



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**CARACTERIZACIÓN DE LA LLUVIA DE SEMILLAS DURANTE LA SUCESIÓN SECUNDARIA
EN UNA SELVA BAJA CADUCIFOLIA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

GERARDO LUIS CERVANTES JIMÉNEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

COMITÉ TUTOR: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNIVERSIDAD
NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA
CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN, UNIVERSIDAD
AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**CARACTERIZACIÓN DE LA LLUVIA DE SEMILLAS DURANTE LA SUCESIÓN SECUNDARIA
EN UNA SELVA BAJA CADUCIFOLIA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

GERARDO LUIS CERVANTES JIMÉNEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

COMITÉ TUTOR: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNIVERSIDAD
NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA
CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN, UNIVERSIDAD
AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

CIUDAD DE MÉXICO, MÉXICO

FEBRERO, 2018

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

OFICIO FCIE/DEP/003/2018

ASUNTO: Oficio de Jurado

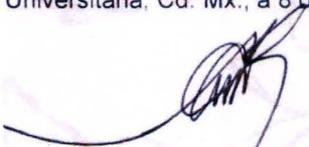
Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **28 de agosto de 2017** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno(a) **CERVANTES JIMÉNEZ GERARDO LUIS** con número de cuenta **99077275** con la tesis titulada "**CARACTERIZACIÓN DE LA LLUVIA DE SEMILLAS DURANTE LA SUCESIÓN SECUNDARIA EN UNA SELVA BAJA CADUCIFOLIA**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS
Vocal: DRA. ELIANE CECCON
Secretario: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
Suplente: DRA. MARIANA YOLOTL ÁLVAREZ AÑORVE
Suplente: DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 8 de enero de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Coordinador del Programa



AGNS/MJFM/ASR/mnm

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por todo el apoyo recibido durante mi formación académica. Asimismo por la beca que me fue otorgada para cursar mis estudios de maestría por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CVU 707500).

Esta tesis fue realizada como parte del proyecto “Efecto de la variación espacial y temporal de la vegetación en la diversidad vegetal de un sistema tropical estacionalmente seco” financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica de la Universidad Nacional Autónoma de México (IN216007-3).

Quiero agradecer por todas las enseñanzas y el apoyo que me ha brindado, durante tanto tiempo, mi tutor principal, el Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, tanto en mi vida académica como en el plano personal.

Asimismo agradezco a los miembros de mi Comité Tutor compuesto por el Dr. Guillermo Ibarra Manríquez y a la Dra. Cristina Martínez Garza por todas las ideas y las discusiones que guiaron y enriquecieron este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mis padres, por todo el amor y la fuerza que siempre me han dado a lo largo de toda mi vida. Y a mi hermano por su ejemplo y su apoyo silencioso en este andar.

A todos mis compañeros del laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal y el de Ecología de Ambientes Limitantes. A Jorge Meave por formarme en muchos aspectos de mi vida, muchas gracias. Al biólogo Marco Antonio Romero Romero por su buena disposición y su ayuda en los problemas técnicos. En especial a Eduardo Pérez, Alberto Gallardo y a Edgar González por todo lo que he aprendido de ustedes y por su agradable compañía.

Quiero agradecer a los miembros de mi jurado, la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders, la Dra. Eliane Ceccon y la Dra. Mariana Yolotl Álvarez Añorve por sus comentarios para mejorar el escrito de este trabajo.

A mis compañeras con quienes descubrí maravillado la selva seca de Nizanda y por su ayuda en el trabajo de campo: Claudia Flores, Abril Heredia, Alejandra Mena y en especial a Lizzette Luna por hacer que la ternura volviera a besar mi frente.

A las personas que me acompañaron, ayudaron y compartieron mi alegría de estar en el campo: Gerardo Reyes, Abimael Reyes, Lito y Brian, a Graciela y Tere Luna.

A Neri Ronquillo, Abril Heredia, Estefanía Lezama y a Dulce Ordoñez por la vida compartida y por su valiosa ayuda durante interminables horas en la separación de las semillas. También quiero agradecer a Yuriana Martínez quien en muchas ocasiones me brindó su ayuda sin siquiera pedírsela. A mi tía Elvia Márquez por su ayuda con la máquina de coser para hacer las trampas de semillas.

A Humberto y Hortensia por el apoyo y sus consejos. Saben ustedes que siempre estaré agradecido.

A mis amigas Tania, Mariana y Jimena, sé que siempre puedo contar con ustedes.

A mi maestro Néstor Castañeda en donde quiera que estés tus enseñanzas siempre irán conmigo.

A mis profesores del posgrado en especial a Judith Márquez por tus enseñanzas, pero sobre todo, por compartirme tu pasión y amor por las plantas.

A los pobladores de Nizanda y en especial a la familia Reyes Manuel.

ÍNDICE

RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Presentación del estudio	1
1.2 Situación del Bosque Tropical Seco	2
1.3 Sucesión secundaria en los bosques tropicales	3
1.3.1 Factores que afectan a la sucesión secundaria	4
1.4 Importancia de la dispersión en la sucesión secundaria	5
1.4.1 Síndromes de dispersión	7
1.5 Lluvia de semillas	8
1.5.1 Importancia y efecto de la lluvia de semillas en la sucesión secundaria	10
1.6 Planteamiento del problema e hipótesis	10
1.7 Objetivos	11
2. ZONA DE ESTUDIO	13
2.1 Localización	13
2.2 Clima	13
2.3 Geomorfología, geología y suelos	14
2.4 Flora	14
3. MATERIAL Y MÉTODOS	16
3.1 Selección de los sitios de estudio	16
3.2 Diseño de las trampas de semillas	16
3.3 Procesamiento de las muestras e identificación de las especies	17
3.4 Análisis de datos	19
3.4.1 Abundancia de la lluvia de semillas	19
3.4.2 Riqueza de la lluvia de semillas	20
3.4.3 Composición de la lluvia de semillas	20
4. RESULTADOS	21
4.1 Descripción de la lluvia de semillas	21

4.2 Relación de los atributos de la lluvia de semillas con la edad sucesional	22
4.2.1 Abundancia	23
4.2.2 Riqueza	23
4.2.3 Composición	24
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	31
5.1 Implicaciones y limitaciones metodológicas en el estudio de la lluvia de semillas	31
5.2 Heterogeneidad espacial y temporal de la lluvia de semillas	33
5.3 Cambios sucesionales de los atributos de la lluvia de semillas	35
5.3.1 Variación sucesional en los síndromes de dispersión de la lluvia de semillas	38
5.4 Potencial de enriquecimiento del componente alóctono en la comunidad secundaria	39
5.5 Papel del componente autóctono para la persistencia de la comunidad	40
5.6 Consideraciones finales	40
LITERATURA CITADA	42
Apéndice 1	49
Apéndice 2	56

RESUMEN

Una de las principales limitaciones para que la vegetación se recupere en el transcurso de la sucesión secundaria es la disponibilidad de propágulos. Los atributos de la vegetación se recuperan conforme avanza la sucesión, pero aún no sabe con precisión cuál es la principal fuente de enriquecimiento de especies de la comunidad sucesional del bosque tropical seco (BTS). En sitios donde el banco de semillas y la capacidad de rebrote de las especies son reducidos, como en los campos agrícolas abandonados, el enriquecimiento de las comunidades vegetales parece depender de la lluvia de semillas de especies que no están presentes en el sitio (componente alóctono). Los cambios estructurales y de composición de la vegetación que ocurren durante la sucesión secundaria pueden influir en ciertos atributos de la lluvia (abundancia, riqueza y composición), haciéndola más atractiva para los animales dispersores o impidiendo el paso de las diásporas anemócoras. El objetivo de este trabajo fue evaluar el potencial de la lluvia de semillas como mecanismo enriquecedor de la comunidad secundaria de un BTS. Para ello, se caracterizaron los atributos de los componentes de lluvia de semillas (alóctono y autóctono) a través de la sucesión secundaria de un BTS. Se colocaron 144 trampas en 12 sitios que conforman una cronosecuencia sucesional (de 0 años hasta bosque maduro). Se modeló el comportamiento de la riqueza y la abundancia de la lluvia de semillas ajustando modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMMs) y modelos aditivos generalizados de efectos mixtos (GAMMs). Para analizar el cambio en la composición se usaron métodos multivariados de ordenación. El total de la lluvia de semillas registrada fue de 32,386 semillas asignadas a 201 morfoespecies. Las cuatro especies más abundantes en la lluvia fueron *Muntingia calabura*, *Poaceae* sp., *Mimosa tenuiflora* y *Aeschynomene compacta*. La abundancia de la lluvia disminuyó conforme avanza la sucesión mientras que la riqueza tuvo un pico en las etapas intermedias. La composición de la lluvia de semillas cambió gradualmente sólo durante las primeras fases de la sucesión, y parcelas vecinas tuvieron una lluvia más parecida entre sí. Aunque la variación en la riqueza fue muy limitada durante la sucesión, la composición puede ser muy distinta. Los síndromes de dispersión cambiaron a lo largo de la sucesión, las diásporas abióticas dominaron las primeras etapas. Los resultados de este estudio permiten concluir que el componente alóctono tiene una presencia constante en la lluvia de semillas durante toda la sucesión pero de baja intensidad, aunque parece haber eventos episódicos de dispersión que pueden tener un gran efecto en el enriquecimiento de la comunidad sucesional.

Palabras clave: dispersión, diásporas, bosque tropical seco.

ABSTRACT

A major limitation for vegetation recovery through secondary succession is propagule availability. Vegetation attributes recover as the succession progresses, but the main source of species enrichment in successional tropical dry forest (TDF) communities is still unknown with certainty. In places with reduced seed banks and resprouting capacity, as is the case in many abandoned agricultural fields, the floristic enrichment of plant communities seems to depend on the seed rain of species that are absent from the site (allochthonous component). The structural and compositional changes that occur during secondary succession can influence some attributes of the seed rain (abundance, richness and composition), making it more attractive to the dispersing animals or obstructing the movement of anemochorous diaspores. The objective of this study was to evaluate the potential of the seed rain as an enriching mechanism of a TDF secondary community. To this end, the attributes of seed rain components (allochthonous and autochthonous) were characterized through the secondary succession. A total of 144 traps were placed in 12 sites that make up a successional chronosequence (ranging from 0 years to mature forest). The behavior of the richness and abundance of the seed rain was modeled by adjusting mixed-effects generalized linear models (GLMMs) and mixed-effects generalized additive models (GAMMs). To analyze the change in species composition, multivariate ordination techniques were used. The total recorded seed rain was 32,386 seeds distributed in 201 morphospecies. The four most abundant species in the rain were *Muntingia calabura*, *Poaceae* sp., *Mimosa tenuiflora* and *Aeschynomene compacta*. Seed rain abundance decreased as succession progressed, while species richness peaked at intermediate stages. Species composition of the seed rain changed gradually only during the first successional stages, and neighboring plots had a more similar rainfall. Although the variation in species richness was very limited during through succession, the species composition can be very different. Dispersal syndromes changed throughout the succession, with abiotic diaspores dominating early successional stages. The results of this study lead to the conclusion that the allochthonous component has a constant presence in the rain of seeds during all the succession but with low intensity, although there seems to be episodic dispersal events that may have a strong effect in the enrichment process of the successional community.

