muy abundantes en ambas unidades, de ellas *Buddleja parviflora* y *Roldana angulifolia* se registraron en todos los tratamientos menos en la hojarasca grande de la unidad 2. Al quinto grupo lo formaron *Prunus serotina* e *Iresine diffusa*, especies más representativas de la unidad 2. El sexto estuvo compuesto por 4 especies más frecuentes y abundantes la unidad 2 pero también frecuentes en la unidad 1 en el suelo y en la hojarasca chica (Figura 17).

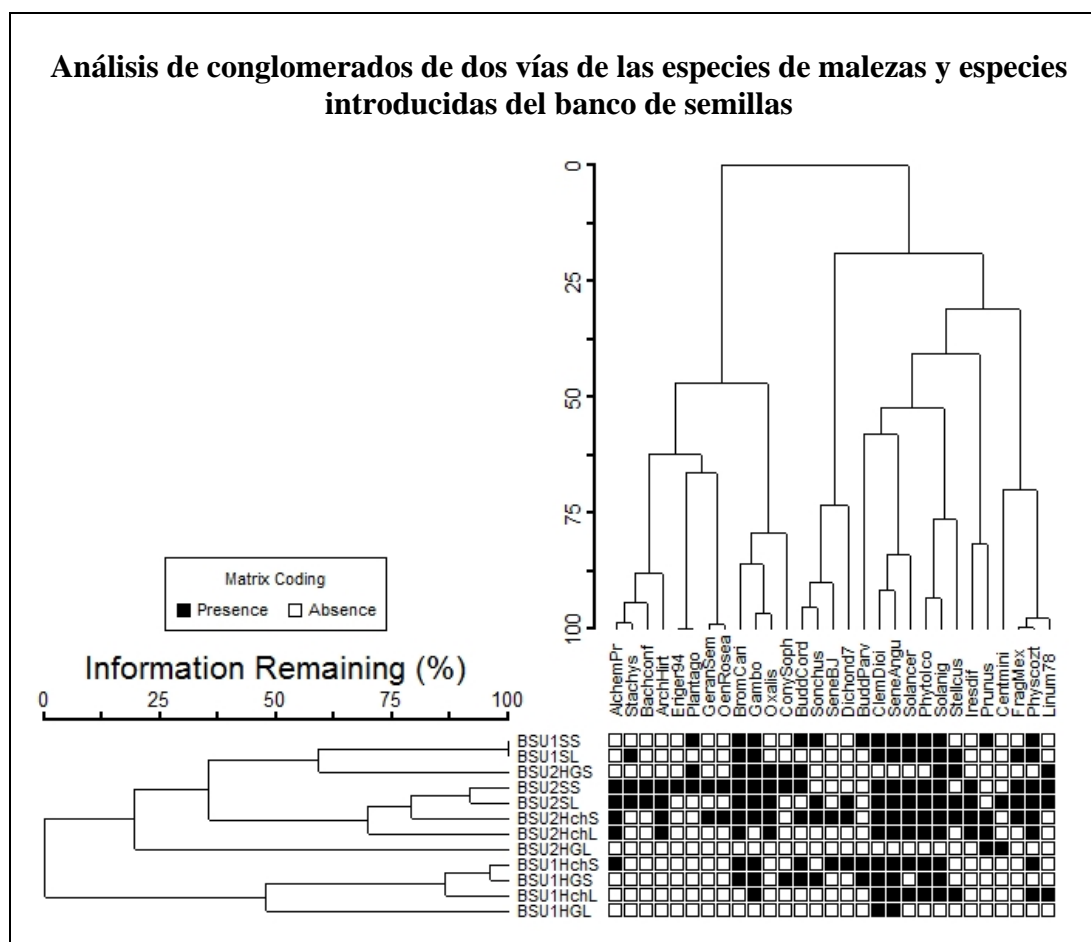


Figura 17: Análisis de conglomerados de dos vías de las especies de malezas y especies introducidas del banco de semillas. Distancia relativa del umbral de corte de la información remanente del 50% para los tratamientos y las especies; (BS) Banco de semillas, (U) Unidad, (S) Suelo, (Hch) Hojarasca chica, (HG) Hojarasca grande, (S) Secas, (L) luvias.

4.2.2.2 Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)

La ordenación de las especies de malezas, a nivel de unidad, mostró que la mayoría de las especies de malezas fueron dominantes en los sustratos de la unidad 2 (Figura 18). Esta unidad presentó mayor heterogeneidad en su composición de especies de malezas. La hojarasca grande de la unidad 2 en temporada de luvias presenta dos especies de malezas.

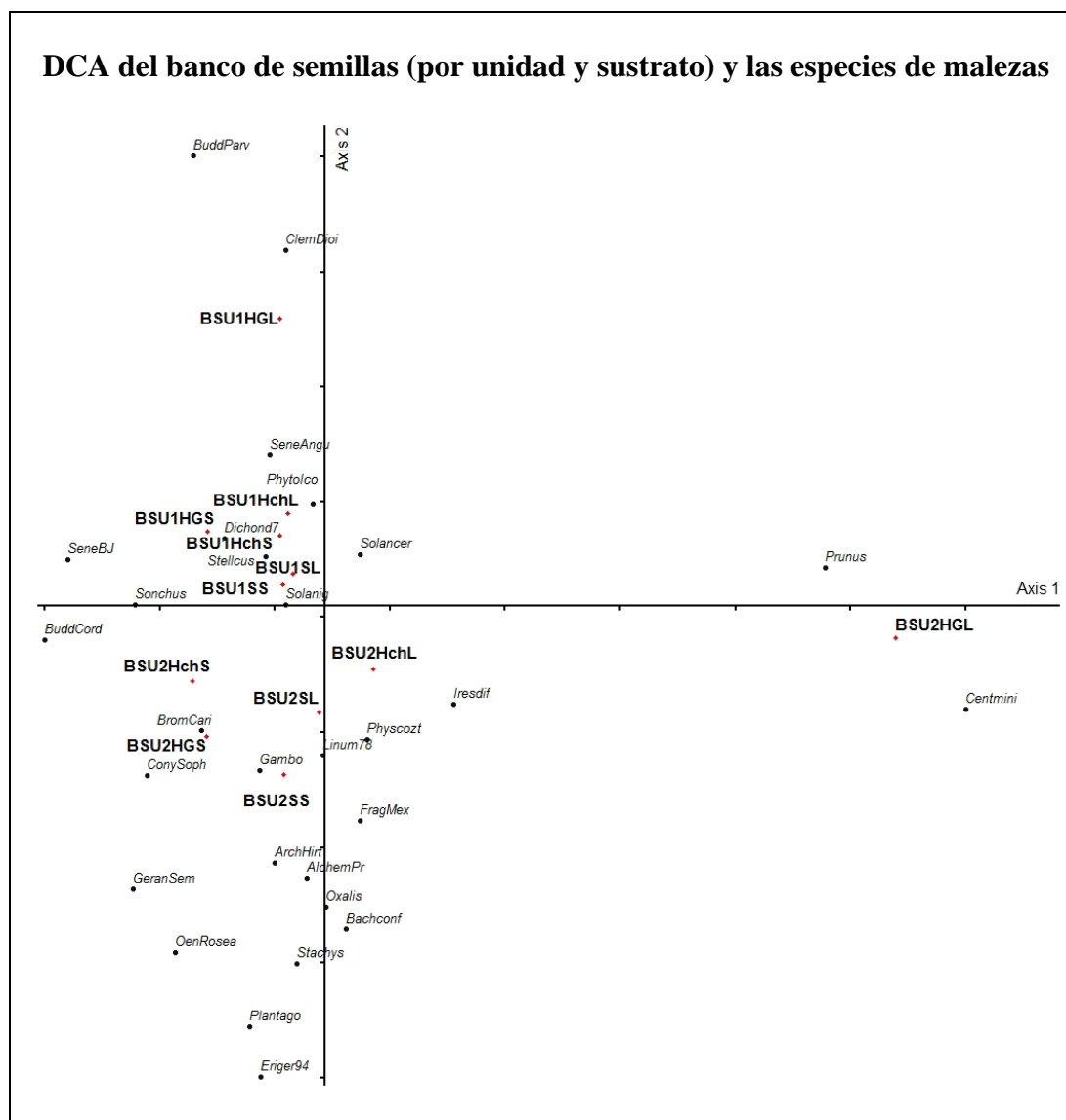


Figura 18: DCA de las especies de malezas en el banco de semillas por sustrato, unidad y temporada, donde: (BS) Banco de semillas, (U1) Unidad 1, (U2) Unidad 2, (S) Suelo, (Hch) Hojarasca chica, (HG) Hojarasca grande, (S) Secas, (L) Lluvias. Se observan los ejes de variación 1 y 2 (axis 1 y 2) con valores de 0.33121 y 0.27463 respectivamente.

4.2.2.3 Análisis de correspondencia canónica (CCA)

En el análisis de correspondencia canónica de las especies de malezas del banco de semillas y las parcelas correspondientes a cada unidad se muestra la relación entre los factores ambientales registrados para cada unidad y la presencia de malezas. En la Figura 19 se observa que algunas condiciones edáficas fueron determinantes para la presencia de especies de malezas en la unidad 1. En el banco de semillas se

dividieron dos grupos. El primero con especies determinadas por la cantidad de fósforo, al que pertenecieron las especies *Gamochaeta americana*, *Conyza sophifolia*, *Oenothera rosea*, *Prunus serontina*, *Stellaria cuspidata* y *Buddleja cordata*. El segundo grupo estuvo determinado por la cantidad de materia orgánica y de nitrógeno, así como de la inclinación de la pendiente, y estuvo conformado por las especies *Roldana angulifolia*, *Solanum nigrescens*, *Phytolacca icosandra*, *Clematis dioica*, *Sedum praealtum* y *Buddleja parviflora*.

En esta gráfica también se observa que en la unidad 2 el porcentaje total de luz fue el factor determinante para la presencia de las especies *Archibaccharis serratifolia*, *Iresine diffusa*, *Physalis coztomatl*, *Sonchus oleraceus*, *Baccharis conferta*, *Roldana barba-johannis*, *Linum* sp. . Sin embargo, la presencia de las demás especies de malezas en la unidad 2 no estuvo relacionada con los factores ambientales registrados. Los resultados de la prueba de Montecarlo se observan en la Cuadro 6.

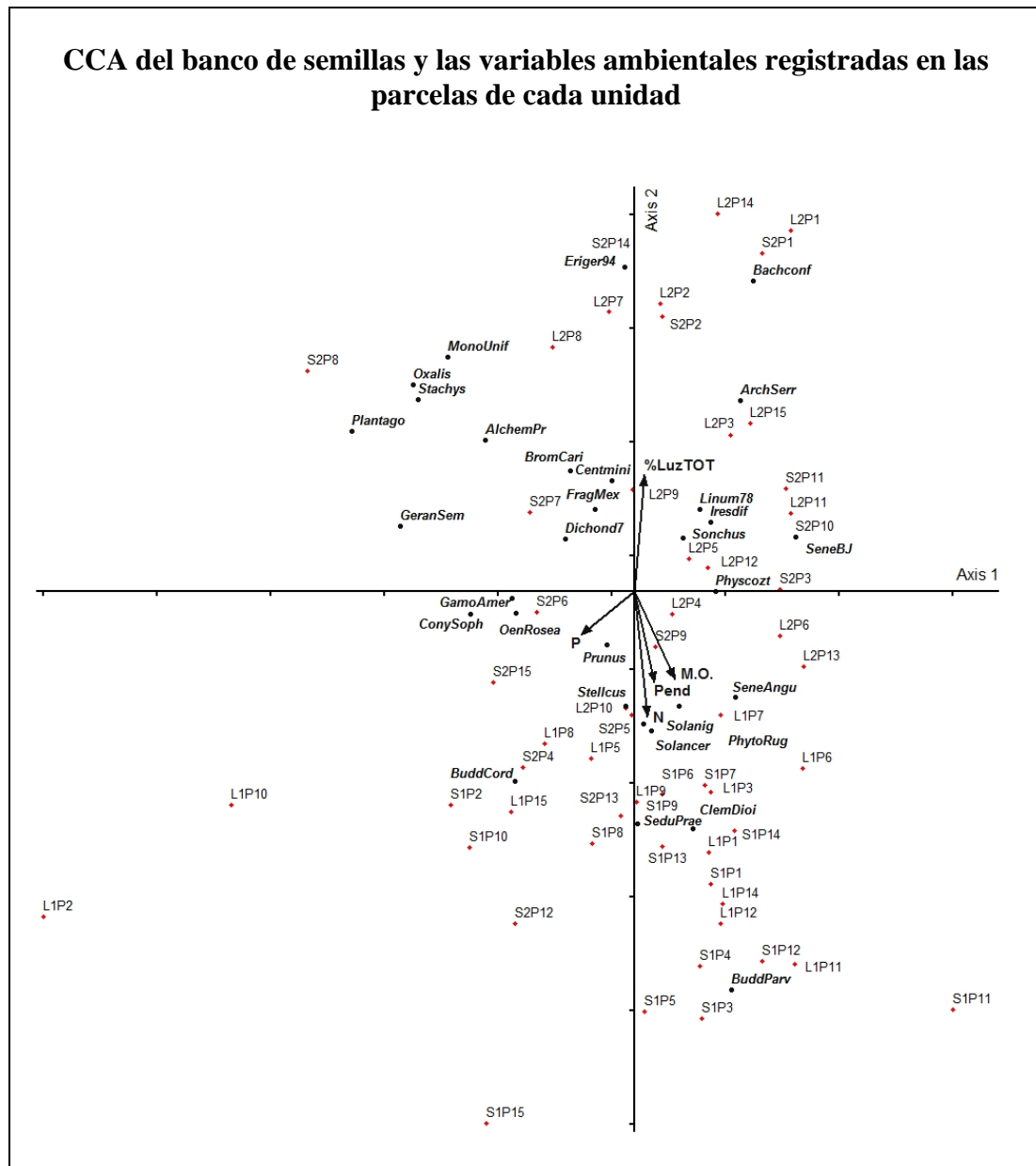


Figura 19: Análisis de correspondencia canónica de las variables ambientales en relación con las abundancias de las especies de malezas del banco de semillas y las parcelas de cada unidad; (S) secas, (L) lluvias, (P) Parcela, Variables ambientales: (Pend) Pendiente, (%LuzTOT) porcentaje de luz total, (M.O.) contenido de materia orgánica del suelo, (N) contenido de nitrógeno en el suelo, (P) contenido de fósforo en el suelo. Los ejes de variación 1 y 2 (axis 1 y 2) con valores de 0.466 y 0.341 respectivamente.

Cuadro 6: Resultados del CCA del banco de semillas con la prueba de Monte Carlo. Valores de los ejes y las correlaciones de especies-ambiente basado en 998 operaciones con valores aleatorizados.