Key words: dispersal, diaspores, tropical dry forest.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del estudio

La sucesión secundaria permite la recuperación de los bosques tropicales secos (BTS) sujetos a disturbio antropogénico de forma natural. Este proceso está limitado por la disponibilidad de propágulos, la cual está determinada por el banco y la lluvia de semillas (Holl, 1999; Wijdeven y Kuzee, 2000). La dispersión de las semillas juega un papel fundamental en la sucesión, ya que es el primer evento que se requiere para que sea posible la colonización en un determinado sitio (Murphy y Lugo, 1986). Entender las variables que controlan este proceso es una de las preguntas centrales en la ecología de los bosques tropicales (Powers *et al.*, 2009).

Durante la sucesión secundaria de los bosques tropicales ocurren cambios en su estructura y composición. A medida que aumenta el tiempo de la sucesión, la estructura de la vegetación secundaria se hace más compleja, la riqueza de la comunidad aumenta y la composición de especies de la vegetación cambia (Powers *et al.*, 2009). Sin embargo, aún no se ha determinado cuál es la principal fuente de enriquecimiento de especies de las comunidades sucesionales del BTS. Para que un determinado sitio se enriquezca de especies vegetales, existen al menos tres fuentes: el rebrote de individuos a partir de tocones, el banco de semillas y la lluvia de semillas de especies que no estaban establecidas en el sitio (Uhl *et al.*, 1998). Aunque muchas especies del BTS tienen una capacidad de rebrote muy alta, en los campos de cultivo que han sido ocupados por más de un ciclo agrícola, la aportación de los rebrotes para la recuperación de la vegetación está muy mermada; lo mismo sucede si el nivel de uso del sitio, debido a las actividades humanas, ha sido muy intenso. Por otra parte, aunque en el BTS hay semillas ortodoxas y muchas semillas de árboles presentan latencia física (Khurana y Singh, 2001), diversos estudios indican que el banco de semillas para esta forma de crecimiento puede estar muy reducido o incluso eliminado y, por lo tanto, no es muy probable que juegue un papel importante en la recuperación del BTS primario (Murphy y Lugo, 1986; Meave *et al.*, 2012). En consecuencia, la recuperación de la vegetación en términos de su riqueza y composición de especies parece estar mediada, en gran parte, por la llegada de propágulos externos (Murphy y Lugo, 1986).

La lluvia de semillas en un determinado sitio indica el potencial que tiene para regenerarse (Chabrierie y Alard, 2005). Conocer los distintos atributos de ésta (*e.g.*, composición y densidad

de semillas) puede ayudar a entender mejor el proceso de enriquecimiento de especies a lo largo de la sucesión secundaria. Por otra parte, los distintos síndromes de dispersión de las semillas presentes en la lluvia de semillas pueden indicar si un vector de dispersión está limitado en una determinada fase sucesional y si esta limitación se relaciona con alguna variable estructural de la vegetación secundaria.

En este estudio se pretende conocer cuál es el papel de la lluvia de semillas en el enriquecimiento de especies a lo largo de la sucesión secundaria de un BTS. Para lograrlo, se caracterizó la lluvia de semillas en una cronosecuencia sucesional de un BTS del sur de México. De esta manera, se espera tener un mejor entendimiento de la dinámica de las comunidades de plantas (Chambers y MacMahon, 1994), lo que en última instancia es necesario para la conservación, el manejo de la biodiversidad y la restauración de zonas degradadas (Khurana y Singh, 2001).

1.2 Situación actual del bosque tropical seco

Desde una perspectiva de sus componentes vegetales, el BTS lo conforman un conjunto de comunidades generalmente en las transiciones entre las sabanas y los bosques húmedos. Los BTS son menos complejos estructural y florísticamente que los bosques húmedos (Murphy y Lugo, 1986), a nivel mundial, cubren la mayor extensión de todos los bosques tropicales, y se establecen en zonas tropicales con condiciones climáticas similares. Al respecto, destaca la estacionalidad muy marcada de las lluvias, además de que la precipitación total anual y su distribución a lo largo del año son muy variables (Murphy y Lugo, 1986; Vieira *et al.*, 2008). Esto último afecta los patrones de producción y germinación de semillas, así como la supervivencia y desarrollo de las plántulas (Khurana y Singh, 2001). Por ejemplo, la época seca es la más adecuada para la dispersión de las semillas de un gran número de especies, pero no para su germinación (Vieira *et al.*, 2008).

En México, el BTS, dominado por árboles deciduos, ha sido reconocido con distintos nombres, tales como selva baja caducifolia o bosque tropical caducifolio. Este tipo de vegetación se distribuye principalmente en la vertiente del Pacífico y en la Península de Yucatán, y se estima que originalmente ocupaba *ca.* 8 % del territorio (Rzedowski, 1981; Miranda y Hernández-X., 2014). A nivel mundial el BTS ha sufrido una de las tasas de deforestación más altas, debido a las presiones de la población humana (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). En consecuencia, el BTS, al

igual que otros bosques tropicales, es un mosaico formado por zonas cerradas de vegetación con relativamente poco disturbio (remanentes de bosque) y bosques secundarios que difieren en sus edades sucesionales, que limitan con zonas abiertas de campos agrícolas y pastizales (Galindo-González *et al.*, 2000; Khurana y Singh, 2001).

En el estudio de los bosques tropicales, los bosques húmedos han recibido más atención que los secos (Murphy y Lugo, 1986; Challenger, 1998; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005), a pesar de que estos últimos cubren una mayor extensión y de que se encuentran entre los ecosistemas más amenazados por la deforestación. Debido a que muchos de los procesos de recuperación difieren entre estas dos comunidades vegetales y a su acelerada transformación (Powers *et al.*, 2009; Rzedowski, 2015), los estudios ecológicos para entender el funcionamiento del BTS y sus procesos y patrones de recuperación subsecuentes, a diferentes niveles de disturbio, son prioritarios (Murphy y Lugo, 1986; Myster, 2004).

1.3 Sucesión secundaria en los bosques tropicales

Los disturbios antropogénicos han reducido y fragmentado considerablemente el área ocupada originalmente por los bosques tropicales (Rzedowski, 1981; Murphy y Lugo, 1986; Uhl *et al.*, 1988; Challenger, 1998; Galindo-González *et al.*, 2000). Sin embargo, es común que ciertas zonas destinadas para la agricultura y la ganadería sean abandonadas después de un determinado tiempo de uso, generalmente cuando los rendimientos disminuyen, dando paso a la recuperación de la vegetación mediante la sucesión secundaria (Uhl *et al.*, 1988; Myster, 2004).

La sucesión secundaria es la secuencia de cambios en la vegetación, tanto en estructura como en composición, que ocurre después de un disturbio, siempre que haya un suelo más o menos desarrollado y un banco de semillas y propágulos vegetativos (Crawley, 1986). La vegetación secundaria, resultado de este proceso, ha sido valorada por las diversas funciones que provee y porque puede reducir el impacto a los bosques primarios (Brown y Lugo, 1990). En México, la superficie que ésta ocupa es considerable y está en constante aumento (Challenger, 1998; Meave *et al.*, 2016). Por lo tanto, un mayor conocimiento sobre los procesos involucrados en la sucesión secundaria puede servir de base para un manejo más apropiado de la vegetación secundaria y para la restauración del BTS (Brown y Lugo, 1990; Ruiz *et al.*, 2005).

Si bien se ha sugerido que el BTS tiene una elevada resiliencia y puede recuperar relativamente rápido su composición y estructura (Ruiz *et al.*, 2005), en realidad esto es incierto.

Para el estudio de la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados se han usado con frecuencia parcelas de bosque en diferentes etapas sucesionales, que en conjunto se conocen como cronosecuencias (*e.g.*, Markesteijn, 2003; Peña-Claros, 2003; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Este método ha permitido cuantificar los cambios en la composición y la estructura de la vegetación que se producen a lo largo de la sucesión secundaria (Peña-Claros, 2003; Ruiz *et al.*, 2005; Powers *et al.*, 2009). En distintos estudios sobre sucesión en campos agrícolas abandonados, el aumento en la riqueza de especies conforme aumenta la edad sucesional, es uno de los patrones observados más consistentes. Comparando con los atributos del BTS maduro, la estructura de la vegetación en las cronosecuencias se recupera rápidamente; a mayor edad sucesional, el área basal, la cobertura total y la altura promedio del dosel aumentan (Collins *et al.*, 2001; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Powers *et al.*, 2009). La densidad de plántulas e individuos jóvenes de árboles disminuye con la edad (Powers *et al.*, 2009). También se observa que la composición y la dominancia de las especies cambia durante la sucesión, ya que hay un recambio gradual con las que son características del bosque maduro conforme aumenta la edad (Armesto *et al.*, 2001; Ruiz *et al.*, 2005; Powers *et al.*, 2009). En las primeras etapas de la sucesión dominan especies herbáceas con ciclos de vida cortos, y conforme aumenta la edad sucesional las especies de árboles y arbustos las van reemplazando. Sin embargo, aunque la diversidad puede recuperarse después de 40 años, no sucede lo mismo con la composición original (Powers *et al.*, 2009). La sucesión en campos agrícolas abandonados presenta ciertas particularidades, una de ellas se relaciona con el tamaño del área provocada por el disturbio, ya que en zonas abiertas extensas la dispersión está severamente limitada, principalmente la que realizan los animales (Willson y Crome, 1989; Dalling *et al.*, 2002; Markesteijn, 2003; Guevara *et al.*, 2004; Myster, 2004; Pakemann y Small, 2005).

1.3.1 Factores que afectan a la sucesión secundaria

La sucesión secundaria depende de muchos factores, tanto abióticos como bióticos, que ocurren en distintas escalas. Algunos son la intensidad de uso del sitio, la edad de su abandono, la disponibilidad de nutrientes y la compactación del suelo, las condiciones climáticas, la distancia a las fuentes semilleras, los mecanismos de dispersión de las especies, la competencia y la depredación de semillas (Uhl *et al.*, 1988; Holl, 1999; Galindo-González *et al.*, 2000; Burgos y Maass; 2004; Powers *et al.*, 2009). La importancia relativa de estos factores varía ampliamente,

siendo la disponibilidad de semillas uno de los más importantes (Murphy y Lugo, 1986; Holl, 1999; Myster, 2004). Además, dependiendo de la escala de análisis, los factores que operan y su importancia pueden ser distintos, por ejemplo: (1) a escala local, la frecuencia del disturbio y su intensidad pueden ser muy importantes (Collins *et al.*, 2001), lo mismo que las interacciones bióticas; (2) a nivel de paisaje, la fragmentación y la dispersión pueden tener un papel más preponderante; (3) a nivel regional, el clima puede ser determinante en la sucesión secundaria (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017).

La disponibilidad de semillas está dada por la lluvia y el banco de semillas. La sucesión secundaria está severamente limitada si las semillas de las especies características de la vegetación primaria no llegan a los sitios sucesionales tempranos y el banco de semillas sólo contiene una pequeña fracción de las especies de la comunidad primaria. Si el banco de semillas de la vegetación primaria ha sido reducido o eliminado, como en los campos agrícolas (Murphy y Lugo, 1986; Meave *et al.*, 2012), la única ruta de regeneración es la dispersión de semillas procedentes de bosques aledaños (Uhl *et al.*, 1988; Otterstrom y Schwartz, 2006). El rebrote de los tocones puede reducir la dependencia de la vegetación para regenerarse mediante semillas; sin embargo, en campos agrícolas que han sido usados intensamente o durante un periodo largo de tiempo, su contribución es limitada y, por consiguiente, la dispersión juega un papel más importante en la regeneración de la vegetación. Por lo tanto, los cambios que ocurren durante la sucesión secundaria en la riqueza y composición podrían deberse, en gran parte, a la lluvia de semillas de fuentes externas, cuya composición y abundancia depende de la capacidad de dispersión de las especies.

1.4 Importancia de la dispersión en la sucesión secundaria

Durante la sucesión secundaria, la dispersión de las semillas desempeña un papel muy importante, ya que determina la colonización potencial del hábitat (Harper, 1977; Silvertown, 1987; Wang y Smith, 2002), la cual representa la primera fase y el primer filtro para dicha colonización. Además, la dispersión puede influir de manera muy importante en los patrones de diversidad y abundancia de los árboles tropicales (Wang y Smith, 2002). La dispersión de las plantas se lleva a cabo mediante diásporas, que pueden ser semillas con o sin estructuras acompañantes (*e.g.*, frutos completos o infrutescencias), que les permiten desplazarse mediante diversos agentes o de manera autónoma. Los eventos de dispersión local o a larga distancia

pueden tener implicaciones muy distintas en la sucesión secundaria y estos últimos, aunque sean raros, pueden tener un efecto importante (Wang y Smith, 2002). Por ejemplo, la dispersión local puede garantizar la permanencia de una cierta especie en un sitio, mientras que un evento de dispersión a larga distancia puede estar relacionado con la colonización y el recambio de las especies a lo largo de la sucesión secundaria. A pesar de que se conoce muy poco acerca del destino final de las semillas, ciertos factores como la fragmentación, que se relaciona con la presencia de animales dispersores y con la distancia a la fuente de semillas, y el tipo de dispersor, afectan a la dispersión de las semillas (Chambers y MacMahon, 1994; Guevara *et al.*, 1998).

Con excepción de especies que presentan diásporas autócoras, la distancia de dispersión y el número de diásporas transportadas dependen del tipo de dispersor, ya sea abiótico o biótico (Chambers y MacMahon, 1994; Nathan *et al.*, 2008). El viento puede acarrear un gran número de semillas y dependiendo de su energía y de la morfología de las diásporas, puede transportarlas a diferentes distancias; los vientos fuertes pueden llevarlas a distancias muy grandes especialmente donde la vegetación es escasa o su estructura no es tan compleja, como en muchos sitios con disturbio, en donde el viento es el agente dominante (Chambers y MacMahon, 1994; Nathan *et al.*, 2008). En la dispersión biótica, los hábitos alimenticios, la forma de forrajeo y la conducta del animal dentro de un área determinan la distancia que pueden viajar las semillas y sus patrones de depositación (Silvertown, 1987; Chambers y MacMahon, 1994). Aunque muchas semillas pequeñas son dispersadas en las heces fecales de vertebrados como murciélagos y aves (Melo *et al.*, 2006), sus patrones de depositación pueden diferir dependiendo del tipo de animal que se trate. Por ejemplo, es común que los murciélagos cambien sus sitios de alimentación y cuando regresan a sus sitios de descanso, defecan durante el vuelo y pueden dispersar semillas a lo largo de su camino (Galindo-González *et al.*, 2000); por el contrario, las aves generalmente defecan cuando perchan. Además, los distintos mecanismos de dispersión pueden interactuar entre sí, modificando los patrones de depositación de semillas (Nathan *et al.*, 2008).

La estructura de la vegetación también puede influir en la dispersión de las semillas y a su vez, este proceso influye en la estructura de la siguiente generación de la vegetación adulta y así sucesivamente (Wang y Smith, 2002; Nathan *et al.*, 2008). El viento puede transportar una diáspora anemócora a una mayor distancia en sitios abiertos, porque entre más compleja sea la estructura de la vegetación y el dosel esté más cerrado, como en el caso de las fases sucesionales tardías, las semillas pueden ser retenidas al enfrentar una mayor cantidad de obstáculos (Nathan

et al., 2008). Para el caso de las semillas dispersadas por animales, la estructura de la vegetación también puede influir en los patrones de depositación de semillas, ya que puede brindar sitios de percha para las aves dispersoras. Algunos mamíferos dispersores generalmente no se mueven en los bordes de la vegetación y menos aún en espacios muy abiertos; así, los sitios con una mayor complejidad estructural pueden resultar más atractivos para esas especies y la dispersión de las semillas mediadas por esos agentes se favorece.

La dificultad de estudiar el proceso de dispersión, porque es inherentemente muy complicado seguir a las semillas de las plantas parentales hasta su destino final, ha limitado su comprensión; sin embargo, su conocimiento es crítico para entender la dinámica de las comunidades de plantas, el manejo y la restauración de ecosistemas degradados y la conservación de especies amenazadas (Chambers y MacMahon, 1994; Wang y Smith, 2002; Nathan *et al.*, 2008).

1.4.1 Síndromes de dispersión

Durante el transporte de las diásporas, las dimensiones físicas y muchas características morfológicas de los frutos y de las semillas facilitan la interacción de la diáspora con su agente dispersor (Chambers y MacMahon, 1994). Para entender los patrones de dispersión de las especies puede ser de gran ayuda considerar sus síndromes de dispersión, que es este conjunto de características de las diásporas que nos sugieren su vector principal de dispersión. En el BTS el viento es el agente dispersor de las diásporas de muchas especies (Bullock, 1995; Piña-Rodriguez y Aoki, 2014), y se ha observado que este tipo de dispersión es un factor importante en el reclutamiento (Otterstrom y Schwartz, 2006). Mientras que, en las selvas húmedas, los murciélagos y las aves frugívoras juegan un papel fundamental en la dispersión y en la recuperación de los atributos de la vegetación (Uhl *et al.*, 1988; Willson y Crome, 1989; Holl, 1999; Galindo-González *et al.*, 2000; Guevara *et al.*, 2004; Melo *et al.*, 2006).

El síndrome de dispersión de las especies afecta a su lluvia de semillas. Por ejemplo, los taxa dispersados por viento muestran una varianza menor en la abundancia de su lluvia de semillas que aquellos dispersados por aves y mamíferos (Dalling *et al.*, 2002). Aunque las semillas tengan adaptaciones para dispersarse por un determinado medio o agente o aunque aparentemente carezcan de ellas, pueden ser dispersadas secundariamente por animales. Muchos animales también pueden tener asociaciones, tanto antagonistas como mutualistas, con las plantas (*e.g.*, granivoría y dispersión), de tal manera que la dispersión mediada por animales tiene diferentes

efectos en el destino de las semillas (Chambers y MacMahon, 1994).

1.5 Lluvia de semillas

La lluvia de semillas está conformada por el total de semillas que se depositan en un sitio determinado durante un cierto periodo de tiempo (Harper, 1977). Entre sus atributos están su riqueza y composición de especies, la intensidad, la densidad y la estacionalidad. En el contexto de la sucesión, los distintos atributos de la lluvia de semillas pueden estar relacionados con el éxito de las especies. Por ejemplo, la densidad de una especie en la lluvia de semillas puede relacionarse con su éxito en la fase de establecimiento, mientras que la composición de la lluvia de semillas indica cuáles especies pueden entrar en la sucesión y su recambio durante las distintas etapas serales. En realidad, hacen falta nuevos estudios que examinen en qué medida el establecimiento de las especies depende de la dispersión de sus propágulos (Meave *et al.*, 2012).

Los atributos de la lluvia de semillas mencionados previamente son afectados por numerosos factores que actúan en distintas escalas. Algunos factores que pueden influir fuertemente en la lluvia de semillas son la composición y la estructura de la vegetación del sitio y del área circundante (Chabrierie y Alard, 2005; Piña-Rodrigues y Aoki, 2014), el grado de disturbio (Myster, 2004), la fragmentación y la creación de bordes (Melo *et al.*, 2006; Piña-Rodrigues y Aoki, 2014), la distancia a los parches de vegetación primaria, los patrones estacionales de fructificación (Willson y Crome, 1989; Markesteijn, 2003), el peso y dispersión de las semillas (Harper, 1977), la presencia y edad de los árboles que están fructificando (Armesto *et al.*, 2001), la presencia de animales dispersores (Silvertown, 1987; Melo *et al.*, 2006), y el sexo y la densidad de las plantas (Nobumasa y Kamitami, 2005). Por ejemplo, el aumento en el grado de disturbio puede reducir la intensidad de la lluvia de semillas (Myster, 2004). La fragmentación, el efecto de borde y la distribución espacial de las áreas abiertas, mediante la reducción en el número de vertebrados que dispersan semillas, especialmente de especies con semillas grandes, afectan la abundancia, la riqueza, el tamaño de las semillas y la forma de dispersión de la lluvia de semillas (Melo *et al.*, 2006; Piña-Rodrigues y Aoki, 2014). En el interior del bosque se registran más especies en su lluvia de semillas que en los bordes (Melo *et al.*, 2006). En el nivel regional, factores climáticos como la velocidad y la dirección del viento afectan de manera importante a la lluvia de semillas (Harper, 1977; Yuguang y Romo, 1997), sobre todo en los BTS, en donde la dispersión mediada por el viento es muy importante. Un determinado atributo

de la lluvia de semillas puede estar más relacionado con un cierto factor; por ejemplo, la densidad puede relacionarse más estrechamente con los cambios de dirección del viento, mientras que la riqueza o la composición de la lluvia se relaciona en mayor medida con la diversidad de la vegetación local (Chabreire y Alard, 2005). Independientemente de la escala, la estacionalidad también tiene un efecto sobre los atributos de la lluvia de semillas (Galindo-González *et al.*, 2000; Khurana y Singh, 2001; Melo *et al.*, 2006; Piña-Rodrigues y Aoki, 2014). Una tendencia común encontrada en el BTS es que el arribo de semillas ocurre principalmente durante la estación seca e inicios de la época húmeda (Piña-Rodrigues y Aoki, 2014), ya que muchas especies de árboles producen sus semillas a finales de la estación seca (Fredericksen *et al.*, 2000). Sin embargo, hay especies en las que se retrasa la época de dispersión como una estrategia que incrementa sus probabilidades de establecimiento (Vieira *et al.*, 2008).