Datos reales		Datos aleatorizados			
		Prueba de Monte Carlo (998 operaciones)			
Eje	Valor del eje	Media	Mínimo	Máximo	p
1	0.466	0.327	0.164	0.488	0.003
2	0.341	0.229	0.148	0.347	
3	0.310	0.167	0.101	0.263	
Eje	Correlación Spp- Ambiente	Media	Mínimo	Máximo	p
1	0.874	0.788	0.600	0.906	0.02
2	0.886	0.732	0.592	0.855	
3	0.805	0.679	0.540	0.844	

4.2.3 La similitud de especies de malezas entre el banco de semillas y la vegetación establecida

El coeficiente de similitud de Sørensen (calculado solo con las especies de malezas y especies introducidas) entre temporadas fue solo ligeramente mayor en el banco de semillas de la unidad 2 ($C_S = 67.86\%$), que en el de la unidad 1 ($C_S = 66.67\%$). La similitud de especies de malezas (incluyendo dentro de este grupo a las especies introducidas) entre la vegetación establecida de la unidad 1 en secas y lluvias ($C_S = 50\%$) fue mayor que la de la vegetación establecida de la unidad 2 en secas y lluvias ($C_S = 40\%$) (Cuadro 7). La similitud de especies de malezas entre el banco de semillas y la vegetación establecida fue mayor en la unidad 1 que en la unidad 2 tanto en secas ($C_S U1 = 55\%$; $C_S U2 = 31.58\%$) como en lluvias ($C_S U1 = 44.44\%$; $C_S U2 = 25\%$) (Cuadro 7).

Cuadro 7: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_S , solo especies de malezas y especies introducidas) entre la vegetación y el banco de semillas en ambas unidades para ambas temporadas; similitud entre el banco de semillas en dos unidades para ambas temporadas; similitud entre la vegetación en dos unidades para ambas temporadas. $C_S > 50\%$ en negritas.

C_S [%]		Vegetación secas		Banco lluvias	
		U1	U2	U1	U2
Banco secas	U1	55	-	66.67	-
	U2	-	31.58	-	67.86
Vegetación lluvias	U1	50	-	44.44	-
	U2	-	40	-	25

La comparación entre unidades mostró que la similitud es mayor entre el banco de semillas en la temporada de lluvias ($C_S = 60\%$) que en la temporada de secas ($C_S = 57.14\%$), mientras que entre la vegetación establecida de ambas unidades fue mayor en secas ($C_S = 32.14\%$) que en lluvias ($C_S = 30.77\%$;) (Cuadro 8).

Cuadro 8: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_S , solo especies de malezas y especies introducidas) entre ambas unidades tanto para vegetación como para banco de semillas durante la temporada de secas y de lluvias. $C_S > 50\%$ en negritas.

C_S [%]	U1 – U2	
	Secas	Lluvias
Vegetación	32.14	30.77
Banco	57.14	60

4.3 Riqueza y abundancia de especies de malezas en tres sustratos del bosque de *Quercus* spp. en dos temporadas del año

La abundancia de las especies de malezas de la unidad 2 en suelo y hojarasca chica fue mayor a la de la unidad 1 durante ambas temporadas. En total se registraron 120 individuos en el tratamiento de suelo de la unidad 1 y 298 en la unidad 2 durante la temporada de secas. Durante la temporada de lluvias la abundancia de la unidad 2 fue de 339 individuos, mientras que en la unidad 1 se registraron 53 individuos. En la hojarasca chica en secas se registraron 183 individuos en la unidad 2 y 32 individuos en la unidad 1, y en lluvias se registraron 105 y 32 individuos respectivamente. De la hojarasca grande en secas emergieron 44 individuos en la unidad 2 y 32 individuos en la unidad 1. En lluvias se registraron solo 2 y 6 individuos respectivamente (Figura 20-a).

El mayor número de especies de malezas (22 especies) se encontró en el suelo de la unidad 2 durante la temporada de secas. En esta misma unidad y temporada se encontraron 20 especies en la hojarasca chica y 9 especies en la hojarasca grande. Durante la temporada de lluvias se registraron 21 especies en suelo, 12 especies en la hojarasca chica y 2 especies en la hojarasca grande en la unidad 2. La unidad 1 tuvo un número menor de especies de malezas en suelo tanto en secas como en lluvias (13 y 11 especies respectivamente) que la unidad 2. En la hojarasca chica se registraron 10 especies en la temporada de secas y 11 especies en lluvias. En la hojarasca grande se encontraron 9 especies durante la época de secas y 2 especies en lluvias (Figura 20).

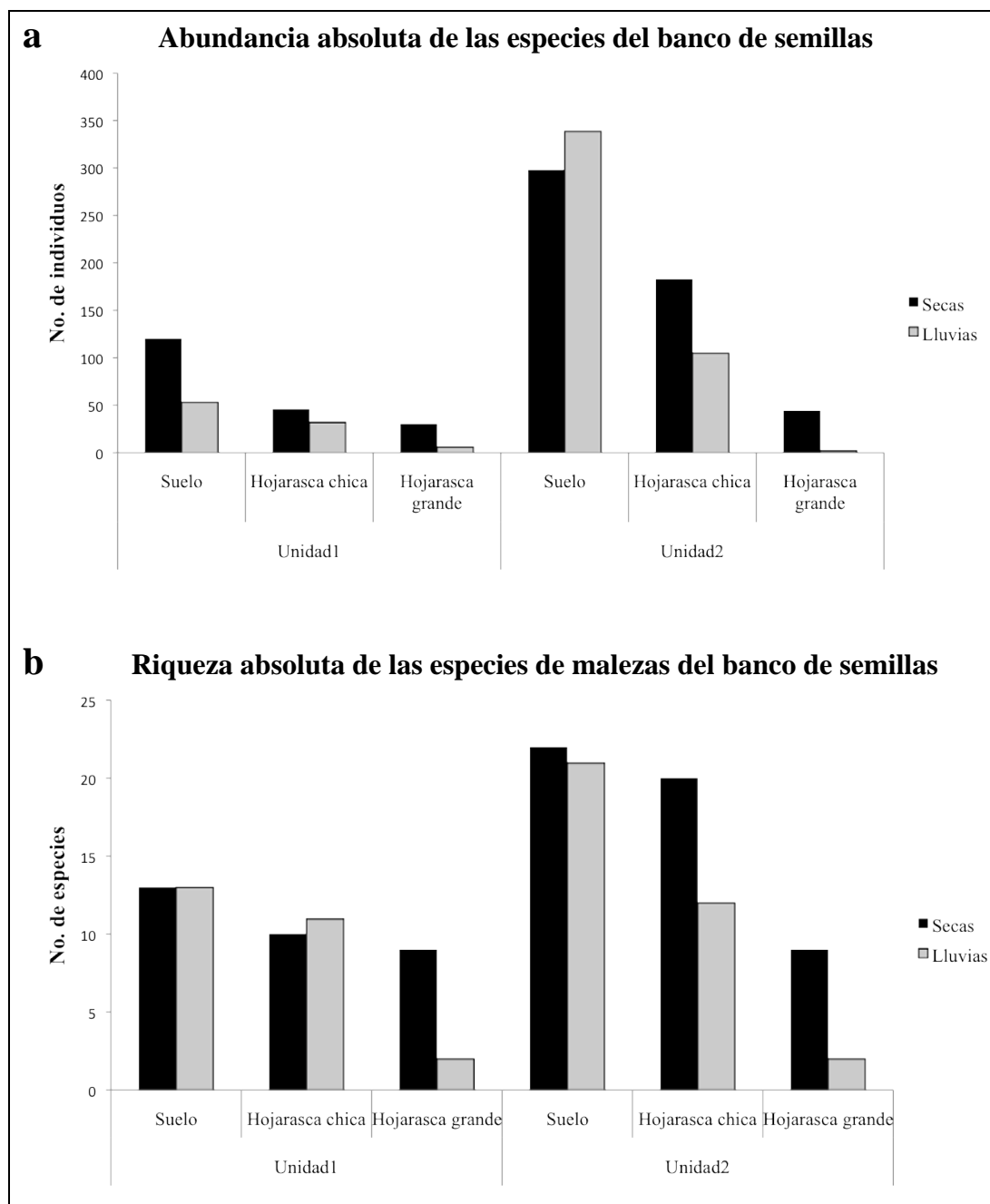


Figura 20: Abundancia y riqueza de las especies de malezas registradas en el banco de semillas por sustrato, unidad y temporada; (a) Abundancia, (b) Riqueza.

La prueba de Kruskal-Wallis únicamente mostró diferencias significativas en la abundancia (Figura 21-a) y riqueza (Figura 21-b) de especies de malezas, entre el suelo y ambas hojarascas en la temporada de lluvias ($p < 0.05$, $H_{2, 178} = 66.24$).

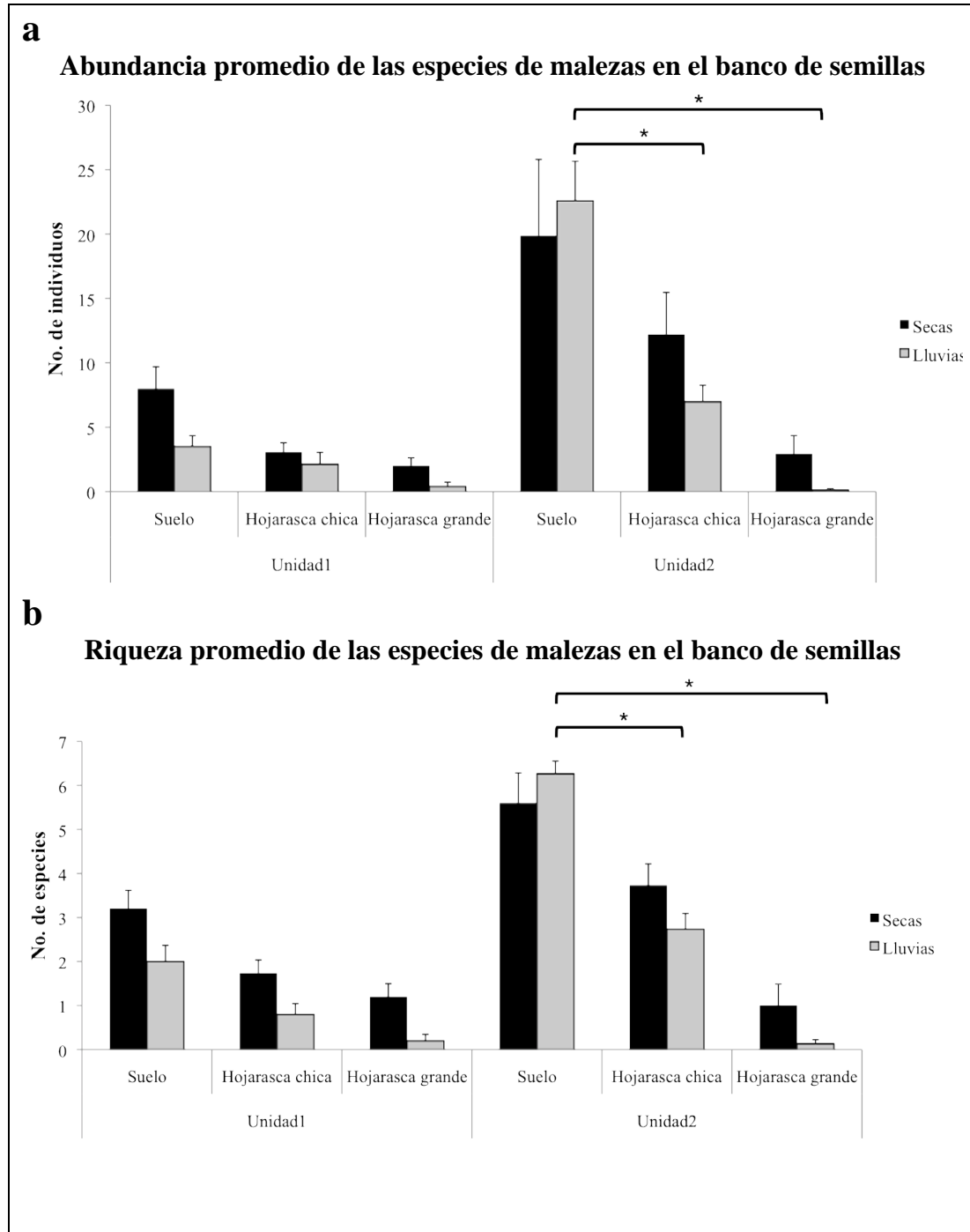


Figura 21: Abundancias y riquezas de las especies de malezas por unidad, sustrato y temporada (media \pm error estándar); (a) Abundancias promedio de especies de malezas en el banco de semillas las unidades 1 y 2, en suelo y hojarasca, en temporada seca y lluvias; (b) Riquezas promedio de especies de malezas en el banco de semillas las unidades 1 y 2, en suelo y hojarasca, en temporada seca y lluvias, donde (*) diferencia significativa según la prueba de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$, $H_{1,178}$ (Abundancia) = 61.43, $H_{1,178}$ (Riqueza) = 66.24).

El coeficiente de similitud muestra que la composición de especies de malezas es más similar entre el suelo y la hojarasca y entre las hojarascas en la unidad 1 que en la unidad 2. Los sustratos con mayor similitud fueron el suelo y la hojarasca chica de la unidad 1 en secas ($C_S = 73.33\%$), seguido del suelo y la hojarasca grande en secas ($C_S = 64.29\%$) (Cuadro 9). Las hojarascas en esta unidad y temporada tuvieron un coeficiente de similitud del 53.33%. Durante la temporada de lluvias la similitud del suelo y la hojarasca y entre hojarascas de esta unidad fue mucho menor que en secas (C_S S-Hch = 53.85%, S-HG = 18.18%, Hch-HG = 22.22%).

En la unidad 2 la similitud entre sustratos también fue mucho mayor en la temporada de secas que en la de lluvias, habiendo más similitud entre el suelo y la hojarasca chica (C_S S-Hch (secas) = 59.26%, S-Hch (lluvias) = 52.38%) (Cuadro 9). Al igual que en la unidad 1, en la unidad 2 la similitud entre la hojarasca grande y el suelo y entre hojarascas fue mucho menor en la temporada de lluvias que en secas (C_S S-HG (secas) = 34.78%, S-HG (lluvias) = 4.74%, Hch-HG (secas) = 25%, Hch-HG (lluvias) = 7.69%) (Cuadro 9).

Cuadro 9: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_S , solo especies de malezas y especies introducidas) entre los sustratos del banco de semillas (S = Suelo, Hch = Hojarasca chica y HG = Hojarasca grande) en dos temporadas para ambas unidades. $C_S > 50\%$ en negritas.

	C_S [%]	S-Hch	S-HG	Hch-HG
U1	Secas	73.33	64.29	53.33
	Lluvias	53.85	18.18	22.22
U2	Secas	59.26	34.78	25
	Lluvias	52.38	4.74	7.69

La unidad 2 mostró una similitud mayor entre temporadas (C_S U2 S-S = 61.54%, Hch-Hch = 83.33) en suelo y hojarasca chica que la unidad 1 (C_S U1 S-S = 50%, Hch-Hch = 46.67%) (Cuadro 10). Sin embargo, la hojarasca grande difirió completamente entre temporadas en la unidad 2 mientras que en la unidad 1 la similitud fue del 20%.