La estructura y la composición de la vegetación están considerados como los factores que afectan más fuertemente a la lluvia de semillas y a los patrones de colonización, particularmente donde la sucesión depende más de la lluvia que del banco de semillas (Wilson y Crome, 1989). La presencia de arbustos puede permitir que las semillas de los árboles queden atrapadas y por lo tanto facilitar su invasión (Aerts *et al.*, 2006). La estructura de la vegetación actúa sinérgicamente con la presencia de animales dispersores, por ejemplo, como ya se mencionó antes, ofreciendo sitios de percha para aves dispersoras. En el contexto sucesional, uno de los patrones más consistentes en la lluvia de semillas es que la riqueza aumenta conforme aumenta la edad sucesional de un determinado sitio (Markesteyn, 2003). Finalmente, Piña-Rodrigues y Aoki (2014) encontraron que la anemocoria domina la lluvia de semillas en fragmentos degradados de un bosque tropical semideciduo.

1.5.1 Importancia y efecto de la lluvia de semillas en la sucesión secundaria

La lluvia de semillas puede determinar, en gran medida, el rumbo de la sucesión. Su componente alóctono, definido como los propágulos que provienen de especies que no están establecidas en los sitios, representa el enriquecimiento potencial de la comunidad. Por el contrario, el componente autóctono de la lluvia de semillas quedaría definido como aquel que no enriquece a la comunidad, independientemente de si esta semilla se produjo fuera o dentro del sitio. Por lo tanto, para evaluar la importancia de la lluvia de semillas en el enriquecimiento a lo largo de la sucesión secundaria es necesario distinguir el componente alóctono del componente autóctono.

El conocimiento de la lluvia de semillas es necesario para predecir el reclutamiento de las plántulas y la composición futura del bosque (Khurana y Singh, 2001). Sin embargo, en ciertas especies, la lluvia de semillas no tiene importancia en la determinación de la densidad de plántulas (Dalling *et al.*, 2002; Dovčiack, *et al.*, 2003; García *et al.*, 2005). Por lo tanto, la dominancia en la lluvia de semillas no necesariamente refleja la capacidad de supervivencia y la dominancia de una especie en el conjunto de plántulas de una comunidad. Debido al alcance limitado de muchos estudios y al desconocimiento de dónde son depositadas las semillas, algunos procesos cruciales como la dispersión secundaria y el establecimiento de las plántulas no han sido analizados a fondo. De hecho, pocos trabajos establecen de manera inequívoca el vínculo entre la dispersión de las semillas y la distribución de las plantas (Wang y Smith, 2002). No obstante, la lluvia de semillas parece predecir bien la composición de las especies pioneras (Dalling *et al.*, 2002).

1.6 Planteamiento del problema e hipótesis

Uno de los patrones más consistentes en la sucesión secundaria de los BTS es el aumento en el número de especies conforme aumenta la edad sucesional de un sitio. Este patrón puede ser el resultado de diversos mecanismos como el banco de semillas, el rebrote y la llegada y colonización de las especies. Dado que en este tipo de bosques los dos primeros mecanismos están muy limitados, se formuló la siguiente pregunta: ¿cuál es la importancia de la lluvia de semillas como un mecanismo enriquecedor de la comunidad? Para responderla, primero es necesario evaluar los atributos de la lluvia de semillas para el componente alóctono, ya que esta acción permitirá inferir el potencial que tiene en el enriquecimiento de especies a lo largo de la sucesión del BTS.

La hipótesis de este estudio es que los atributos del componente alóctono y autóctono de la lluvia de semillas varían en función de la edad sucesional, debido principalmente a los cambios estructurales y de composición que ocurren en la vegetación durante la sucesión secundaria. De esta hipótesis se desprenden las siguientes predicciones:

(1) La abundancia de la lluvia de semillas disminuirá con la edad, debido a que las plantas que se establecen en las primeras etapas sucesionales tienen en general ciclos de vida cortos (Meave *et al.*, 2012) y una producción masiva de semillas, en comparación con aquéllas que se establecen en los estadios más avanzados, que producen menos semillas, ya sea porque son de

mayor tamaño o porque reparten su esfuerzo reproductivo en un lapso mayor de tiempo (*e.g.* años semilleros; Chambers y MacMahon, 1994).

(2) La riqueza total de la lluvia aumente conforme la sucesión avanza, debido al aporte de semillas de las especies establecidas en el sitio, sumado a que la estructura del bosque puede funcionar como atractor de potenciales dispersores y también como barrera física para la retención de diásporas alóctonas.

(3) La proporción de especies del componente alóctono disminuirá conforme la sucesión avanza. Aunque las diásporas lleguen de manera diferencial a los sitios sucesionales y haya un mayor número de especies cuyas semillas se produjeron fuera de los sitios en las etapas tardías de la sucesión, debido a que la riqueza de las especies establecidas aumenta con la edad sucesional, es menos probable que una semilla de la lluvia represente una nueva especie para la comunidad.

(4) La proporción de los síndromes de dispersión de las semillas presentes en la lluvia cambiarán a través de la sucesión; en las primeras etapas dominarán las especies anemócoras y a medida que la edad sucesional sea mayor, el número de diásporas zoócoras en la lluvia aumentará (Powers *et al.*, 2009). Esta predicción se basa en que el primer grupo de especies puede dispersarse más fácilmente en sitios abiertos, como los encontrados en las primeras etapas de la sucesión; en la medida que ésta avance la estructura más compleja del bosque incrementará los sitios de percha para las aves dispersoras y también facilitará el desplazamiento de mamíferos potencialmente dispersores (Guevara *et al.*, 1998), lo que en conjunto contribuirá a un mayor aporte de semillas de especies zoócoras.

(5) La composición de la lluvia de semillas cambiará a lo largo de la sucesión; estos cambios serán el reflejo de que en las primeras etapas dominarán especies no leñosas y anemócoras y habrá un recambio gradual a lo largo de la sucesión hacia especies leñosas.

1.7 Objetivos

Con el fin de evaluar el potencial de la lluvia de semillas como mecanismo de enriquecimiento de la comunidad sucesional se analizará la variación de la lluvia de semillas a través de la sucesión secundaria en una selva baja caducifolia en una región del trópico seco del sur de México. Para este objetivo general se plantearon los siguientes objetivos particulares: (1) cuantificar las semillas aportadas por la lluvia de semillas a lo largo de la sucesión secundaria, (2) evaluar la riqueza de especies de la lluvia a través de la sucesión, (3) describir la composición del

componente alóctono y autóctono de la lluvia de semillas en las distintas etapas sucesionales y (4) comparar la riqueza y la abundancia de los componentes (alóctono y autóctono) de la lluvia de semillas y de los síndromes de dispersión a lo largo de la sucesión secundaria.

2. ZONA DE ESTUDIO

2.1 Localización

Este estudio se llevó a cabo en los alrededores del poblado de Nizanda ($16^{\circ} 39' N$, $95^{\circ} 00' O$), en el municipio de Asunción Ixtaltepec, Distrito de Juchitán, en la porción sur del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México (Fig. 1).

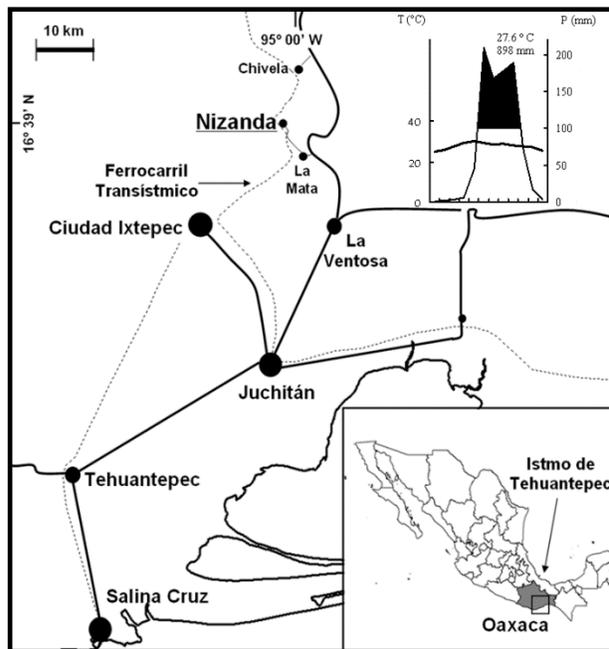


Fig.1 Ubicación y diagrama ombrotérmico de la zona de estudio. Modificado de Pérez-García *et al.* (2010).

2.2 Clima

El clima de esta región es $Aw_0(w)igw''$, es decir, cálido subhúmedo con lluvias en verano, isotermal y marcha de tipo Ganges (García, 2004). La temperatura promedio anual es de $27.6^{\circ} C$ y la precipitación total anual promedio es de 898 mm, marcadamente estacional, concentrándose las lluvias entre mayo y octubre (Kupers, 2013). Un aspecto importante en la determinación del clima regional es la incidencia de fuertes corrientes de viento, sobre todo entre noviembre y febrero (Vidal y Matías, 2007).

2.3 Geomorfología, geología y suelos

La mayor parte de la zona de estudio está dominada por lomeríos bajos con laderas medianamente pronunciadas, que tienen una altitud que va de los 100 a los 300 m s.n.m. Las rocas que predominan en la región son metamórficas, que datan del Mesozoico (Ferrari-Pedraglio *et al.*, 2007), particularmente filita siliciclástica, caliza, anfibolita y mármol (Pérez-Gutiérrez *et al.*, 2009); la primera de éstas es la más abundante en los sitios de muestreo. En cuanto a los suelos, el tipo predominante es el litosol de textura media (López, 2007). Las cimas de las lomas tienen suelos someros, con muchas gravas superficiales, pero en el piedemonte los suelos están más desarrollados (Pérez-García *et al.*, 2001).

2.4 Flora

El listado de especies vegetales para la región de Nizanda incluye 920 especies repartidas en ocho diferentes tipos de vegetación. La selva baja caducifolia es el tipo de vegetación predominante en la región y cuenta con 454 especies (Pérez-García *et al.*, 2010). Este tipo de vegetación es posiblemente el más heterogéneo; presenta una altura promedio de 8 m, una cobertura de más de 300%, su diversidad es alta y muchas especies pueden considerarse como poblacionalmente raras (Pérez-García *et al.*, 2001; Muñoz, 2015). En cuanto a las formas de crecimiento, la selva baja caducifolia muestra una prevalencia de árboles, arbustos y trepadoras (Pérez-García y Meave, 2006). En la selva baja caducifolia predominan las especies de Fabaceae, y aunque no hay una dominancia clara por alguna especie en particular, algunas de las especies arbóreas más abundantes o sobresalientes son (en orden decreciente de importancia): *Thouinia* sp., *Apoplanesia paniculata*, *Lysiloma divaricatum*, *Handroanthus impetiginosus*, *Quedrella incana*, *Jacaratia mexicana*, *Bursera simaruba*, *Malpighia emarginata*, *Pilosocereus collinsii*, *Lonchocarpus torresiorum*, *Krugiodendron ferreum*, *Havardia campylacantha*, *Euphorbia schlehtendalii* y *Bucida macrostachya* (Muñoz, 2015).

La vegetación secundaria alberga un conjunto de especies muy diverso; se presenta típicamente en sitios que han sido perturbados antrópicamente y abarca desde conjuntos de plantas que se encuentran en sitios con uso agropecuario o que se han sido abandonados recientemente, hasta rodales que corresponden a distintos estados sucesionales. La vegetación

secundaria está dominada, muy al inicio de la sucesión, por plantas arvenses pertenecientes a las familias Asteraceae, Acanthaceae, Malvaceae y Poaceae, principalmente. En el conjunto de estas especies es notable la presencia de especies introducidas como *Melinis repens* y *Rottboellia conchinchinensis*. En sitios con una edad sucesional más avanzada, la dominancia de las especies *Mimosa tenuiflora* y *M. acantholoba* var. *eurycarpa* es notable, y conforme avanza la sucesión hay un recambio de especies, ya que, por ejemplo, en sitios sucesionales más avanzados encontramos una mayor abundancia de otras especies, como *Lysiloma divaricatum* (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Pérez-Romero, 2014).

En Nizanda, al igual que en otras regiones de México, el primer paso en el ciclo agrícola es la preparación de la tierra, que se realiza mediante el sistema de tumba y quema (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Meave *et al.*, 2012). Con el paso del tiempo, algunos de estos sitios son abandonados dando paso a la vegetación secundaria, que en la región, en los últimos años, va en constante aumento.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Selección de los sitios de estudio

El estudio de la lluvia de semillas se realizó en una cronosecuencia sucesional de selva baja caducifolia. Esta cronosecuencia incluye 12 parcelas (cada una de *ca.* 900 m²), con distintas edades de abandono (0 a más de 50 años). Las parcelas, excepto la recién abandonada, conforman un conjunto de sitios permanentes de estudio que representan una cronosecuencia sucesional establecida en 2003 (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008) y que han sido monitoreadas anualmente. Por lo tanto, se cuenta con una base de datos sobre las plantas leñosas establecidas en cada una de las parcelas, con excepción de la recién abandonada. Los criterios para el establecimiento de esta cronosecuencia se basaron en la similitud del suelo y en la historia de uso agrícola de las parcelas, procurando que las mismas se encontraran en terrenos planos o con poca pendiente (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Las edades de las 12 parcelas seleccionadas son las siguientes: 0, 6, 8, 10, 12, 13, 19, 21, 33, 39 y 43 años; además, se contó con una parcela de selva madura. Además de haber obtenido las edades de abandono por medio de entrevistas con los propietarios de las parcelas, éstas fueron corroboradas por un análisis dendrocronológico, aprovechando la presencia de anillos anuales de crecimiento en una de las especies dominantes (Brienen *et al.*, 2009).

3.2 Diseño de las trampas de semillas

En cada parcela de estudio se colocaron 12 trampas para capturar la lluvia de semillas. Éstas tenían forma cónica (o embudo) colgante, ya que este tipo de trampas son las más eficientes en cuanto al número de semillas atrapadas, aunque presentan el inconveniente de ser selectivas con respecto a la altura a la que se coloquen (Chabrierie y Alard, 2005; Stevenson y Vargas, 2008). Las trampas estaban hechas de malla fina (organza) para permitir que el agua escurriera rápidamente a través de ellas. Cada trampa tenía un área de captura de 0.441 m² y una profundidad de 50 cm, para evitar que las semillas rebotaran o que se salieran por la acción del viento. La malla estaba sujeta con tela contactel a un aro hecho con tubo para instalaciones eléctricas (para permitir el reemplazo rápido de las mallas); el aro estaba fijado por tubos de metal clavados en el suelo. Para impedir que las semillas atrapadas fueran depredadas por

animales, las trampas se colocaron a una altura del suelo de 20 cm (Fig. 2). Las 12 trampas para semillas estuvieron distribuidas sistemáticamente en cada parcela, a una distancia de 7 m cada una. Para todo el estudio en total se utilizaron 144 trampas; el área total muestreada fue de 63.5 m² (Fig. 2).

La revisión de las trampas y la colecta del contenido se hicieron mensualmente por un lapso de 13 meses en total (de octubre de 2006 a octubre de 2007), con la finalidad de muestrear durante ambas temporadas, la de lluvias y la de secas, ya que se ha reportado que existen variaciones en la época de dispersión entre distintas especies del BTS (Murphy y Lugo 1986; Yu *et al.*, 2008). El contenido de las trampas se depositó en bolsas debidamente etiquetadas para su posterior procesamiento en el laboratorio. En total se obtuvieron 1872 muestras.

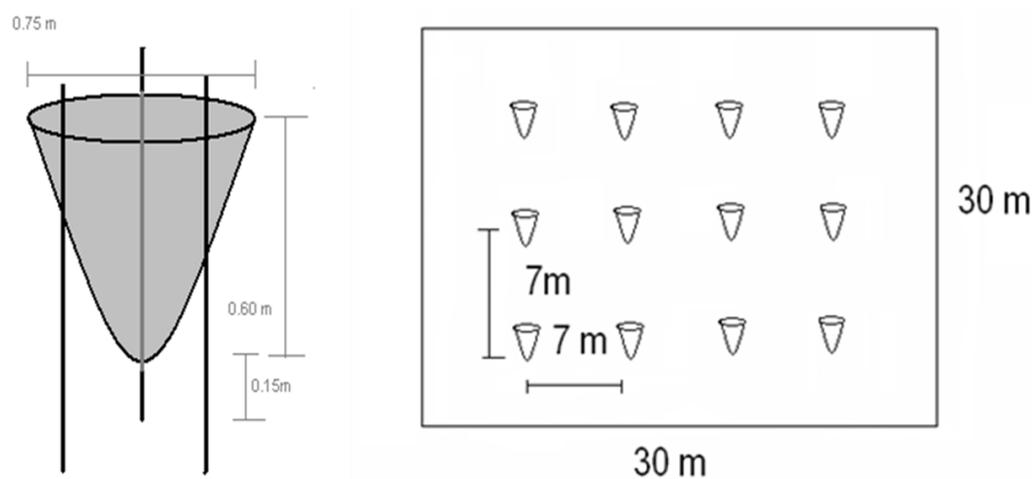


Fig.2 Diseño de las trampas para la colecta de la lluvia de semillas y distribución espacial de las trampas para la captura de la lluvia de semillas, en cada una de las parcelas de la cronosecuencia.

3.3 Procesamiento de las muestras e identificación de las especies

Las muestras se procesaron en el laboratorio. Primero se tamizaron (con un tamiz de 1.2 mm de abertura) para separar los materiales más gruesos, como hojas y pedazos de ramas, de los finos. Si se encontraban frutos o semillas, se separaban manualmente. Para la observación y separación de los materiales finos se utilizó un microscopio estereoscópico. Debido a que muchas de las semillas dispersadas por animales se encuentran incorporadas en las heces fecales, las heces que

se encontraban en las muestras se separaron y después se analizaron, disgregando el material seco o remojándolo, para buscar semillas. Se registraron todas las diásporas encontradas en las heces, y esta información se usó al momento de asignar las diásporas a un síndrome de dispersión. Las semillas se agruparon en morfoespecies y posteriormente se identificaron hasta nivel de especie y cuando esto no fue posible, se determinó hasta el nivel taxonómico más cercano o bien permaneció su manejo como morfoespecie. La identificación se hizo mediante comparaciones con catálogos de semillas, principalmente con el catálogo de diásporas de la región de estudio de Cervantes-Jiménez (2015); empleando un microscopio estereoscópico para facilitar la comparación. En el proceso de identificación también se valió de la colección de semillas resguardada en el Laboratorio de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias (UNAM), de semillas de ejemplares del herbario MEXU y de la ayuda de taxónomos de la misma institución. Algunas semillas de ciertas morfoespecies no identificadas se colocaron en cajas para germinarlas y las plantas se dejaron crecer hasta que la identificación fuera posible. Las semillas fueron depositadas en bolsas de celofán, debidamente etiquetadas con los datos de colecta, y resguardadas en el mismo laboratorio. La nomenclatura de las especies se basó en Pérez-García *et al.* (2010), pero con los cambios nomenclaturales propuestos en la compilación de García-Mendoza y Meave (2011).

Para cada morfoespecie registrada en la lluvia de semillas se asoció la forma de crecimiento de la especie en su etapa adulta, aunque esto sólo fue posible cuando la determinación taxonómica lo permitía. Por ejemplo, las morfoespecies determinadas hasta especie fueron asignadas a una forma de crecimiento, mientras que a las determinadas hasta género o familia se asignó una forma de crecimiento particular cuando todo el género o los miembros de la familia reportados en Nizanda compartían la misma forma de crecimiento. También, se asoció a cada morfoespecie su principal síndrome de dispersión con base en su morfología. Estos se agruparon en bióticos, abióticos, barocoria (diásporas que no presentan rasgos morfológicos para ser dispersadas por un vector en particular) y autocoria (diásporas que son expulsadas por mecanismos de la planta madre). Las diásporas con síndrome de dispersión biótico, en algunos casos, se clasificaron como endozoócoras, o incluso dependiendo del tipo de animal dispersor, en ornitócoras, mamalócoras y mirmecócoras. Además, cada morfoespecie fue asignada como parte del componente alóctono o autóctono de la lluvia de semillas en cada una de las 12 parcelas, para lo cual se utilizó la base de datos de las especies establecidas en las parcelas de estudio. Si una

especie se encontraba establecida en un sitio (independientemente de si había o no individuos reproductivos), todas las semillas de esa especie eran consideradas autóctonas, mientras que si no se encontraba establecida se consideraban alóctonas. Únicamente en los casos en los que cierta especie estaba presente en una parcela solamente como individuos muy pequeños, las semillas de dicha especies fueron consideradas como alóctonas, debido a que era improbable que hubieran sido producidas en el sitio.