La comparación de ambas unidades entre sí resultó en una mayor similitud del suelo y la hojarasca chica en la temporada de lluvias (C_S U1-U2 (suelos) = 55%, U1-U2 (hojarasca chica) = 61.54%) que en la temporada de secas (C_S U1-U2 (suelos) = 45.83%, U1-U2 (hojarasca chica) = 54.55%) (Cuadro 10). Entre las hojarascas grandes de ambas unidades en lluvias no coincidieron especies de malezas, mientras que en secas la similitud fue del 29.17% (Cuadro 10).

Cuadro 10: Coeficiente de similitud de Sørensen (C_S , solo especies de malezas) de los tres sustratos del banco de semillas entre temporadas (U1 en lluvias y secas, U2 en lluvias y secas) y entre ambas unidades (U1 y U2 en lluvias y U1 y U2 en secas). $C_S > 50\%$ en negritas.

C_S [%]	U1- Secas			U2-Lluvias		
	S	Hch	HG	S	Hch	HG
S	50	-	-	55	-	-
U1-Lluvias	Hch	-	46.67	-	61.54	-
	HG	-	-	20	-	0
S	45.83	-	-	61.54	-	-
U2-Secas	Hch	-	54.55	-	83.33	-
	HG	-	-	29.17	-	0

5 Discusión

5.1 La diversidad y la similitud revelan el estado de conservación

Acorde con la primera hipótesis planteada en este estudio, la riqueza y abundancia de especies de malezas fue mayor en la unidad con mayor grado de perturbación (la unidad 2). La unidad 1 tuvo una diversidad α menor, ya que el número de especies fue menor (incluyendo el número de especies de malezas y especies introducidas). La dominancia de malezas en la unidad 1 fue mayor, ya que pocas especies presentaron valores de importancia muy altos, a comparación de las especies en la unidad 2, cuyos valores de importancia relativos fueron bajos pero contribuyeron a que la unidad 2 fuera más rica y tuviera una diversidad α mayor que la de la unidad 1, tanto en la vegetación establecida (en el estrato arbóreo y en el sotobosque) como en el banco de semillas.

Lo anterior concuerda con estudios, que relacionan la diversidad del banco de semillas y la vegetación establecida con el régimen de disturbio y la regeneración natural (Thompson 1980, Rico-Gray y Garcia-Franco 1992, Grandin 2001, Bossuyt y Hermy 2004) y sugiere que la unidad 2 presenta un disturbio intermedio. Esto apoyaría la hipótesis del disturbio intermedio, la cual supone que a una frecuencia intermedia de disturbios, la diversidad tiende a aumentar (Paine y Vadas 1969, Horn 1975, Connell 1978; ver también Huston 1979 y Wilkinson 1999). Tomando en cuenta que la unidad 2 ha sido descrita en estudios anteriores como una unidad perturbada (Castro-Gutiérrez 2013, Santibañez-Andrade 2015, en prensa), con mayor inferencia de actividad humana (Reyes-Ronquillo 2014), esto supondría un régimen

Discusión La diversidad y la similitud revelan el estado de conservación

de disturbio más frecuente, lo cual aporta a la diversidad de esta zona del bosque, además de una probabilidad mayor de que las especies de malezas dispersadas por el humano formen parte del banco de semillas y subsecuentemente de la vegetación establecida (Bossuyt y Hermy 2004).

A pesar de que no se encontraron diferencias significativas en la riqueza y abundancia de especies de malezas en la vegetación establecida en el análisis estadístico (ANOVA y Kruskal-Wallis), el análisis de conglomerados de dos vías y el análisis de correspondencia sin tendencia mostraron que la mayoría de las especies de malezas se agrupan en la unidad 2. Esto sugiere que la unidad 2 tiene más condiciones ambientales que favorecerían el establecimiento de más especies de malezas y la entrada de propágulos de estas especies al banco de semillas, que las condiciones de la unidad 1. Además, las condiciones ambientales en esta unidad podrían no solo estar favoreciendo a la diversidad de malezas, sino también a la diversidad de toda la flora, por lo que presentó un mosaico de vegetación más heterogéneo que la unidad 1. Los valores de importancia relativos bajos de las especies de malezas encontradas en la vegetación establecida, además sugieren que no existe una dominancia de estas especies en la vegetación y que por lo tanto el sitio aún tiene condiciones que permiten la estructuración de una comunidad vegetal más diversa incluyendo a las especies de malezas y algunas especies introducidas dentro de ella.

Muchas de las especies de malezas registradas en el banco de semillas de la unidad 2 no fueron registradas en la vegetación establecida y por ello (al contrario de lo que se esperaba en la segunda hipótesis) la similitud entre el banco y la vegetación fue similarmente baja a la de la unidad 1. Esto podría sugerir que algunos de los propágulos fueron dispersados desde otro sitio por el viento y/o animales (vía el humano, por ejemplo) o que, las malezas, al ser especies pioneras con ciclos de vida

Discusión La diversidad y la similitud revelan el estado de conservación

muy cortos (Bradshaw 1958, Baker 1974), y requerimientos ambientales bien definidos, que solo se pueden encontrar en zonas perturbadas (Hopfensperger 2007), podrían coexistir (en el banco de semillas) con la vegetación establecida; Mientras que, completar su ciclo de vida es dependiente de la frecuencia de los disturbios que generan las condiciones que se requieren para su germinación y reclutamiento (Hopfensperger 2007).

Lo mismo podría estar sucediendo en la unidad 1, ya que en ella también se registraron algunas especies de malezas que no fueron encontradas en la vegetación establecida. Algunas de ellas incluyen a malezas ruderales y arvenses, que podrían tener requerimientos específicos para germinar como una alta incidencia de luz. Sin embargo, la mayoría de las especies malezoides registradas en la unidad 1 fueron malezas facultativas (Harlan y Wet 1965). Se les atribuye el término de maleza porque pueden encontrarse en sitios perturbados, aumentar su abundancia después de disturbios y/o formar parte de la vegetación secundaria (Calderón y Rzedowski 2001). Este grupo de especies comparte algunas características con otras especies ruderales y arvenses, por lo que han sido descritas como malezas, pero forman parte de la vegetación característica del bosque. Estas especies siguen teniendo requerimientos de una especie típica del bosque, probablemente porque están adaptadas a estos ecosistemas (Baker 1974). Esto explicaría que la similitud de especies de malezas entre el banco de semillas y la vegetación establecida fuera mayor en esta unidad, ya que las especies de malezas facultativas presentes en el banco de semillas tienen una probabilidad más alta de germinar al estar adaptadas a las condiciones ambientales del bosque.

La baja similitud entre el banco de semillas y la vegetación establecida sugiere que en el banco de semillas de ambas unidades se encuentran 1) las especies de

Discusión La diversidad y la similitud revelan el estado de conservación

malezas que formaron parte de estados sucesionales tempranos 2) que fueron dispersadas desde otros sitios (probablemente la zona urbana o campos agrícolas cercanos) (Ramírez et al. 1992) y que las condiciones ambientales no son favorables para su germinación y actúan como un filtro abiótico que impide su establecimiento en la vegetación establecida (ver Bossuyt y Hermy 2001)

5.2 Del banco a la vegetación: factores que limitan el establecimiento de algunas especies de malezas en la vegetación

El ensamblaje de una comunidad depende de factores bióticos y abióticos, los cuales pueden actuar como filtros, limitando el establecimiento de ciertas especies en un ecosistema (Diamond 1975, Booth y Larson 1999). Este estudio muestra que, a pesar de haber un lote geográfico de especies de malezas (la ciudad de México) cercano al bosque de *Quercus* (L.) de la cuenca del río Magdalena, independientemente de los atributos funcionales de cada especie para dispersarse, ser reclutadas y establecerse, las condiciones ambientales del sitio, el espacio y la temporalidad son factores decisivos en la ecología de la dispersión y establecimiento de todas las especies de plantas, incluyendo a las malezas y especies introducidas (Fenner y Thompson 2005). Aunado a esto, las condiciones ambientales de los sitios con mayor frecuencia de disturbios antropogénicos pueden ser muy adversas para ciertas especies características de sitios más conservados (Mendoza-Hernández et. al 2014) y, al mismo tiempo, ser condiciones adecuadas para el establecimiento de especies más resilientes, con mayor plasticidad fenotípica y tolerancia al estrés (Radosevich y Holt 2007).

5.2.1 Altitud

En el análisis canónico de la vegetación establecida se observó que algunas especies de malezas estuvieron relacionadas con la altitud. Estas especies son aquéllas que presentan un intervalo de distribución altitudinal muy amplio. La mayoría de las especies de este grupo como *Phytolacca icosandra* (Alt. 2250 – 3000 m), *Salvia microphylla* (Alt. 2300 – 3000 m), *Fragaria mexicana* (Alt. 2250 – 3100 m) y *Stachys coccinea* (Alt. 2250 – 3200 m), se encuentra desde aproximadamente 2250 m hasta aproximadamente 3000 m de altitud, aunque *Acaena elongata*, por ejemplo, se encuentra desde los 2400 m hasta los 3950 m de altitud (Calderón y Rzedowski 2005).

La altitud es un factor que indirectamente afecta la distribución de las especies y por lo tanto puede favorecer tanto a la germinación como el establecimiento de algunas especies (Vera 1997). Las parcelas de la unidad 2 se localizaron en un gradiente altitudinal entre 2600 y 2912 m, mientras que las de la unidad 1 entre 2771 y 2850 m. Esto explicaría la presencia de especies con una distribución altitudinal mayor en la unidad 2. La especie *Tripsacum dactyloides* solo pudo encontrarse en la unidad 2, ya que se encuentra solamente hasta los 2750 m de altitud (Calderón y Rzedowski 2005). La especie *Sonchus oleraceus* (especie nativa de Europa y maleza ruderal) se encontró únicamente en una parcela a 2880 m, lo cual concuerda con la descripción del crecimiento esporádico de esta especie por Calderón y Rzedowski (2005).

En la ordenación de las parcelas y las especies de la unidad 1 no se observó una relación tan clara como en las de la unidad 2, posiblemente porque las parcelas se encontraron en un intervalo altitudinal menor (89 m), dado que esta unidad es más pequeña pero con una pendiente mucho más pronunciada. En esta unidad, la relación

con factores que pueden afectar la dispersión de las especies (como la inclinación de la pendiente, por ejemplo) y el reclutamiento de las plántulas (como la incidencia de luz, la temperatura y la humedad) son más determinantes para el establecimiento de las malezas.

5.2.2 Pendiente

La inclinación de la pendiente estuvo positivamente correlacionada con la presencia de algunas especies de la unidad 1, tanto en banco de semillas como en la vegetación establecida durante la temporada de lluvias. Este efecto podría estar relacionado con los síndromes de dispersión de estas especies (Wilson y Traveset 2000), ya que la mayoría de estas especies son anemócoras (dispersadas por viento) como, por ejemplo, *Phytollaca icosandra*, o barócoras (dispersadas por gravedad) como, por ejemplo, *Gamochaeta americana* y *Conyza sophiifolia* (Reyes-Ronquillo 2014).

El efecto de la pendiente sobre las especies barócoras puede ser directo si la inclinación es muy pronunciada (como es el caso de muchos sitios de la unidad 1; 50.7° en promedio). La probabilidad de que sus propágulos sean dispersados más lejos y sean reclutadas, sería más alta, ya que entre más lejos lleguen, menos probable es que sufran mortalidad por competencia con la planta madre o hermanos (Augspurger y Kelly 1984, Matos y Watkinson 1998), y es más probable que encuentren sitios con condiciones ambientales adecuadas para su reclutamiento (Wilson y Traveset 2000). El efecto ocurre en la temporada de lluvias, probablemente porque, con una pendiente pronunciada, el agua que corre hacia la cuenca podría dispersar a los propágulos a sitios más alejados.

En la unidad 1 podría actuar indirectamente sobre las especies anemócoras porque en los sitios con mayor inclinación, el viento tiene mayores repercusiones sobre la vegetación, porque el área que puede cubrir una ventisca es mayor en laderas inclinadas (Ulanova 2000). Esto afectaría a las especies que son dispersadas por viento, ya que les permitiría dispersarse más fácilmente y establecerse en otros sitios. Sin embargo, este efecto no ha sido probado.

El efecto de la pendiente no fue tan directo para la unidad 2, probablemente porque las parcelas no tuvieron una inclinación tan pronunciada (en promedio 33.6°). En la unidad 1 resultó positivo para las especies de malezas y a pesar de también estar correlacionado positivamente con las especies de la vegetación establecida (lo cual muestra que este factor promueve el establecimiento de estas especies), el reclutamiento de las plántulas y el establecimiento de los individuos de cada especie depende en gran medida de las condiciones de humedad, la temperatura (Fenner y Thompson 2000), las cuales pueden depender de las condiciones edáficas y de luz .

5.2.3 La apertura del dosel y la incidencia de luz

En la unidad 2, el dosel es más abierto y por lo tanto el porcentaje total de luz que incide en esta unidad es mayor que en la unidad 1. Este factor fue determinante para la presencia de algunas especies de malezas en el banco de semillas de esta unidad, de las cuales *Archibaccharis serratifolia*, *Iresine diffusa*, *Physalis coztomatl*, *Sonchus oleraceus* están catalogadas como malezas ruderales y arvenses (Calderón y Rzedowski 2005, Vibrans 2009). *Baccharis conferta* es una especie pionera que crece bajo aperturas del dosel en bosques de *Abies religiosa* (Cornejo-Tenorio et al. 2003). *Roldana barba-johannis* no es una maleza ruderal, ni arvense, sin embargo, se ha registrado como parte de la vegetación secundaria (Calderón y Rzedowski 2001). El

ejemplar determinado como *Linum* sp. . Ésta probablemente es la especie *Linum usitatissimum*, registrado en estudios anteriores en el bosque de *Quercus* (L.) (Castro-Gutiérrez 2013). Es una especie herbácea, introducida de Europa y Asia, domesticada (conocida como linaza) y maleza ruderal. Se ha reportado la intolerancia a la sombra en esta especie y en las demás especies de malezas arvenses y ruderales de este grupo, lo cual explica que la luz fuera el factor limitante para su presencia en el banco de semillas (Fenner 1978, Salonen y Suhonen 1995). Tal podría ser el caso de *Baccharis conferta*, que no crece bajo un dosel cerrado (Cornejo-Tenorio et al. 2003, Lara-González 2009).

La intolerancia a la sombra y la fotoblastia positiva (germinación solo bajo incidencia de luz) son características de las especies con semillas muy pequeñas (Harper 1977, Grime et al. 1981), que por lo general llegan a partes muy profundas del suelo en las que no incide la luz (Arévalo y Fernández-Palacios 1998). La germinación de muchas especies fotoblásticas positivas es inhibida incluso bajo proporciones de rojo/rojo-lejano características de un dosel cerrado (Górski 1975, Górski et al. 1977, 1978). Así, estas semillas pueden perdurar por mucho tiempo en el suelo, hasta que ocurre un disturbio, que permita la entrada de luz al suelo, o que las lleve a la superficie en donde la reciben. Las especies de malezas encontradas en el banco de semillas de la unidad 2 comparten la característica de tener semillas muy pequeñas, menores a 1cm de largo. Además, se registraron en el tratamiento de suelo lo cual indica que por su tamaño, pasan a través de la hojarasca y llegan a enterrarse en el suelo. Posiblemente formen parte del banco de semillas permanente por no encontrar las condiciones de luz adecuadas para su germinación.

En este estudio se observó que la presencia de especies de malezas en la vegetación establecida de la unidad 1 en lluvias, está relacionada con la orientación de

la ladera. Esta unidad está orientada al sureste, sin embargo, muchas de las parcelas de donde se tomaron las muestras, estuvieron orientadas al noroeste y al oeste. Este factor afecta tanto al microclima como al establecimiento de las especies en la vegetación en cuanto a que las laderas orientadas al sur son más calurosas, secas y con microclimas más variables que las laderas orientadas al norte (Nevo 1997, 2001). Esto puede ser un factor de estrés para muchas especies de plantas, sobre todo las que están adaptadas a climas más templados. Tal vez las especies que se registraron en estas parcelas dependen del microclima más húmedo y menos caluroso que se genera gracias a la orientación de la ladera. Sin embargo, para comprobar esto, tendría que hacerse una comparación con las especies que se encuentran en parcelas que están orientadas al sur, o sureste.

En el caso de la unidad 2 la mayoría de las parcelas, de donde se tomaron las muestras, estuvieron orientadas al noreste y, a pesar de que no fue explicativa para la presencia de especies de malezas, la orientación de la ladera determina la incidencia de luz solar y por lo tanto la temperatura y humedad de estos sitios, lo cual afecta a la germinación y el crecimiento de las plantas. En las laderas orientadas hacia el norte, el clima es más húmedo y frío y en la vegetación predominan las formas de crecimiento arbóreas y arbustivas (Nevo et al. 1999). Tal fue el caso las especies de malezas arbóreas (*Clethra mexicana*, *Prunus serotina* y *Buddleja cordata*) reportadas en el sotobosque de la unidad 2. La temperatura y sobre todo la humedad podrían ser los factores que determinaron el crecimiento de estas especies, ya que se reportaron en las laderas orientadas al norte, noreste y noroeste. Las plántulas de *Prunus serótina* y *Buddleja cordata* únicamente se registraron en la temporada de lluvias, lo cual indica que requieren de niveles de humedad altos para crecer. La especie *Hedera helix*, que en la unidad 2 solo se registró en una parcela (orientada al norte), podría verse

favorecida por el microclima más húmedo y templado, el cual se asemeja al clima europeo (lugar de origen; Calderón y Rzedowski 2005).

Mientras el microclima de las parcelas orientadas al norte puede favorecer a las especies arbóreas (Nevo et al 1999), el crecimiento de las especies de malezas arbustivas y herbáceas podría verse favorecido en sitios con mayor incidencia de luz, como ocurre en las laderas orientadas al sur. Esto explicaría la presencia de *Archibaccharis serratifolia*, *Roldana barba-johannis*, *Bouvardia ternifolia* y *Oxalis corniculata*, que solo se encontraron en parcelas orientadas al sureste. Sin embargo, la humedad parece ser un factor determinante para su crecimiento, ya que solo se registraron en temporada de lluvias, al igual que las especies de malezas *Senecio sanguisorbae*, *Bromus carinatus* y *Commelina* sp. . Estas últimas tres especies fueron registradas en parcelas orientadas al norte o noreste, con una incidencia de luz total del 26%. Posiblemente estas especies requieran de la luz para germinar y crecer hasta establecerse, pero también parecen requerir niveles altos de humedad por lo que se encuentran en estas parcelas y no en parcelas orientadas al sur (ver Bochet y García-Fayos 2004).

Lo anterior muestra que las malezas ruderales y arvenses dependen fuertemente de las condiciones ideales de luz para germinar y crecer más que de cualquier otro factor ambiental. Sin embargo, los nutrientes disponibles en el suelo son otro de los factores que pueden afectar su germinación y establecimiento.

5.2.4 Condiciones edáficas

El análisis de suelo realizado para este estudio reveló que el suelo de la unidad 1 contiene mayor cantidad materia orgánica, nitrógeno, potasio y fósforo (tres elementos limitantes del crecimiento de las plantas) que la unidad 2. El nitrógeno y el

potasio son elementos esenciales, sobre todo durante etapas tempranas del crecimiento de plántulas de muchas especies (Fenner 1986, 1987). La presencia de algunas especies de malezas ruderales y arvenses como *Gamochaeta americana*, *Phytolacca icosandra* y *Conyza sophiifolia* (Calderón y Rzedowski 2001) en el banco de semillas, asociadas a las condiciones edáficas de materia orgánica, nitrógeno y fósforo, revela que estos nutrientes promueven la germinación de estas especies. Bajo condiciones de invernadero las semillas muestran la capacidad de germinar y las plántulas de crecer, sin embargo, en el campo sus valores de importancia son muy bajos porque su establecimiento podría depender de otros factores no disponibles en la mayoría de los sitios (como la incidencia de luz), o su establecimiento es imposibilitado por la competencia con otras especies características del bosque, que compiten mejor por los recursos.

A pesar de estar poco representadas en la vegetación, los síndromes de dispersión de estas especies podrían permitirles abarcar un área de dispersión mayor y formar parte del banco de semillas. *Gamochaeta americana* y *Conyza sophiifolia* son especies anemócoras (esporócora, que su diáspora es muy pequeña, y pogonócora, que su diáspora tiene apéndices plumosos, pelos o aristas, respectivamente) y *Phytolacca icosandra* es sarcócora (diáspora con cubierta carnosa, posiblemente endozoocora, transportada en el intestino de algún animal) (Castillo- Argüero et al. 2007). Probablemente después de ser dispersadas forman parte del banco de semillas permanente porque las condiciones ambientales de esta unidad no son favorables para su germinación.

Dentro de los requerimientos específicos de las malezas facultativas pueden estar incluidas las condiciones edáficas específicas para su establecimiento (Baker 1974). Estas especies podrían requerir de estos nutrientes para crecer y podrían no

están adaptadas a suelos pobres en nutrientes como muchas de las especies de malezas ruderales y arvenses. La presencia de más especies características del bosque y la presencia de las malezas facultativas en el sotobosque de la unidad 1 podría depender más de la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo que de otros factores. En la unidad 1 pueden verse favorecidas al haber más nutrientes disponibles.

La especie *Salvia mexicana*, la cual tuvo el mayor valor de importancia relativo en el sotobosque de la unidad 1, es un ejemplo de maleza facultativa. En un estudio reciente, realizado por Mendoza-Hernández et. al (2014), se observó que la mortalidad de esta especie se ve reducida y su crecimiento mejora cuando crece bajo parches de vegetación y la calidad general de los micrositos es mayor en cuanto a humedad y cobertura un acolchonado plástico que protege de evaporación de agua y temperaturas altas. En el bosque, la hojarasca puede generar este tipo microambientes más húmedos y con temperaturas menos cambiantes (Molofsky y Augspurger 1992). Además, la calidad del suelo (cantidad de nutrientes, materia orgánica) puede aumentar por la descomposición de la hojarasca producida por la vegetación (Facelli y Pickett 1991).

La descomposición de la hojarasca, es uno de los procesos más importantes dentro de los bosques, ya que puede conllevar a la liberación de nutrientes en el suelo, que, subsecuentemente, quedan a disposición de las plantas (Wardle et al. 2002). Este reciclaje de nutrientes incrementa la productividad de las plantas y, de no existir, éstas dependerían de la mínima cantidad de nutrientes que entra de otras fuentes a estos ecosistemas (Aber y Melillo 1991, Schlesinger 1997). Las especies de malezas también pueden verse beneficiadas por el incremento en la cantidad de nutrientes, posiblemente provenientes de la descomposición de la hojarasca, como se observó en este estudio; por otro lado la hojarasca podría generar condiciones microclimáticas

Discusión Factores que limitan el establecimiento de malezas

poco favorables para la germinación de las semillas y el reclutamiento de las plántulas de este grupo de especies.

5.3 Del banco a la vegetación: el papel de la hojarasca como un filtro para el establecimiento de las especies de malezas

Los resultados mostraron que, dependiendo del tipo de sustrato, la germinación de las semillas de malezas se ve favorecida o disminuida. Mientras que el suelo tiene un efecto positivo sobre la germinación de las semillas y el crecimiento de las plántulas de malezas, la hojarasca tiene un efecto negativo sobre ellas, ya que el mayor número de especies e individuos germinó en el tratamiento de suelo de ambas unidades y temporadas. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre los sustratos de la unidad 1, pero resulta interesante que se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de suelo y los de hojarasca, y entre los tratamientos de suelos de ambas unidades (es decir entre el suelo de la unidad 1 y el de la unidad 2) durante la temporada de lluvias. Esto podría estar relacionado con la composición muy distinta de la hojarasca en ambas unidades.

En la unidad 1, la mayoría de los sitios de donde se tomaron las muestras, estuvo cubierto por una capa muy gruesa (mayor a 30 cm) de hojarasca de árboles de encino. Se podía observar, al excavar, que existe un proceso de descomposición, que hace que la hojarasca se fraccione en diferentes grados. En algunos sitios la hojarasca a mayor profundidad (la que está directamente sobre el suelo) forma una capa muy densa y compacta. En la unidad 2 ocurre todo lo contrario. Con excepción de algunas parcelas, en la mayoría de los sitios de esta unidad, la hojarasca está compuesta parcialmente por hojas de encino y otras especies arbóreas, que incluyen a *Garrya laurifolia*, *Prunus serotina* y *Abies religiosa*. En algunas parcelas el suelo estaba pobremente cubierto por una capa de hojarasca y el suelo estaba parcialmente expuesto.

Existen estudios que demuestran que la profundidad de la hojarasca tiene un efecto negativo sobre la germinación de las especies con semillas de menor tamaño (Molofsky y Augspurger 1992, Kostel-Hughes et al. 2005), lo cual explicaría el efecto observado sobre las especies de malezas en la unidad 1. Dado que la mayoría de las especies de malezas encontradas en el banco de semillas de esta unidad son intolerantes a la sombra, la disminución de la luz y el cambio de la calidad espectral de la luz transmitida por la hojarasca hacia el suelo, podrían estar determinando la germinación y el reclutamiento de especies de malezas en esta unidad. Esto concuerda con el estudio de Molofsky y Augspurger (1992), que demostró este efecto de la hojarasca sobre las especies intolerantes a la sombra. En la unidad 1, la hojarasca también podría ser un filtro físico para la entrada de semillas al suelo y un filtro microclimático para las semillas que ya se encuentran en el suelo.

En la unidad 2 la hojarasca parece no ser un impedimento para la entrada de semillas de malezas al banco de suelo ya que el número de especies e individuos que germinan es mucho mayor en suelo que en la hojarasca. Resulta interesante la diferencia significativa entre estos sustratos durante la temporada de lluvias, en donde el número de especies en el suelo fue casi el doble del encontrado en la hojarasca chica y diez veces mayor al contenido en la hojarasca grande. También se observó esta gran diferencia en el número de individuos que germinó en estos sustratos y que podría estar relacionado con la temporada de dispersión de las semillas de las especies.

Probablemente la mayoría de las especies de la unidad 2 dispersa sus semillas durante la temporada de secas, por lo que el número de especies e individuos que germinaron en la hojarasca fue mayor en las muestras recolectadas durante esta temporada. Durante la temporada de lluvias se observó una drástica disminución en la

riqueza y abundancia de especies en la hojarasca pero no en el suelo. La abundancia de plántulas emergidas fue mayor a la de todos los demás tratamientos, lo cual indica que al no haber un filtro de hojarasca como en la unidad 1, existe una mayor entrada de propágulos al banco de semillas del suelo durante la temporada de secas. Al llegar al suelo, estos propágulos pueden formar parte del banco de semillas y germinar en cuanto las condiciones ambientales sean las indicadas para su reclutamiento y establecimiento en la vegetación, posiblemente durante la temporada de lluvias. Esto podría explicar el elevado número de individuos que germinaron en el suelo en esta temporada.

Por un lado la hojarasca puede representar un filtro de especies, pero por otro lado recluta a ciertas especies que producen semillas de gran tamaño como las especies del género *Quercus* (L.), ya que estas especies están adaptadas a bosques maduros con hojarasca de mayor profundidad (Kostel-Hughes et al. 2005). La hojarasca puede generar en estados de bosque maduro directa o indirectamente los microambientes necesarios para la germinación de las especies características del bosque al modificar el microclima del suelo (Fowler 1988), por las barreras físicas que crean las hojas (Ahlgren y Ahlgren 1981) y, como ya se mencionó arriba, al ciclaje de nutrientes (Staaf y Berg 1982, Proctor et al. 1983, McClaughterty et al. 1985), lo cual puede promover el crecimiento de las plantas si absorben los nutrientes liberados en el suelo (Wardle 2002).

Lo anterior podría resultar especialmente interesante para trabajos de restauración ecológica con bancos de semillas, ya que muchos autores concluyen que la restauración por medio del banco de semillas no es viable a causa de las especies pioneras que dominan en él (ver Bossuyt y Honnay 2008). Sin embargo, en el caso del bosque de encinos de la CRM y tal vez otros bosques de encinos de México, podría

considerarse la restauración de algunas zonas degradadas utilizando al banco de semillas del suelo y de la hojarasca, depositando sobre el suelo una capa muy gruesa de hojarasca de *Quercus* spp. . En el caso ideal, además de transportar al banco de semillas (mediante muestras de suelo, por ejemplo) a la zona afectada, también tendrían que “reconstruirse” de alguna manera las condiciones ambientales requeridas para la germinación de las especies características del bosque (como de las especies arbóreas *Q. rugosa* y *Q. laurifolia*, de las especies arbustivas como *Cestrum anagyris* y *Fuchsia microphylla* y/o de las especies herbáceas como *Eupatorium isolepis* y *Cissus sicyoides*), que se encuentren en el banco de semillas. Así, tal vez se aumentaría el reclutamiento y establecimiento de estas especies y podría disminuirse la dominancia de las especies pioneras como las malezas ruderales y arvenses, que se encuentren en el banco de semillas.

6 Conclusión

El análisis del banco de semillas y de la estructura de la vegetación establecida de dos unidades ambientales del bosque de *Quercus* (L.) de la cuenca del río Magdalena, permitió comparar la composición de las especies a diferentes escalas y evaluar la entrada de las especies de plantas categorizadas como malezas e introducidas al banco de semillas. La comparación del banco de semillas con la vegetación establecida permitió hacer una evaluación de cuál es la unidad con mayor recurrencia de disturbios (probablemente antropogénicos), utilizando a las especies de malezas e introducidas como indicadores de perturbación, y analizar cómo esto puede influir al ensamblaje de la comunidad vegetal. La comparación del banco de semillas entre unidades y de los sustratos del banco de semillas entre unidades como dentro de cada unidad reveló la importancia de la hojarasca para el banco de semillas en el bosque de *Quercus* (L.).