3.4 Análisis de datos

Para evaluar los cambios en los atributos (abundancia, riqueza y composición) de la lluvia de semillas a lo largo de la sucesión secundaria se utilizaron los datos de las 1,872 muestras, correspondientes a las 12 trampas ubicadas en 12 parcelas durante 13 meses de colecta. Para analizar los cambios en la abundancia y la riqueza se usaron los datos de toda la comunidad y se estratificaron en subconjuntos de datos por tipo de tallo, forma de crecimiento, componente y síndrome de dispersión. Las semillas de los árboles se clasificaron en especies de la sucesión secundaria y en típicas del BTS maduro.

3.4.1 Abundancia de la lluvia de semillas

La abundancia de la lluvia de semillas se evaluó como el número de semillas que cayeron por trampa por mes y por edad sucesional. Se ajustaron modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMMs) para modelar el efecto de la edad sucesional, el mes y su interacción, sobre la abundancia de la lluvia de semillas, considerando a la trampa como un efecto aleatorio. Se probaron distintas distribuciones de error (Poisson y binomial negativa, y cada una de ellas con las versiones infladas en ceros) para averiguar con cuál los modelos tenían un mejor ajuste, comparando los valores del criterio de información de Akaike (AIC). Los modelos se hicieron usando el paquete “glmmADMB” (Fournier *et al.*, 2012) de R (R Core Team, 2016). Se calculó la densidad de semillas (semillas m^{-2}) por edad sucesional sumando el número de semillas de las 12 trampas y después se extrapoló a las dimensiones de la parcela. También se ajustaron modelos aditivos generalizados de efectos mixtos (GAMMs) para toda la comunidad y para cada subconjunto de datos, con el fin de modelar el efecto de la edad sucesional sobre la abundancia de la lluvia de semillas; en este caso, se consideró a la trampa como efecto aleatorio, y se usó el paquete “mgcv” (Wood, 2004) en R. Los GAMMs son un tipo de regresión en donde los datos

son divididos en segmentos dentro de los cuales se ajustan funciones polinomiales. El parámetro k en estos modelos determina el número de nodos, que es donde se unen dos segmentos; en estos modelos se puede restringir el valor de k , lo que restringirá el número de nodos. Para los modelos se eligieron valores de k menores de cinco y, de hecho, en la mayoría de los casos, el valor de k fue de tres.

3.4.2 Riqueza de la lluvia de semillas

Se registró la riqueza de la lluvia de semillas como el número de especies presentes por trampa, por mes y por parcela (edad sucesional). Al igual que con la abundancia, para evaluar si la riqueza varía en función de la edad sucesional se ajustaron GLMMs con distintas distribuciones de error y se consideró el efecto del mes, la edad sucesional y su interacción, y como efecto aleatorio la trampa, usando el paquete “*glmmADMB*” (Fournier *et al.*, 2012) de R. Para la elección del mejor modelo se usaron los valores de AIC. También se estratificaron los datos por formas de crecimiento, síndromes de dispersión, por componente (alóctono y autóctono), tipo de tallo (leñoso y no leñoso) y estadio sucesional de las especies arbóreas para los GAMMs considerando a la trampa como efecto aleatorio. Estos modelos se hicieron utilizando el paquete “*mgcv*” (Wood, 2004), en R. Al igual que en el caso de la abundancia el valor del parámetro k fue menor a cinco.

3.4.3 Composición de la lluvia de semillas

Para evaluar el cambio en la composición de especies de la lluvia de semillas a lo largo de la sucesión secundaria se utilizaron métodos multivariados de ordenación. Las ordenaciones de las parcelas con distinta edad de abandono se hicieron tanto con datos binarios (presencia-ausencia) como con datos cuantitativos (abundancia) de la composición de especies. Se utilizó el método de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Para los datos binarios como medida de distancia se usó 1-índice de similitud de Jaccard, mientras que para datos cuantitativos se utilizó 1-índice de similitud de Jaccard ajustado para datos cuantitativos. Este último índice reduce la subestimación, especialmente cuando hay muchas especies raras o cuando las muestras son pocas (Chao *et al.*, 2005; 2006). Para ambos conjuntos de datos se usó como primera ordenación el análisis de coordenadas principales (PCoA). Este método de ordenación se hizo utilizando el paquete “*vegan*” (Oksanen *et al.*, 2017) en R (R Core Team, 2016).

4. RESULTADOS

4.1 Descripción de la lluvia de semillas

Se procesaron en total 1,872 muestras de la lluvia de semillas colectadas a lo largo de los 13 meses, obteniendo 32,386 semillas en total, las cuales se separaron en 201 morfoespecies. Se determinaron 86 morfoespecies (21,963 semillas) hasta nivel de especie, que representaron el 67.8 % del total de las semillas de la lluvia, 29 morfoespecies a nivel de género (1,855 semillas, 5.7 %), 51 a familia (8,156 semillas, 25.2 %), y las restantes 35 morfoespecies no se pudieron asignar a algún taxón en particular y representaron el 1.3 % del total (412 semillas). Los taxa reconocidos se distribuyeron en 44 familias botánicas. Fabaceae fue la de mayor número de morfoespecies registradas en la lluvia de semillas con 36, seguida de Asteraceae (17), Poaceae y Malvaceae (ambas con 14), Euphorbiaceae (12) y Amaranthaceae (8). En cuanto al número de semillas, primeramente está Poaceae (7,244 semillas), seguida de Fabaceae, Salicaceae, Sapindaceae con 6,734, 3,192 y 2,369 semillas, respectivamente. Las siete morfoespecies más abundantes de la lluvia de semillas fueron *Muntingia calabura* (3,192), Poaceae sp. (3,136) *Mimosa tenuiflora* (2,864), *Aeschynomene compacta* (2,448), *Serjania triquetra* (2,180), *Setaria grisebachii* (1,953) y Melastomataceae sp. (1,237), que en conjunto representaron un poco más de la mitad del total de semillas registradas en la lluvia de semillas (52.5 %). De las 86 especies identificadas 39 fueron árboles, 21 arbustos, 16 hierbas, siete gramínoideas y tres trepadoras. De éstas, 77 son del bosque tropical seco y 22 de la vegetación secundaria (Pérez-García *et al.*, 2010).

Considerando a todas las morfoespecies cuyo nivel de identificación permitió asignar una forma de crecimiento en particular, se observó que los árboles fueron la forma de crecimiento con un mayor número de semillas registradas (9,214, 28.5 % del total), seguida de las gramínoideas (7,279, 22.5 %), arbustos (5,089, 15.7 %), hierbas (2,833, 8.7 %) y las lianas (2,353, 7.3 %). Las trepadoras estuvieron escasamente representadas (538 semillas, 1.7 %). Del total de semillas, 5,080 no pudieron asignarse a alguna forma de crecimiento en particular (15.7 %). Las especies leñosas, en conjunto, sumaron 16,656 semillas (51.4 %), mientras que las no leñosas estuvieron representadas por un número menor (10,650, 32.9 %). Por otra parte, las semillas de árboles característicos del BTS maduro sumaron 6,181 en total (19.1 %), mientras que las de especies

que se encuentran exclusivamente durante la sucesión secundaria sumaron 3,074 (9.5 %), que pertenecieron a cinco especies (*Mimosa tenuiflora*, *M. eurycarpa*, *Acacia cochliacantha*, *Senna atomaria* y *A. farnesiana*).

En cuanto a los componentes, el autóctono estuvo representado por 10,840 semillas (33.5 %), mientras que el alóctono por 12,969 semillas (40.0 %) y 8,577 (26.5 %) no pudieron ser asignadas a éstos. Con respecto a los síndromes de dispersión, las diásporas con dispersión biótica tuvieron el mayor número de semillas (11,960, 36.9 %); la enorme mayoría de las cuales correspondió a las diásporas endozoócoras (10,916, 33.7 % del total). De manera similar, las diásporas con un vector de dispersión abiótico estuvieron bien representadas, ya que las anemócoras sumaron 11,934 semillas (36.7 %). Las diásporas clasificadas como barócoras sumaron 7,165 (22.1 %), mientras que las autócoras estuvieron representadas con 1,296 (4.0 %).

Los atributos de la lluvia de semillas variaron a lo largo del año. La mayor riqueza de especies se encontró en enero, mientras que la mayor abundancia se registró en noviembre. Ambos picos coinciden con la época de secas; por el contrario, en julio, mes que corresponde a la mitad de la época de lluvias, se encontraron los valores más bajos, tanto de abundancia como de riqueza (Fig. 3).

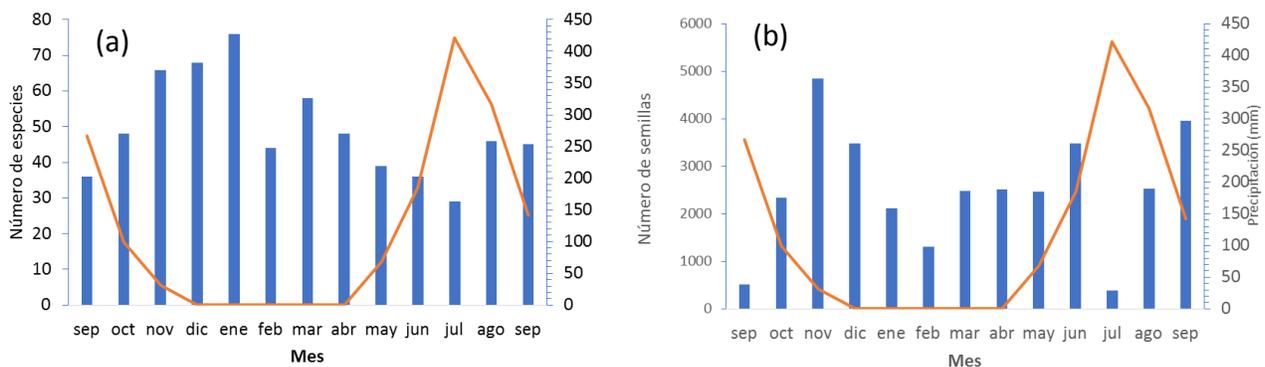


Fig. 3 Variación de la riqueza y la abundancia de la lluvia de semillas a lo largo de un año en un bosque secundario derivado del BTS en Nizanda, Oaxaca. (a) Número total de especies; (b) número total de diásporas.

4.2 Relación de los atributos de la lluvia de semillas con la edad sucesional

4.2.1 Abundancia

La selección de los GLMMs ajustados para modelar el efecto de la edad sucesional sobre la abundancia de la lluvia de semillas mostró que el mejor modelo incluye tanto la edad sucesional

como el mes y su interacción con la edad; además, la trampa tuvo un gran efecto en la abundancia de la lluvia de semillas (Cuadro 1). De los modelos que se plantearon, los que tenían una distribución del error binomial negativa y Poisson no convergieron, y eso sólo sucedió con los modelos con estas distribuciones infladas en ceros. Para el caso de la abundancia de la lluvia de semillas, el mejor modelo fue el que tenía una distribución binomial negativa inflada en ceros, con un AIC de 11,913.86 (Cuadro 1). Este modelo muestra que la abundancia de la lluvia de semillas disminuye conforme aumenta la edad sucesional. Sin embargo, esta relación sólo fue significativa en los meses de agosto, julio y octubre.