Este estudio mostró que la riqueza, abundancia y diversidad de especies de malezas y especies introducidas en el banco de semillas puede ser dependiente de la frecuencia de disturbios de un sitio. Las condiciones ambientales características de sitios más conservados como un dosel cerrado, menor incidencia de luz y mayor cantidad de nutrientes fueron condiciones desfavorables para el establecimiento de estas especies (con excepción de las malezas facultativas). El dosel abierto y el suelo expuesto son determinantes para la entrada de propágulos de especies de malezas al banco de semillas. Éstas muestran la capacidad de germinar en condiciones de invernadero, sin embargo las especies de malezas ruderales y arvenses no se encuentran en la vegetación establecida, ya que probablemente formaron parte de

Conclusión

estados sucesionales tempranos y del banco de semillas permanente, por lo que no encuentran las condiciones ideales para germinar en estados de bosque maduro.

Las diferencias tanto ambientales como en la composición de especies entre las unidades del bosque de *Quercus* (L.) reflejan una alta heterogeneidad dentro de este bosque. Esta puede observarse a diferentes escalas, ya que no solo existen diferencias de incidencia de luz, pendiente, gradiente altitudinal y condiciones edáficas, sino también en la composición y estructura de la hojarasca. Ésta última, determina a una escala más fina, la heterogeneidad microambiental, y por lo tanto, la llegada de propágulos al suelo, la germinación de las semillas y el reclutamiento de las plántulas de las especies, la cual fue más baja en la unidad 1.

El presente estudio ayudó a entender algunos de los mecanismos que controlan la dinámica de la composición de comunidades vegetales en bosques templados y, en el caso del bosque de la CRM, la resiliencia que pueden tener a la dominancia de especies malezoides gracias a las condiciones ambientales (y microambientales) que actúan como filtros abióticos de estas especies. El conocimiento de estas relaciones podría resultar de enorme importancia en el manejo y restauración de estos bosques en los que la frecuencia de disturbios antropogénicos fomenta la dispersión de malezas y plantas introducidas.

7 Referencias

- Aber, J. D. and Melillo, J. M. 1980. Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. *Canadian Journal of Botany* 58, 416–421.
- Ahlgren, C. E., Ahlgren, I. F. 1981. Some effects of different forest litters on seed germination and growth. *Canadian Journal of Forest Research* 11 (3), 710–714.
- Arévalo, J. R., Fernández-Palacios, J. M. 2000. Seed bank analysis of tree species in two stands of the Tenerife laurel forest (Canary Islands). *Forest Ecology and Management* 130 (1), 177-185.
- Augsburger, C. K., Kelly, C. K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61, 211-17.
- Ávila-Akerberg, V. D. 2002. La vegetación de la Cuenca Alta del Río Magdalena: Un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. Tesis de Licenciatura Biología. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Baker, H. G. 1974. The Evolution of Weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 1–24.
- Bakker J.P., Poschod P. Strykstra R., Bekker R.M. y Thompson K. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica* 45, 461-490.
- Balandier, P. 2005. Designing Forest Vegetation Management Strategies Based on the Mechanisms and Dynamics of Crop Tree Competition by Neighboring Vegetation. *Forestry* 79, 3–27.
- Beatty, S. W., Sholes, O. D. V. 1988. Leaf litter effect on plant species composition of deciduous forest treefall pits. *Can. J. For. Res.* 18, 553–559.
- Benech-Arnold, R. L., Sánchez, R. A., Forcella, F., Kruk, B. C., Ghersa, C. M. 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research* 67(2), 105-122.
- Bochet, E., García-Fayos, P. 2004. Factors controlling vegetation establishment and water erosion on motorway slopes in Valencia, Spain. *Restoration ecology* 12(2), 166-174.
- Booth, B. D., Larson, D. W. 1999. Impact of language, history, and choice of system on the study of assembly rules. In *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, 206-229.

Referencias

- Booth, B. D., Swanton, C. J. 2002. Assembly Theory Applied to Weed Communities. *Weed science* 50 (1), 2–13.
- Bossuyt, B., Hermy, M. 2004. Seed bank assembly follows vegetation succession in dune slacks. *Journal of Vegetation Science* 15, 449-456.
- Bossuyt, B., Honnay, O. 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science* 19(6), 875–884.
- Bradshaw, A. D. 1958. Natural hybridization of *Agrostis tenuis* Sibth. and *A. stolonifera* L. *New Phytologist* 57, 66-84
- Calderón, G., Rzedowski, J. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. *Comisión Nacional para el Estudio de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, AC. México.*
- Callaway, R. M. 2000. Invasive Plants Versus Their New and Old Neighbors: A Mechanism for Exotic Invasion. *Science* 290 (5491), 521–523.
- Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., Sánchez-Gallén, I., Núñez-Castillo, O., Guadarrama-Chávez, P., Romero-Romero, M. A., Meave del Castillo, J. A. 2007. La reserva ecológica del Pedregal de San Ángel: aspectos florísticos y ecológicos. Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Secretaría Ejecutiva del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria, Coordinación de la Investigación Científica. Universidad Nacional Autónoma de México, 293 pp.
- Castro-Gutiérrez, C. 2013. El Papel de Las Especies Invasoras En La Estructura Herbácea Del Bosque de Quercus Rugosa, En La Cuenca Del Río Magdalena, D.F. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, 82 pp.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199(4335), 1302-1310.
- Cornejo-Tenorio, G., Casas, A., Farfán, B., Villaseñor, J. L., Ibarra-Manríquez, G. 2003. Flora y Vegetación de las zonas núcleo de la reserva de la biosfera mariposa monarca, México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 73, 43-62.
- Cousens, R., Mortimer, M. 1995. Dynamics of Weed Populations. *Cambridge University Press*, 332pp.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In *Ecology and Evolution of Communities*. M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.) *Belknap Press/Harvard University Press*, 342-444.
- Edwards, G. R., Crawley, M. J. 1999. Herbivores, Seed Banks and Seedling Recruitment in Mesic Grassland. *Journal of Ecology* 87 (3), 423–435.

Referencias

- Espinosa G., F. J., Sánchez. B., J. Murillo M., E., Sánchez B. C. 2002. Informe final del proyecto Malezas Introducidas en México. Consultado en 2012 en : <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfU024.pdf>
- Espinosa-García, F. J., Sarukhán, J. 1997. Manual de Malezas Del Valle de México. Universidad Nacional Autónoma de México. *Fondo de Cultura económica*, 407 pp.
- Facelli, J. M., Pickett, S. T. A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57, 1–32.
- Fenner, M. 1978. Susceptibility to shade in seedlings of colonizing and closed turf species. *New Phytologist* 81 (3), 739-744.
- Fenner, M. 1986. The allocation of minerals to seeds in *Senecio vulgaris* plants subjected to nutrient shortage. *Journal of Ecology* 74, 385-92.
- Fenner, M. 1987. Seedlings. In *Frontiers of Comparative Plant Ecology*, ed. I. H. Rorison, J. P. Grime, R. Hunt, G. A. Hendry y D. H. Lewis, London: Academic Press, pp. 35-47.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS 2012. State of the World's Forests. 60 pp.
- Fowler, N. L. (1988). What is a Safe Site?: Neighbor, Litter, Germination Date, and Patch Effects. *Ecology* 69 (4), 947–961.
- Frankland, J. C., Ovington, J. D., Macrae, C. 1963. Spatial and seasonal variation in soil, litter and ground vegetation in some Lake District wood- lands. *Journal of Ecology* 51, 97–112.
- Frazer, G. W., Canham, C. D., K. P. Lertzman. 2000. Gap light Analyzer (GLA), version 2.00: Image processing software to analyze true color, hemispherical canopy protography. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81, 191-197.
- García, E. 1978. Los climas del Valle de México. Colegio de Postgraduados, S.A.R.H., Chapingo, 63 pp.
- Gauch, H. G. 1982. Multivariate analysis in community ecology (1). *Cambridge University Press*, 307 pp.
- Gauch Jr, H. G., Whittaker, R. H. 1981. Hierarchical classification of community data. *The Journal of Ecology* 69 (2), 537-557.
- Górski, T. 1975. Germination of seeds in the shadow of plants. *Physiologia Plantarum* 34, 342-346.
- Górski, T., Górska, K. Nowicki, J. 1977. Germination of seeds of various herbaceous species under leaf canopy. *Flora* 166, 249-259.

Referencias

- Górski, T., Górski, K., Rybicki, J. 1978. Studies on the germination of seeds under leaf canopy. *Flora* 167, 289-299.
- Grandin, U. 2001. Short-term and long-term variation in seed bank/vegetation relations along an environmental and successional gradient. *Ecography* 24, 731-741.
- Grime, J. P., Mason, G., Curtis, A. V., Rodman, J., Band, S. R. 1981. A Comparative Study of Germination Characteristics in a Local Flora. *Journal of Ecology* 69 (3), 1017-1059.
- Harlan, J. R., de Wet, J. M. 1965. Some thoughts about weeds. *Economic Botany* 19 (1), 16-24.
- Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. *Academic Press*, 892 pp.
- Hill, M. O. 1979. TWINSpan: a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, 90 pp.
- Hill, M. O., Gauch Jr, H. G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42(1-3), 47-58.
- Hopfensperger, K. N. 2007. A Review of Similarity between Seed Bank and Standing Vegetation across Ecosystems. *Oikos* 116 (9), 1438-1448.
- Horn, H. S. 1974. The Ecology of Secondary Succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 25-37.
- Horn, H. S. 1975. Markovian properties of forest succession. In: Cody, M. L. and Diamond, J. M. (eds), *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, MA, pp. 196-211.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American naturalist* 113(1), 81-101.
- Johnson, M. P., Simberloff, D. S. 1974. Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. *Journal of Biogeography* 1, 149-154.
- Kostel-Hughes, F., Young, T. P., Carreiro, M. M. 1998. Forest leaf litter quantity and seedling occurrence along an urban-rural gradient. *Urban Ecosystems* 2, 263-278.
- Kostel-Hughes, F., Young, T. P., Wehr, J. D. 2005. Effects of leaf litter depth on the emergence and seedling growth of deciduous forest tree species in relation to seed size. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 132(1), 50-61.
- Kowarik, I. 1995. On the Role of Alien Species in Urban Flora and Vegetation. Plant Invasions-General Aspects and Special Problems, in *Urban Ecology* (pp. 321-338). Springer US.

Referencias

- Krebs, C. J. 1978. Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance. *Harper y Row*, 753 pp.
- Mackinney, A. L. 1929. Effects of forest litter on soil temperature and soil freezing in autumn and winter. *Ecology* 10, 312–321.
- Magurran, A. E. 1988. Diversity indices and species abundance models. In *Ecological Diversity and Its Measurement* (pp. 7-47). Princeton University Press.
- Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A., Vázquez-Santana, S. 2013. Biología de Angiospermas. Primera Ed. D.F. *Las prensas de Ciencias*. Universidad Nacional Autónoma de México, 602 pp.
- Martínez-Orea, Y. 2011. Lluvia y banco de semillas en el bosque templado de la cuenca del río Magdalena, México D.F. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 150 pp.
- Matos, D. M. S., Watkinson, A. R. 1998. The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in southeastern Brazil. *Biotropica* 30, 595-603.
- Matus, G., Tóthmérész, B., Papp, M. 2003. Restoration Prospects of Abandoned Species-Rich Sandy Grassland in Hungary. *Applied Vegetation Science* 6(2), 169–178.
- Matteucci, S. D., Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. *Serie de biología* 22, 168 pp.
- MacArthur, R. H. 1961. Community. The Encyclopedia of the Biological Sciences, P. Gray (ed.), pp. 262-64. *Reinhold*
- McCune, B., Mefford, M. J. 2006. PC-ORD 5.0. *Multivariate analysis of ecological data*. Gleneden Beach, Oregon, USA.
- McClougherty, C. A., Pastor, J., Aber, J. D., Melillo, J. M. 1985. Forest Litter Decomposition in Relation to Soil Nitrogen Dynamics and Litter Quality. *Ecology* 66(1), 266–275.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience* 52 (10), 883.
- Mendoza-Hernández, P., Rosete-Rodríguez, A., Sánchez-Coronado, M., Orozco, S., Pedrero-López, L., Méndez, I., Orozco-Segovia, A. 2014. Vegetation patches improve the establishment of *Salvia mexicana* seedlings by modifying microclimatic conditions. *International Journal of Biometeorology* 58(5), 853–866.
- Molofsky J., Augspurger, C. K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73, 68–77.

Referencias

- Mooney, H. A., Cleland, E. E. 2001. The Evolutionary Impact of Invasive Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98 (10), 5446–51.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and Human Well-Being: Our Human Planet: Summary for Decision Makers. Island Press, 109 pp.
- Myster, R. W., Pickett, S. T. A. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66 (3), 381-388.
- Nevo, E. 1997. Evolution in action across phylogeny caused by microclimatic stresses at ‘‘Evolution Canyon’’. *Theoretical Population Biology* 52, 231–243.
- Nevo, E. 2001. Evolution of genome–phenome diversity under environmental stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98, 6233–6240.
- Nevo, E. , Fragman, O. , Dafni, A. , Beiles, A. 1999. Biodiversity and interslope divergence of vascular plants caused by microclimatic differences at ‘‘Evolution Canyon’’ lower nahal Oren, Mount Carmel, Israel. *Israel Journal Plant Sciences* 47, 49–59.
- Lara-González, R., Sánchez-Velásquez, L. R., Corral-Aguirre, J. 2009. Regeneration of *Abies religiosa* in canopy gaps versus understory, Cofre de Perote National Park, Mexico. *Agrociencia* 43, 739-747.
- Paine, R. T., Vadas, R. L. (1969). The effect of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp. , on benthic algal populations. *Limnology and Oceanography* 14(5), 710-719.
- Palmer, M. 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio* 75(1-2), 91–102.
- Pakeman, R. J., Small, J. L. 2005. The Role of the Seed Bank, Seed Rain and the Timing of Disturbance in Gap Regeneration. *Journal of Vegetation Science* 16 (1), 121–130.
- Proctor, J., Anderson, J. M., Fogden, S. C. L., y Vallack, H. W. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak: II. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *The Journal of Ecology* 71 (1) 261-283.
- Ramírez, N., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosque de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 20, 59-75.
- Radosevich, S. R., Holt, J. S., Ghersa, C. M. 2007. Ecology of Weeds and Invasive Plants: Relationship to Agriculture and Natural Resource Management. *John Wiley & Sons*, 400 pp.

Referencias

- Rejmánek, M. 2011. Invasiveness. In *Encyclopedia of Biological Invasions*, pp. 379–385. *University of California Press*, 792 pp.
- Reyes-Ronquillo, I. G. 2014. Las Malezas En La Cuenca Del Río Magdalena, D.F.: Indicadoras Del Estado de Conservación Del Bosque. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rico-Gray, V., García-Franco, J.G. 1992. Vegetation and Soil Seed Bank of Successional Stages in Tropical Lowland Deciduous Forest. *Journal of Vegetation Science* 3 (5), 617–624.
- Rzedowski, J. (1991). El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15, 47-64.
- Salonen, V., Suhonen, J. 1995. Effects of seed weight on growth, reproduction and competitive ability of *Linum usitatissimum* seedlings. *Annales Botanici Fennici* 101-106 pp.
- Sánchez Colón, S., A. Flores Martínez, I.A. Cruz-Leyva, Velázquez, A. 2009. Estado Y Transformación de Los Ecosistemas Terrestres Por Causas Humanas. En *Capital Natural de México, Vol. II: Estado de Conservación Y Tendencias de Cambio* (pp. 75–129). *Conabio, México*.
- Santibañez Andrade, G. 2009. Composición Y Estructura Del Bosque de Abies Religiosa En Función de La Heterogeneidad Ambiental Y Determinación de Su Grado de Conservación En La Cuenca Del Río Magdalena, México, D.F. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Santibañez-Andrade, G., Castillo-Argüero S., Martínez-Orea, Y. 2015. Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una Cuenca heterogénea del Valle de México. *Bosque* (en prensa).
- Schlesinger, W. H. 1997. Biogeochemistry: an analysis of global change, 2nd ed. , Academic Press.
- Shaw, M. W. 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. II. Acorn losses and germination under field conditions. *Journal of Ecology* 56, 647–666.
- Sørensen, T. 1948. A Method of Establishing Groups of Equal Amplitude in Plant Sociology Based on Similarity of Species and Its Application to Analyses of the Vegetation on Danish Commons. *Biol. Skr.* 5, 1 – 34.
- Southwood, T. R. E., Henderson, P. A. 2009. Ecological Methods. John Wiley y Sons, 592 pp.
- Strickler, GS, and PJ Edgerton. 1976. Emergent Seedlings from Coniferous Litter and Soil in Eastern Oregon. *Ecology* 57 (4), 801–807.

Referencias

- Staaf, H., Berg, B. 1982. Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest II. *Canadian Journal of Botany* 60(8), 1561–1568.
- Stewart, A. J. A., John E. A., Hutchings, M. J. 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. The British Ecological Society.
- Thompson, K. (2000). The functional ecology of soil seed banks. In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd ed., 215-235.
- Ter Braak, C. J. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. In *Theory and models in vegetation science* 8, 69-77. Springer Netherlands.
- Ulanova, N. G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest ecology and management* 135 (1), 155-167.
- Vellend, M., Lechowicz, M. J., Waterway, M. J. 2000. Germination and establishment of forest sedges (*Carex*, Cyperaceae): tests for home-site advantage and effects of leaf litter. *Am. J. Bot.* 87, 1517–1525.
- Vera, M. L. 1997. Effects of altitude and seed size on germination and seedling survival of heathland plants in north Spain. *Plant Ecology*, 133 (1), 101–106.
- Vibrans, H. 2002. Origins of weeds: benefits of clean seeds. In *Encyclopaedia of pest management*, Pimentel, D. (ed.). *CRC press*, pp. 558-561..
- Vibrans, H. (ed). 2006 en adelante. Flora digital de malezas de México. En: <http://www.malezasdemexico.net>. Consultado en el año 2014.
- Vibrans, H. 2009. Urban Weeds of México City. Floristic Composition and Important Families. *Anales Del Instituto de Biología Serie Botánica* 69 (1), 37-69.
- Villaseñor-R. J.L., Espinosa-G. F.J. 1998. Catálogo de Malezas de México. *Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica*. México, D.F
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., Melillo, J. M. 2008. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277, 494-499.
- Wardle, D. A., Bonner, K. I., Barker, G. M. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* 16(5), 585-595.
- Wilkinson, D. M. 1999. The disturbing history of intermediate disturbance. *Oikos*, 145-147.
- Willson, M. F., Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. In *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* 2, 85-110.

Referencias

Wishart, D. 1969. An algorithm for hierarchical classification. *Biometrics* 25, 165-170

8 Anexos

8.1 Análisis de conglomerados dos vías

En la Figura 22 se observa el dendrograma del análisis de conglomerados de dos vías de las ambas unidades, temporada, de las especies de la vegetación establecida y del banco de semillas.

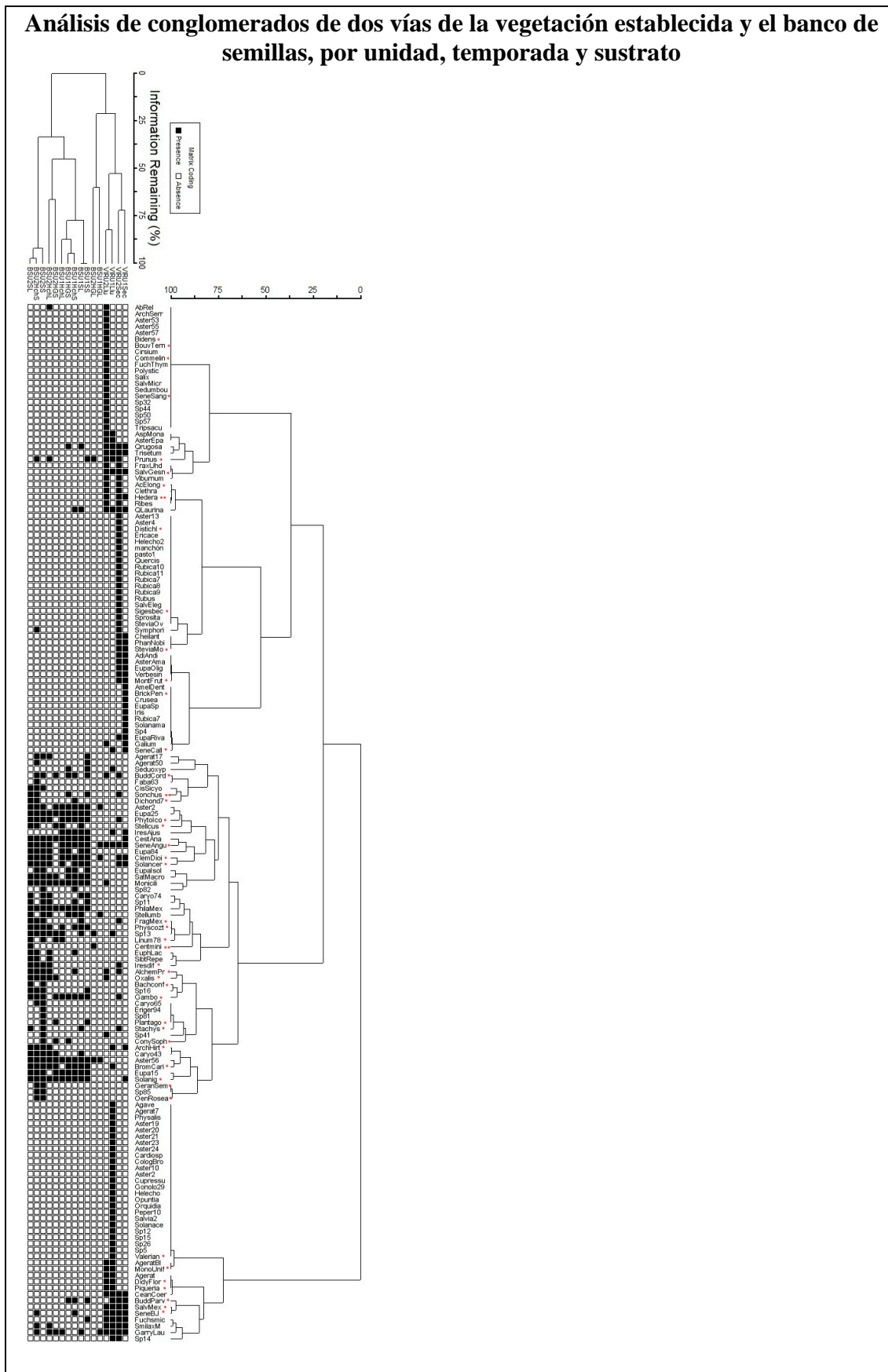


Figura 22: Dendrograma del Análisis de conglomerados de dos vías de las ambas unidades y temporada y las especies de la vegetación establecida y del banco de semillas.

En el análisis de conglomerados de dos vías de la vegetación establecida por unidades con las especies de malezas se observó que a una variación del 75% se separan 3 grupos. El primero y el segundo lo forman la unidad 1 y la unidad 2 en secas respectivamente, el tercero por la unidad 1 y la unidad 2 en lluvias (Figura 23).

La agrupación de las especies formó a cinco grupos a una distancia relativa de 75% como umbral de corte de la información remanente. El primero estuvo formado por 27 especies que solo se registraron en la unidad 2 en lluvias, de las cuales 7 especies fueron malezas, 7 especies características del bosque, 3 determinadas a nivel de familia y 5 no fueron determinadas. El segundo grupo lo conformaron 13 especies de malezas, *Hedera helix*, especie introducida, 9 especies características del bosque, 3 a nivel de género y una sin determinar. De ellas 5 especies de malezas y *Viburnum stenocalyx* solo se encontraron en la unidad 2 y las demás en ambas unidades. El tercer grupo incluyó a 10 especies de malezas, 10 especies características del bosque, 3 especies a nivel de familia y una sin determinar. La mayoría se encontró solo en la temporada de secas, algunas solo en la unidad 2. *Salvia mexicana* y *Roldana barba-johannis* fueron las especies más frecuentes y abundantes de este grupo. El cuarto grupo lo formaron 6 especies de malezas, la especie introducida *Sochus oleraceus*, 8 especies características del bosque, 7 especies a nivel de familia, una a nivel de género y 2 sin determinar. Todas las especies de este grupo pertenecieron solo a la unidad 2 en secas, con excepción de *Cheilanthes* sp., *Phanenerophlebia nobilis* y *Stevia monardifolia* también se encontraron en la unidad 1 en secas. El quinto grupo lo formaron especies que solo se encontraron en la unidad 1 en lluvias. De ellas 2 especies fueron malezas, 8 especies características del bosque, 5 a nivel de género, 5 a nivel de familia y 5 especies sin determinar.

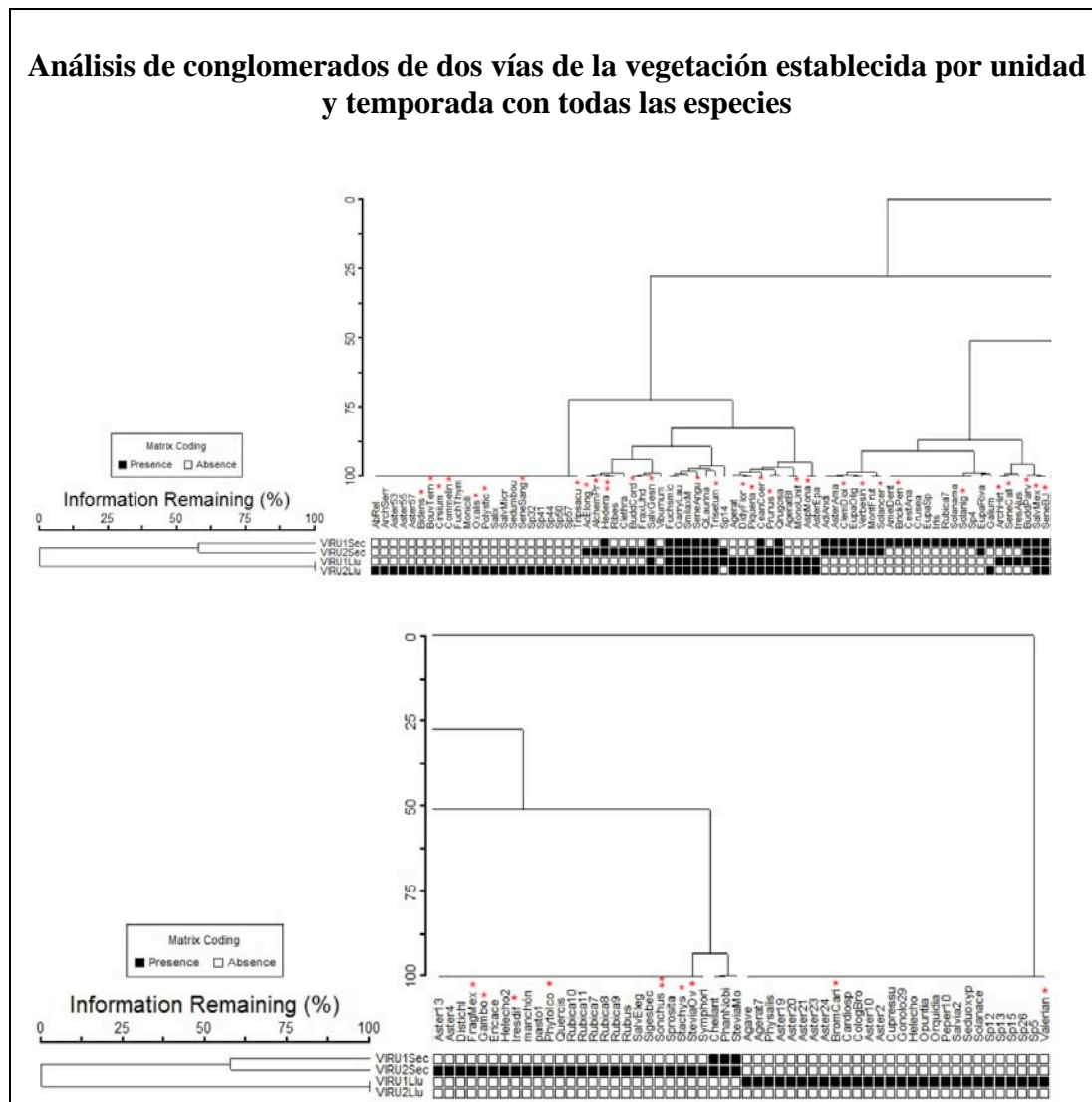


Figura 23: Dendrograma del Análisis de conglomerados de dos vías de las ambas unidades y temporada y las especies de la vegetación establecida.

En el análisis de conglomerados de dos vías del banco de semillas con todas las especies se observó que a una distancia relativa de 75% como umbral de corte de la información remanente se separan 7 grupos. El primero contiene al banco de semillas de la unidad 1 en suelo (secas y lluvias). El segundo grupo estuvo conformado por el suelo en ambas temporadas y la hojarasca chica en secas de la unidad 2. El tercero lo formó la hojarasca chica y la hojarasca grande en secas de la unidad 1. El cuarto la hojarasca chica de ambas unidades en lluvias. La hojarasca

Anexos

grande de la unidad 2 en secas, la hojarasca grande de la unidad 1 en lluvias y la hojarasca grande de la unidades 2 en lluvias formaron a un grupo cada uno.

La agrupación de las especies formó a seis grupos a una distancia relativa de 50% como umbral de corte de la información remanente. El primer grupo lo formaron 2 especies características del bosque, una especie determinada a nivel de género y una maleza. La especie determinada a nivel de género fue la más frecuente de este grupo y la maleza solo se encontró a la unidad 2 (Figura 24).

El segundo grupo lo formaron 7 especies de malezas, 3 especies características del bosque, 3 especies determinadas a nivel de género y 2 a nivel de familia. La morfoespecie Asteracea 56 fue la más frecuente de este grupo, aunque en este grupo todas las especies fueron muy frecuentes en ambas unidades. El tercer grupo lo formaron una especie de maleza, 2 especies características del bosque y una especie a nivel de género. La más frecuente fue la especie de maleza (*Clematis dioica*). El cuarto grupo lo formaron 5 especies de malezas, 4 especies características del bosque, 2 especies a nivel de familia, una a nivel de género y 2 sin determinar. La especie más frecuente de este grupo fue *Philadelphus mexicana*.