Cuadro 1. Selección de GLMMs para la abundancia y la riqueza de la lluvia de semillas en función de la edad sucesional. La edad sucesional y el mes de colecta se definieron como efectos fijos y la trampa se definió como efecto aleatorio. Los mejores modelos se muestran en negritas.

	Distribución del error (infladas en ceros)	AIC
<i>Abundancia</i>		
abundancia= f (edad + mes + (edad*mes) + trampa)	Binomial negativa	11913.86
abundancia= f (edad + trampa)	Binomial negativa	12198.30
abundancia= f (mes + trampa)	Binomial negativa	No converge
abundancia= f (edad*mes + trampa)	Binomial negativa	No converge
abundancia= f (edad + mes + (edad*mes)+trampa)	Poisson	No converge
abundancia= f (edad + trampa)	Poisson	19872.00
abundancia= f (mes + trampa)	Poisson	No converge
abundancia= f (edad*mes + trampa)	Poisson	No converge
<i>Riqueza</i>		
riqueza= f (edad + mes + (edad*mes) + trampa)	Binomial negativa	5936.16
riqueza= f (edad + trampa)	Binomial negativa	6404.42
riqueza= f (mes + trampa)	Binomial negativa	5938.02
riqueza= f (edad*mes + trampa)	Binomial negativa	6140.18
riqueza= f (edad + mes + (edad*mes) + trampa)	Poisson	5934.04
riqueza= f (edad + trampa)	Poisson	6449.76
riqueza= f (mes + trampa)	Poisson	5936.00
riqueza= f (edad*mes + trampa)	Poisson	6153.80

Los GAMMs ajustados muestran que la abundancia de la lluvia de semillas por trampa por mes disminuye con la edad sucesional (Fig. 4A). Las semillas de plantas leñosas presentaron su

pico abundancia en las etapas intermedias de la sucesión, mientras que la lluvia de semillas de las plantas no leñosas disminuyó conforme la edad sucesional avanza (Fig. 4B). Entre las distintas formas de crecimiento, la lluvia de semillas de los árboles fue más abundante en las edades intermedias, al igual que la de los arbustos; sin embargo, decayó más rápido en las edades avanzadas. Por el contrario, la lluvia de semillas de hierbas, gramínoideas y trepadoras disminuyó monótonicamente conforme aumentó la edad de la parcela (Fig.4C). Los GAMMs no encontraron una solución convergente para las lianas. La abundancia de las especies de árboles del BTS maduro en la lluvia de semillas en la parcela recién abandonada fue nula (0), aumentó en las edades intermedias de la sucesión, y disminuyó gradualmente con la edad (Fig. 4D). El componente alóctono disminuyó con la edad sucesional, a diferencia del componente autóctono, que mostró un pico en las edades intermedias (Fig. 4E). La abundancia de la lluvia de semillas de las diásporas anemócoras aumentó ligeramente hasta los 30 años de la sucesión y después disminuyó abruptamente en las edades más avanzadas. Con respecto a la dispersión biótica, la lluvia de semillas aumentó con la edad sucesional y esta tendencia, se mantuvo aún si se considera solamente a las diásporas endozoócoras, las cuales alcanzan, al final de la sucesión, un valor similar al de las anemócoras. Por el contrario, este atributo para las especies barócoras disminuyó rápidamente en la medida que avanza la sucesión y se mantuvo constante y bajo después de 20 años. La abundancia de la lluvia de semillas de las especies que se dispersan mediante mecanismos propios de la planta madre es menor y muestra sólo un ligero incremento con la edad sucesional (Fig 4F).

4.2.2 Riqueza

Entre los GLMMs ajustados para la riqueza de la lluvia de semillas, dos modelos estuvieron igualmente apoyados por los datos ($\Delta AIC < 2$); uno considera a la riqueza como función de la edad sucesional y el mes, así como de la interacción del mes con la edad, mientras que el otro contempla que la riqueza solamente está en función del mes de colecta (Cuadro 1). En ambos modelos el efecto aleatorio (trampa) determinó en gran medida la riqueza de la lluvia de semillas. Estos dos modelos, igualmente apoyados por los datos, tienen una distribución del error Poisson inflada en ceros. Debido al comportamiento de la riqueza de la lluvia de semillas a lo largo de la sucesión, se exploraron otros modelos que no suponen una respuesta lineal como los GAMMs.

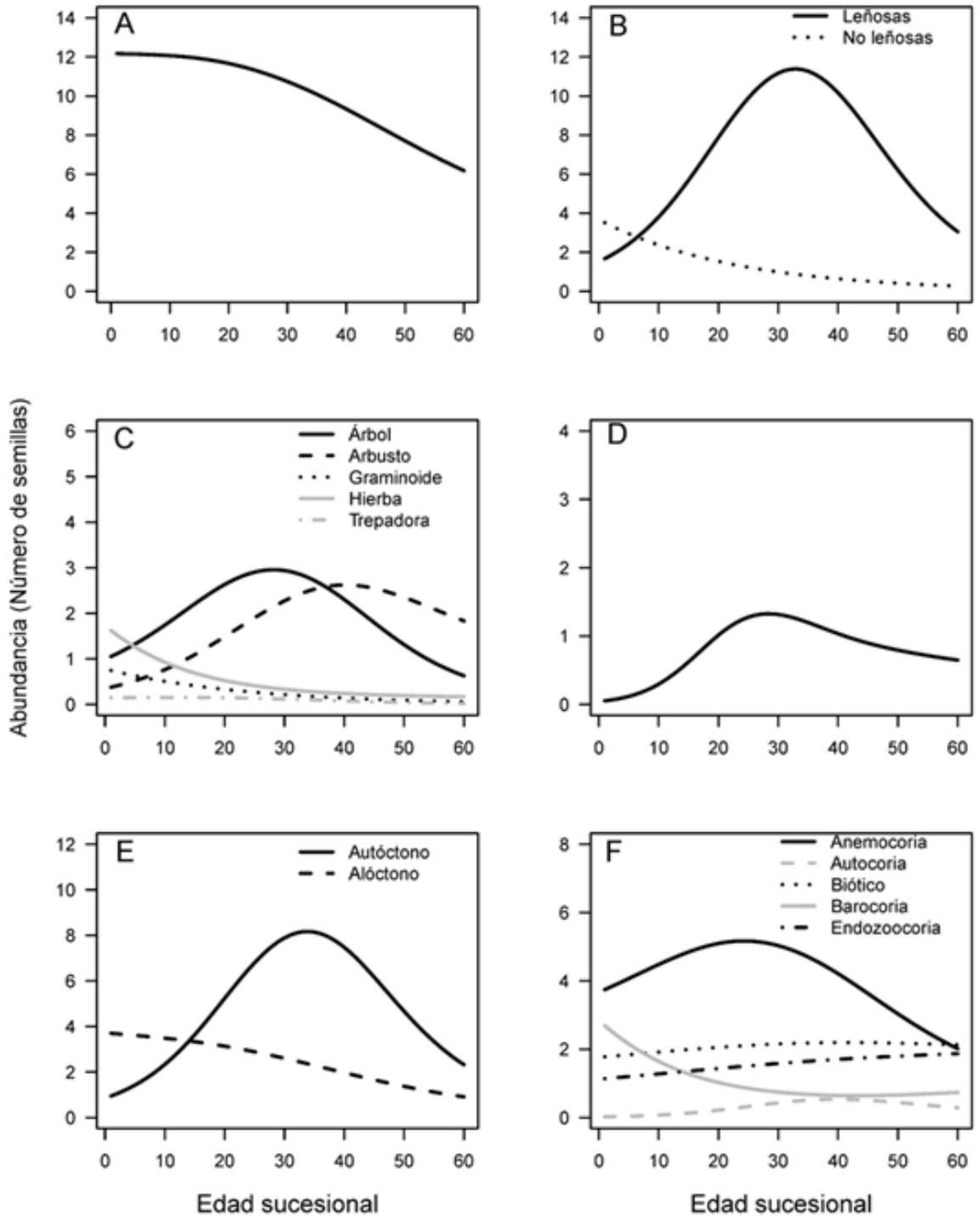


Fig. 4 GAMMs de la abundancia de la lluvia de semillas en función de la edad sucesional, considerando la trampa como efecto aleatorio y usando una distribución binomial negativa. A, toda la comunidad; B, por tipo de tallo; C, entre distintas formas de crecimiento; D, árboles del bosque maduro; E, por tipo de componente; F, entre distintos síndromes de dispersión.

Los GAMMs que se ajustaron, y que remueven el efecto de la trampa, muestran que la riqueza de la lluvia de semillas tuvo un pico en las etapas intermedias de la sucesión (Fig. 5A). Todos los GAMMs ajustados muestran valores muy bajos de la riqueza de especies por trampa por mes. La riqueza de la lluvia de semillas de las plantas leñosas mostró un pico después de 30 años de sucesión y después disminuyó, mientras que para las no leñosas el máximo acontece en las parcelas sucesionalmente recientes para luego decrecer progresivamente (Fig. 5B). La riqueza de los árboles y de los arbustos aumentó con la edad sucesional, sin embargo, los árboles tuvieron un ligero decremento en las parcelas con edades más avanzadas. La riqueza de las hierbas disminuyó monotónicamente conforme avanza la sucesión, mientras que las trepadoras y gramínoideas prácticamente no mostraron ningún cambio al respecto. Las lianas tuvieron un incremento en la riqueza después de 30 años de sucesión, que posteriormente disminuye progresivamente (Fig. 5C). Al analizar por separado la lluvia de semillas de los árboles, se observó que la riqueza de los árboles típicos del bosque maduro aumenta con la edad de la parcela, mientras que la de los árboles sucesionalmente tempranos muestra la tendencia contraria (Fig. 5D). La riqueza de los distintos componentes de la lluvia respondió de forma diferente con la edad sucesional: el componente autóctono mostró un pico después de 35 años, mientras que el del alóctono se encontró cerca de los 20 años; ambos grupos decayeron conforme avanza la sucesión (Fig. 5E). En el caso de los distintos síndromes de dispersión, la riqueza de las anemócoras tuvo su máximo en las etapas intermedias de la sucesión, mientras que la de las barócoras disminuyó con la edad y con las autócoras sucedió lo contrario. La riqueza de diásporas con dispersión biótica tuvo su pico después de 30 años y decreció mínimamente con la edad; esta misma tendencia se observó al modelar solamente las diásporas endozoócoras (Fig. 5F).