El quinto grupo estuvo formado por 2 especies de malezas, dos especies introducidas, 3 especies características del bosque, una especie a nivel de género y una a nivel de familia, que en general fueron poco frecuentes en el banco. La especie más frecuente de este grupo fue *Buddleja cordata*. El sexto grupo lo conformaron 9 especies de malezas, una especie característica del bosque y 5 especies sin determinar. Las más frecuentes fueron *Solanum cervantesii* y *Gamochaeta americana*.

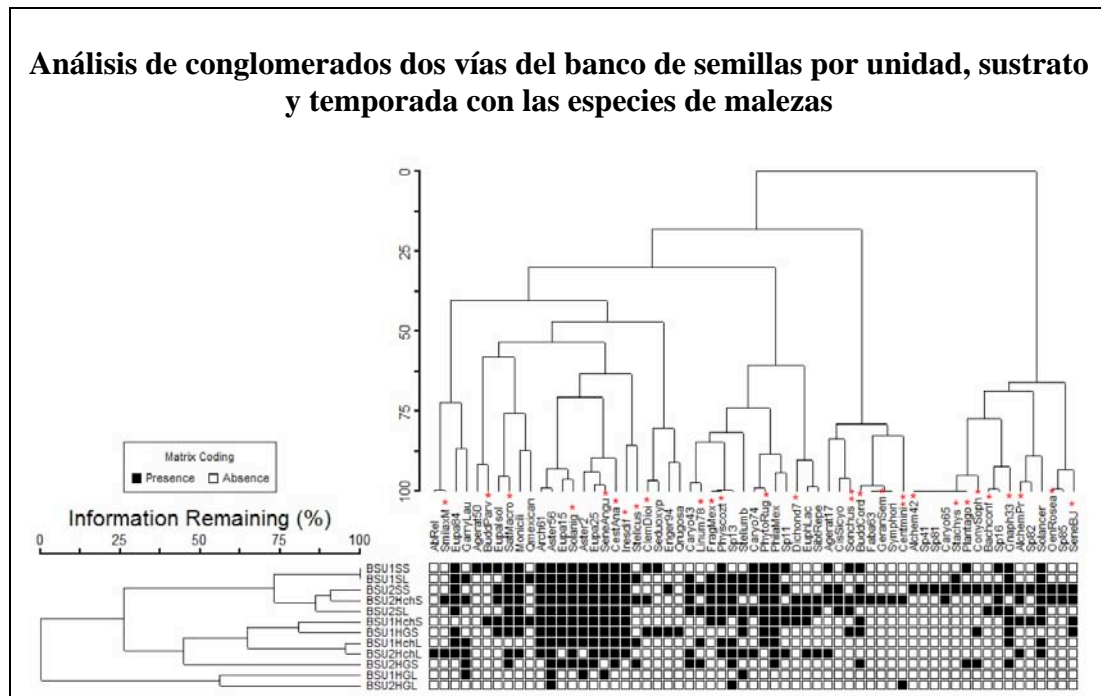


Figura 24: Dendrogramas del análisis de conglomerados de dos vías de los sustratos por unidad y temporada de ambas unidades y las especies del banco de semillas.

En el análisis de conglomerados de dos vías de la vegetación establecida por parcelas con las especies de malezas se observó que a una distancia relativa de 30% como umbral de corte de la información remanente se separan 4 grupos (Figura 25). El primer grupo lo formaron parcelas de la unidad 1 en secas y lluvias y la parcela 14 de la unidad 2 en ambas temporadas.

El segundo grupo fue mixto, con parcelas de ambas unidades y temporadas. Y los dos últimos grupos estuvieron formados por parcelas de la unidad 2. El tercer grupo formado por tres parcelas de la unidad 2 en secas.

La agrupación de las especies formó a cinco grupos a una distancia relativa de 30% como umbral de corte de la información remanente. Se observa que la agrupación no tiene mucho sentido ya que las especies a nivel de parcela fueron poco frecuentes. Solo se reconoce claramente a la especie *Salvia mexicana* como la más frecuente en la unidad 1.

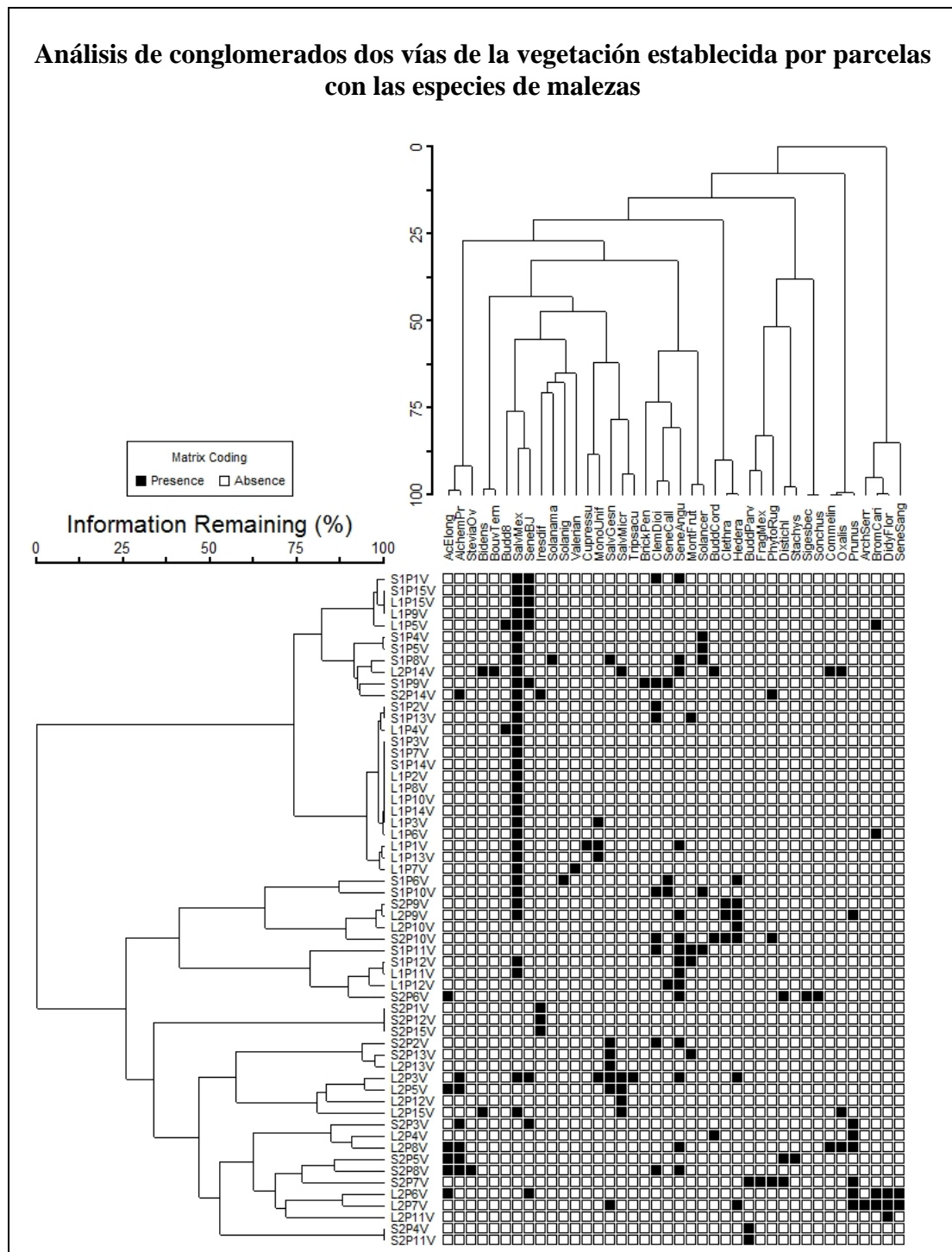


Figura 25: Dendrogramas del análisis de conglomerados de dos vías de las parcelas de ambas unidades y temporadas y las especies de la vegetación establecida.

8.2 Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) de la vegetación a nivel de parcelas

El DCA de las especies de malezas de la vegetación establecida a nivel de parcelas no muestra una agrupación de las parcelas por unidad y temporada. Se observa una heterogeneidad alta en la ordenación de las parcelas con respecto a las especies (Figura 26).

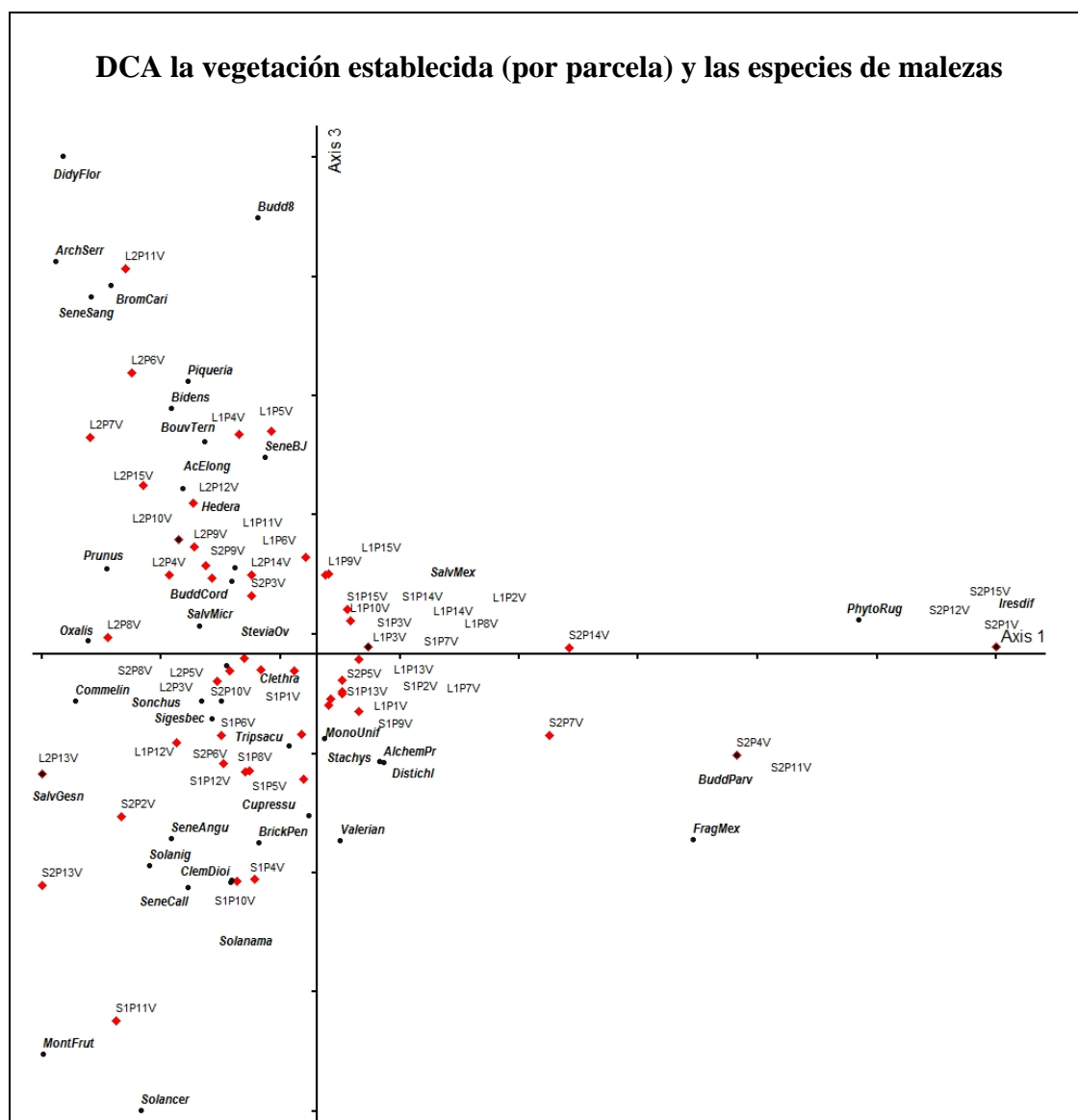


Figura 26: DCA de las abundancias de especies de malezas por parcelas, unidades y temporadas. S1= Secas unidad 1, L1= Lluvias unidad 1, S2= secas unidad 2, L2= Lluvias unidad 2, P= Parcela, V=Vegetación.

8.3 Lista de Especies

Cuadro 11: Lista de las especies y sus respectivas familias registradas en la vegetación establecida y en el banco de semillas de la unidad 1 y la unidad 2 del bosque de *Quercus* (L.) en la cuenca del río Magdalena (orden alfabético por familia), dónde: Veg= Vegetación establecida, BS= Banco de semillas, U1= Unidad 1, U2= Unidad 2, X= presencia de la especie, M= catalogada como maleza, I= catalogada como especie introducida en México.

Familia	Especie	Autor	NombrePC	Veg-U1		Veg-U2		BS-U1 Secas			BS-U1 Lluvias			BS-U2 Secas			BS-U2 Lluvias			M
				Sec	Llu	Sec	Llu	S	Hch	HG	S	Hch	HG	S	Hch	HG	S	Hch	HG	
Adoxaceae	<i>Viburnum stenocalyx</i>	(Oerst.) HemsL.	Viburnum			X	X													
Amaranthaceae	<i>Iresine ajuncana</i>	Suess. y Beyerle	IresAjus	X	X			X	X	X	X	X								
Amaranthaceae	<i>Iresine diffusa</i>	Humb. y Bonpl. ex Willd.	Iresdif			X							X	X			X	X		M
Apocynaceae	<i>Gonolobus uniflorus</i>	Kunth	Gonolo29		X															
Araliaceae	<i>Hedera helix</i>	L.	Hedera	X		X	X													M
Asparagaceae	<i>Agave</i>	Karw. Ex Salm-Dyck	Agave		X															
Aspleniaceae	<i>Asplenium monanthes</i>	L.	AspMona	X		X														
Asteraceae	<i>Ageratina</i>	Spach	Agerat	X		X														
Asteraceae	<i>Ageratina blanca</i>	Spach	AgeratBl	X		X														
Asteraceae	<i>Ageratina M17</i>	Spach	Agerat17					X					X	X					X	
Asteraceae	<i>Ageratina M50</i>	Spach	Agerat50					X						X						
Asteraceae	<i>Ageratina Sp7</i>	Spach	Agerat7		X															
Asteraceae	<i>Archibaccharis hirtella</i>	DC. Heering	ArchHirt	X	X								X	X			X	X		M
Asteraceae	<i>Archibaccharis serratifolia</i>	(Kunth) S.F. Blake	ArchSerr				X													
Asteraceae	<i>Asteraceae amarilla</i>	Bercht. y J. Presl	AsterAma	X		X														
Asteraceae	<i>Asteraceae M2</i>	Bercht. y J. Presl	Aster2					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
Asteraceae	<i>Asteraceae M56</i>	Bercht. y J. Presl	Aster56					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Asteraceae	<i>Asteraceae sp13</i>	Bercht. y J. Presl	Aster13			X														
Asteraceae	<i>Asteraceae Sp16 (Physalis)</i>	Bercht. y J. Presl	Physalis		X															
Asteraceae	<i>Asteraceae Sp19</i>	Bercht. y J. Presl	Aster19		X															
Asteraceae	<i>Asteraceae Sp2</i>	Bercht. y J. Presl	Aster2		X															
Asteraceae	<i>Asteraceae Sp20</i>	Bercht. y J. Presl	Aster20		X															
Asteraceae	<i>Asteraceae Sp21</i>	Bercht. y J. Presl	Aster21		X															
Asteraceae	<i>Asteraceae Sp23</i>	Bercht. y J. Presl	Aster23		X															
Asteraceae	<i>Asteraceae Sp24</i>	Bercht. y J. Presl	Aster24			X														
Asteraceae	<i>Asteraceae sp4</i>	Bercht. y J. Presl	Aster4																X	
Asteraceae	<i>Asteraceae Sp53</i>	Bercht. y J. Presl	Aster53																X	
Asteraceae	<i>Asteraceae Sp55</i>	Bercht. y J. Presl	Aster55																X	
Asteraceae	<i>Asteraceae Sp57</i>	Bercht. y J. Presl	Aster57										X					X		M
Asteraceae	<i>Baccharis conferta</i>	Kunth	Bachconf			X														M
Asteraceae	<i>Bidens sp.</i>	L.	Bidens			X														M
Asteraceae	<i>Brickellia pendula</i>	(Schrad.) A. Gray	BrickPen	X				X	X	X	X			X	X	X	X	X		M
Asteraceae	<i>Cirsium</i>	Mill.	Cirsium	X		X		X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	
Asteraceae	<i>Conyza sophifolia</i>	Kunth	ConySoph						X				X		X					M

Anexos

Familia	Especie	Autor	NombrePC	Veg-U1		Veg-U2			BS-U1 Secas			BS-U1 Lluvias			BS-U2 Secas			BS-U2 Lluvias			
				Sec	Llu	Sec	Llu	S	Hch	HG	S	Hch	HG	S	Hch	HG	S	Hch	HG	S	Hch
Asteraceae	<i>Erigeron M94</i>	L.	Eriger94										X								M
Asteraceae	<i>Eupatorium isolepis</i>	B.L. Rob.	EupaSol					X	X	X			X	X							
Asteraceae	<i>Eupatorium M15</i>	L.	Eupa15					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
Asteraceae	<i>Eupatorium M25</i>	L.	Eupa25					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
Asteraceae	<i>Eupatorium M84</i>	L.	Eupa84					X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
Asteraceae	<i>Eupatorium oligocephalum</i>	DC.	EupaOlig	X		X															
Asteraceae	<i>Eupatorium rivale</i>	Greenm.	EupaRiva	X		X															
Asteraceae	<i>Eupatorium sp.</i>	L.	EupaSp	X																	
Asteraceae	<i>Gamochaeta americana</i>	(Mill.) Wedd.	Gnaph33			X		X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X		M
Asteraceae	<i>Montanoa frutescens</i>	Mairet ex DC.	MontFrut											X	X						M
Asteraceae	<i>Piqueria trinervia</i>	Cav.	Piqueria		X		X														M
Asteraceae	<i>Roldana barbajohannis</i>	(DC.) H.Rob. et Brettell	SeneBJ	X	X	X	X	X		X						X					M
Asteraceae	<i>Senecio angulifolius</i>	DC.	SeneAngu	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	M
Asteraceae	<i>Senecio callosus</i>	Sch.Bip.	SeneCall	X	X																M
Asteraceae	<i>Senecio sangisorbae</i>	DC.	SeneSang				X														M
Asteraceae	<i>Sigesbeckia jorullensis</i>	Kunth	Sigesbeck			X															M
Asteraceae	<i>Sonchus oleraceus</i>	L.	Sonchus		X		X		X					X		X					M
Asteraceae	<i>Stevia monardifolia</i>	Kunth	SteviaMon	X		X															M
Asteraceae	<i>Stevia ovata</i>	Willd.	SteviaOv			X															M
Asteraceae	<i>Verbesina oncophora</i>	B.L. Rob. y Seaton	Verbesin	X		X															
Cactaceae	<i>Opuntia</i>	Mill.	Opuntia		X																
Caprifoliaceae	<i>Valeriana sorbifolia</i>	Kunth	Valerian		X																M
Caprifoliaceae	<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	Kunth	Symphori		X									X							
Caryophyllaceae	<i>Caryophyllaceae M43</i>	Juss	Caryo43					X		X			X			X	X				
Caryophyllaceae	<i>Caryophyllaceae M65</i>	Juss	Caryo65	X	X	X	X														
Caryophyllaceae	<i>Caryophyllaceae M74</i>	Juss	Caryo74													X		X	X	I	
Caryophyllaceae	<i>Stellaria cuspidata</i>	Willd. ex D.F.K. Schtdl.	Stellcus							X	X			X	X	X	X				M
Caryophyllaceae	<i>Stellaria umbellata</i>	Turcz.	Stellumb					X	X	X		X	X		X	X					
Clethraceae	<i>Clethra mexicana</i>	DC.	Clethra				X														M
Commelinaceae	<i>Commelina sp.</i>	L.	Commelina		X																
Convolvulaceae	<i>Dichondra M7</i>	J.R. Forst. y G. Forst.	Dichond7					X						X		X					M
Crassulaceae	<i>Sedum bourgaei</i>	Hemsl.	Sedumbou			X			X	X											
Crassulaceae	<i>Sedum oxypetalum</i>	Kunth	Seduoxyp	X				X	X												
Cupressaceae	<i>Cupressus lusitanica</i>	Mill.	Cupressu		X																M
Dryopteridaceae	<i>Phanerophlebia nobilis</i>	(Schtdl. y Cham.) C. Presl	PhanNobi	X		X															
Dryopteridaceae	<i>Polystichum rachichlaena</i>	Féé	Polystich			X															
Ericaceae	<i>Monotropa uniflora</i>	L.	MonoUnif	X		X															M
Ericaceae	<i>Ericaceae</i>	Juss	Ericace			X															
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia lacera</i>	Boiss.	EuphLac					X						X		X	X				
Fabaceae	<i>Cologania broussonetii</i>	Zucc.	CologBro		X									X							
Fabaceae	<i>Fabaceae M63</i>	Lindl.	Faba63											X							
Fagaceae	<i>Quercus</i>	L.	Quercis			X															
Fagaceae	<i>Quercus laurina</i>	Bonpl.	QLaurina	X	X	X	X	X		X		X									
Fagaceae	<i>Quercus rugosa</i>	Née	Qrugosa	X	X	X	X	X		X	X			X	X						
Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i>	Hartw. ex Benth.	GarryLau	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X				X		
Geraniaceae	<i>Geranium semamil</i>	Peyr.	GeranSem											X	X						M

Anexos

Familia	Especie	Autor	NombrePC	Veg-U1		Veg-U2		BS-U1 Secas			BS-U1 Lluvias			BS-U2 Secas			BS-U2 Lluvias		
				Se	Lu	Se	Lu	S	Hc	H	S	Hc	H	S	Hc	H	S	Hc	H
Grossulariaceae	<i>Ribes ciliatum</i>	Humb. y Bonpl. ex Roem. y Schult.	Ribes		X	X													
Hydrangeaceae	<i>Philadelphus mexicanus</i>	Schldtl.	PhilaMex					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Iridaceae	<i>Iris</i>	L.	Iris	X															
Lamiaceae	<i>Salvia elegans</i>	Vahl	SalvEleg			X													
Lamiaceae	<i>Salvia gesneriflora</i>	Lindl. y Paxton	SalvGesn	X	X	X	X												M
Lamiaceae	<i>Salvia mexicana</i>	L.	SalvMex	X	X	X	X												M
Lamiaceae	<i>Salvia microphylla</i>	Kunth	SalvMier				X												M
Lamiaceae	<i>Salvia Sp2</i>	L.	Salvia2		X														
Lamiaceae	<i>Satureja macrostema</i>	(Moc. y Sessé ex Benth.) Briq.	SatMacro					X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	
Lamiaceae	<i>Stachys coccinea</i>	Ortega	Stachys			X				X			X			X			M
Linaceae	<i>Linum usitatissimum</i>	L.	Linum78			X													
Oleaceae	<i>Fraxinus uhdei</i>	(Wenz.) Lingelsh.	FraxUhd			X	X												
Onagraceae	<i>Fuchsia microphylla</i>	Kunth	Fuchsmic	X	X	X	X	X											
Onagraceae	<i>Fuchsia thymifolia</i>	Kunth	FuchThym				X												
Onagraceae	<i>Oenothera rosea</i>	L'Hér. ex Aiton	OenRosea		X														
Orchidaceae	<i>Laelia speciosa</i>	(Kunth) Schltr.	Orquidia							X		X		X	X				M
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i>	L.	Oxalis				X					X	X	X	X	X			M
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca icosandra</i>	L.	PhytoRug			X		X	X	X	X	X	X	X		X	X		M
Pinaceae	<i>Abies religiosa</i>	Kunth	AbRel				X												X
Piperaceae	<i>Peperomia Sp10</i>	Ruiz y Pav.	Peper10		X														
Plantaginaceae	<i>Plantago major</i>	L.	Plantago					X				X		X					M
Plantaginaceae	<i>Sibthorpia repens</i>	(L.) Kuntze	SibtRepe										X		X	X			
Poaceae	<i>Bromus carinatus</i>	Hook. y Arn.	BromCari			X	X	X	X	X		X	X	X					M
Poaceae	<i>Distichlis spicata</i>	(L.) Greene	Distichl			X													M
Poaceae	<i>pasto 1</i>	Barnhart	pasto1			X													
Poaceae	<i>Tripsacum dactyloides</i>	(L.) L.	Tripsacu				X												M
Poaceae	<i>Trisetum virletii</i>	E. Fourn.	Trisetum	X	X	X	X												
Polygalaceae	<i>Momina ciliolata</i>	Sessé y Moc. ex DC.	Monicili		X		X												M
Primulaceae	<i>Centunculus minimus</i>	L.	Centmini	X		X													
Pteridaceae	<i>Adiantum andicola</i>	Liebm.	AdiAndi	X		X													
Pteridaceae	<i>Cheilanthes</i>	Sw.	Cheilant									X	X		X				
Pteridophyta	<i>Helecho</i>	Schimp.	Helecho		X														
Pteridophyta	<i>Helecho brilloso</i>	Schimp.	Helecho2			X													
Ranunculaceae	<i>Clematis dioica</i>	L.	ClemDioi		X														
Rhamnaceae	<i>Ceanothus caeruleus</i>	Lag.	CeanCoer	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
Rosaceae	<i>Acaena elongata</i>	L.	AcElong			X	X												M
Rosaceae	<i>Alchemilla procumbens</i>	Rose	AlchemPr			X	X	X				X	X		X	X			M
Rosaceae	<i>Amelanchier denticulata</i>	Kunth	AmelDent	X															
Rosaceae	<i>Fragaria mexicana</i>	Schldtl.	FragMex			X				X		X	X		X				M
Rosaceae	<i>Prunus serotina</i>	Ehrh.	Prunus		X	X	X	X					X				X	X	M
Rosaceae	<i>Rubus</i>	L.	Rubus			X													
Rubiaceae	<i>Galium sp.</i>	L.	Galium	X			X												
Rubiaceae	<i>Rubiaceae sp10</i>	Juss.	Rubica10			X													
Rubiaceae	<i>Rubiaceae sp11</i>	Juss.	Rubica11			X													
Rubiaceae	<i>Rubiaceae sp7</i>	Juss.	Rubica7			X													
Rubiaceae	<i>Rubiaceae sp7</i>	Juss.	Rubica7			X													

Anexos

Familia	Especie	Autor	NombrePC	Veg-U1		Veg-U2		BS-U1 Secas			BS-U1 Lluvias			BS-U2 Secas			BS-U2 Lluvias		
				Se	Ll	Se	Ll	S	Hc	H	S	Hc	H	S	Hc	H	S	Hc	H
Rubiaceae	<i>Rubiaceae sp8</i>	Juss.	Rubica8			X													
Rubiaceae	<i>Rubiaceae sp9</i>	Juss.	Rubica9	X															
Rubiaceae	<i>Bouvardia ternifolia</i>	(Cav.) Schldl.	BouvTern	X															M
Rubiaceae	<i>Crusea sp.</i>	Cham. y Schldl.	Crusea	X															
Rubiaceae	<i>Didymaea floribunda</i>	Rzed.	DidyFlor		X		X												M
Salicaceae	<i>Salix paradoxa</i>	Kunth	Salix				X												
Sapindaceae	<i>Cardiospermum halicacabum</i>	L.	Cardiosp										X	X					
Scrophulariaceae	<i>Buddleja cordata</i>	Kunth	BuddCord	X	X	X		X	X	X									M
Scrophulariaceae	<i>Buddleja parviflora</i>	Kunth	BuddParv		X														
Scrophulariaceae	<i>Buddleja Sp8</i>	L.	Budd8							X			X	X	X	X	X	X	
Smilacaceae	<i>Smilax moranensis</i>	M. Martens y Galeotti	SmilaxM	X	X	X	X							X				X	
Solanaceae	<i>Cestrum anagyris</i>	Dunal	CestAna				X												
Solanaceae	<i>Physalis coxomatl</i>	Dunal	Physcozt					X	X		X	X	X	X	X		X	X	M
Solanaceae	<i>Solanaceae apertosa</i>	Juss.	Solanace		X														
Solanaceae	<i>Solanum cervantesii</i>	Lag.	Solancerv	X		X		X	X		X	X	X	X	X		X	X	M
Solanaceae	<i>Solanum flor amarilla</i>	L.	Solanama	X															M
Solanaceae	<i>Solanum nigrescens</i>	M. Martens y Galeotti	Solanig	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	M
Vitaceae	<i>Cissus sicyoides</i>	L.	CisSicyoi			X	X												M
	<i>Epazote (Asteraceae)</i>		AsterEpaz		X		X												
	<i>manchón</i>		manchón				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
	<i>Sp rosita</i>		Sprositita				X												
	<i>Sp11</i>		Sp11					X	X				X				X	X	
	<i>Sp12</i>		Sp12		X														
	<i>Sp13</i>		Sp13		X					X	X	X	X	X	X	X	X	X	
	<i>Sp14</i>		Sp14		X	X													
	<i>Sp15</i>		Sp15		X														
	<i>Sp16</i>		Sp16					X					X	X		X			
	<i>Sp26</i>		Sp26		X														
	<i>Sp32</i>		Sp32				X												
	<i>Sp4</i>		Sp4	X															
	<i>Sp41</i>		Sp41				X						X						
	<i>Sp44</i>		Sp44				X												
	<i>Sp5</i>		Sp5		X														
	<i>Sp50</i>		Sp50				X												
	<i>Sp57</i>		Sp57				X												
	<i>Sp81</i>		Sp81										X						
	<i>Sp82</i>		Sp82					X					X						
	<i>Sp85</i>		Sp85										X	X					