4.2.3 Composición

Los análisis de ordenación con el método NMDS son sensibles al tipo de datos incluidos. Al evaluar la composición de las parcelas sucesionales con datos de presencia-ausencia, se observó que el primer eje de la ordenación estuvo relacionado con la edad de las parcelas (al menos para las más jóvenes), mientras que el segundo eje se relacionó más bien con su distancia geográfica (Fig. 6). Sin embargo, cuando se realizó este análisis con la abundancia de las especies, esta última relación fue menos evidente. El estrés para la ordenación con datos de presencia-ausencia

fue de 0.128, mientras que con datos de abundancia resultó de 0.145; valores que indican que estas ordenaciones son una buena representación de qué tan parecidas son las parcelas de acuerdo a su composición de su lluvia de semillas.

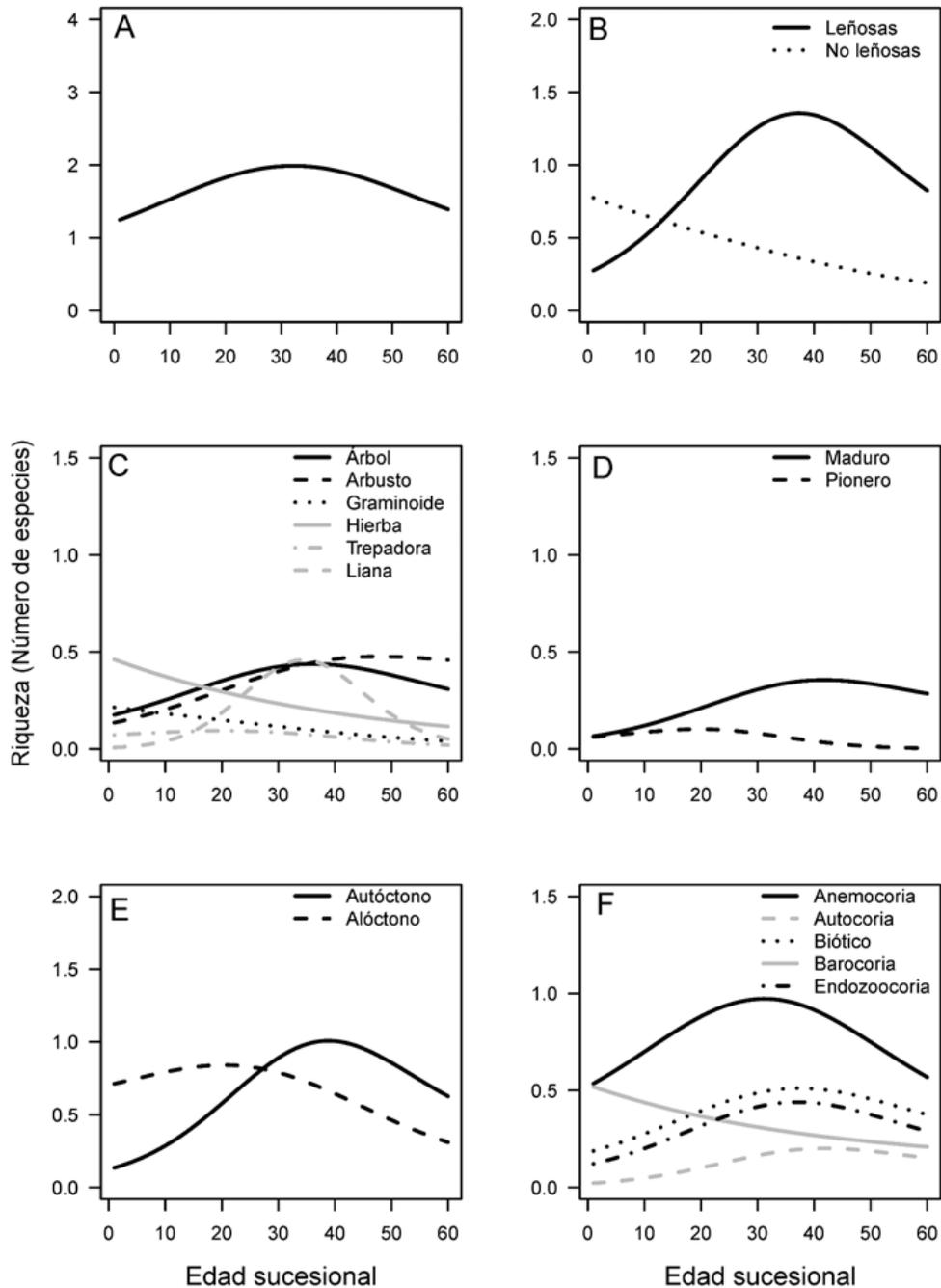


Fig. 5 GAMMs de la riqueza de especies de la lluvia de semillas de un bosque tropical seco en función de la edad sucesional, considerando a la trampa como efecto aleatorio y usando una distribución binomial negativa excepto para las graminoideas donde se usó una distribución Poisson. A, toda la comunidad; B, por tipo de tallo; C, entre distintas formas de crecimiento; D, árboles del bosque maduro; E, por tipo de componente; F, entre distintos síndromes de dispersión.

La composición de la parcela recién abandonada (0 años) fue muy distinta de la composición de las otras parcelas, independientemente de que tipo de datos se hayan usado para analizarla (Fig. 6). La ordenación sugirió que la composición cambia gradualmente por lo menos hasta los ocho años de la sucesión. Por el contrario, la composición de la lluvia de semillas en las parcelas con edades intermedias fue mucho más parecida a la de las más avanzadas sucesionalmente. Cuando sólo se consideró la presencia de las especies, las parcelas vecinas fueron más parecidas, pero cuando se consideró la abundancia, no hubo un indicio claro que indicara qué determina dicha composición.

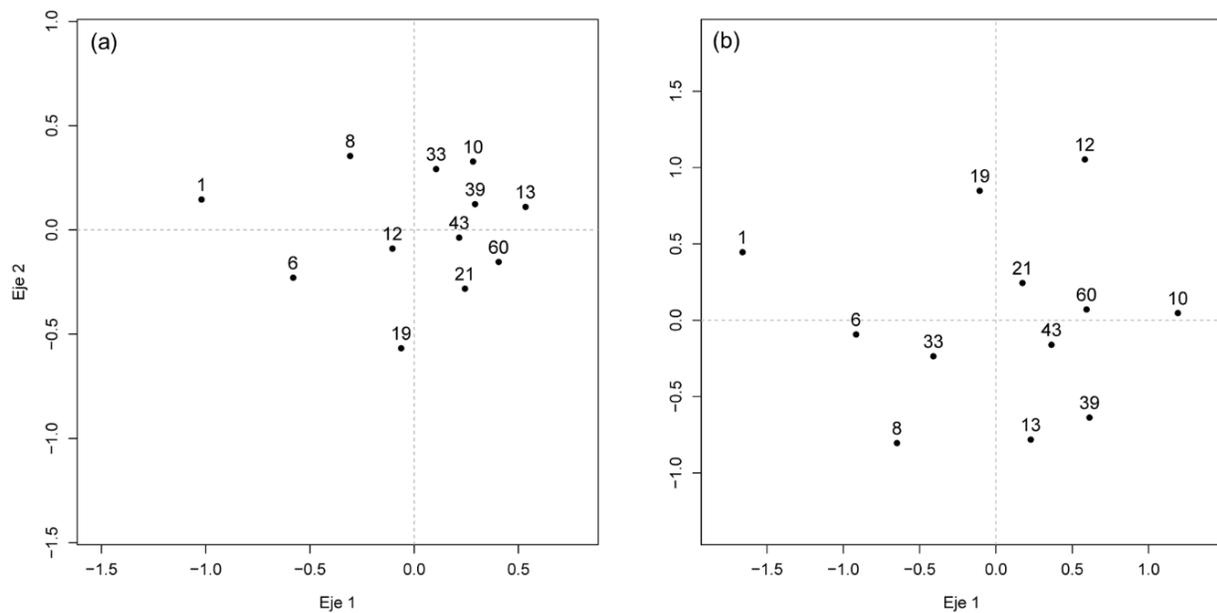


Fig. 6 Resultados de las ordenaciones mediante NMDS de las parcelas sucesionales con base en la composición de la lluvia de semillas. A, presencia-ausencia de las especies; B, abundancia de las especies. Los números indican la edad de abandono de las parcelas.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Uno de los patrones más consistentes observados durante la sucesión secundaria de los bosques tropicales es el aumento en la riqueza y el cambio en la composición conforme el proceso avanza, aun cuando las trayectorias sucesionales en un sitio determinado puedan variar (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Powers *et al.*, 2009; Norden *et al.*, 2015). Aunque el rebrote puede permitir que ciertas especies se reincorporen a la comunidad (Vieira y Scariot, 2006), este mecanismo parece ser importante sólo durante las primeras fases de la sucesión. Además, las especies propias de comunidades maduras suelen estar pobremente representadas en los bancos de semillas de la vegetación secundaria del BTS (Mena, 2009; Maza-Villalobos *et al.*, 2011). Esto implica que la principal vía para el enriquecimiento de la comunidad sucesional es la lluvia de semillas, por lo que el conocimiento de los cambios en sus atributos durante la sucesión secundaria es crucial para entender de qué manera se va enriqueciendo la comunidad y, en última instancia, cómo se recupera la composición de la vegetación. En este contexto, este estudio ofrece nuevos indicios sobre este proceso, mostrando cómo las características de la lluvia de semillas, en particular su composición, se modifican conforme avanza la sucesión.

5.1 Implicaciones y limitaciones metodológicas en el estudio de la lluvia de semillas

Para analizar adecuadamente los resultados de este trabajo es necesario evaluar críticamente varios aspectos metodológicos que pueden incidir en la calidad o la confiabilidad de los hallazgos. Estos aspectos incluyen el nivel de determinación taxonómico de las semillas, la temporalidad del estudio, el diseño de las trampas y, de manera muy importante, la probabilidad de detección de las diásporas.

Un aspecto que destaca es que la resolución taxonómica en la lluvia de semillas fue muy desigual entre las formas de crecimiento, ya que las semillas que pudieron identificarse con más frecuencia hasta nivel de especie fueron las de los árboles, debido a la información disponible en catálogos de semillas (Cervantes-Jiménez, 2015; Ibarra-Manríquez *et al.*, 2015), mientras que la mayor parte de las semillas no identificadas parecen ser de especies herbáceas (incluyendo pastos) y posiblemente arbustivas. Sin embargo, se puede argumentar que esta asimetría no representa una limitante muy grande, ya que la recuperación del componente arbóreo en una comunidad sucesional es de gran interés, dado el papel que juegan estas especies en la

configuración de la estructura y el funcionamiento de la comunidad.

La duración del estudio también puede tener implicaciones respecto a las interpretaciones que se puede dar a los resultados obtenidos. Por ejemplo, muchas especies de árboles típicas del BTS tienen años semilleros y su producción de semillas es muy variable (Fenner y Thompson, 2005; Luna-Nieves *et al.*, 2017). Dado que este estudio abarcó solamente un año, es probable que las semillas de ciertas especies de árboles no se hayan registrado simplemente porque no se produjeron en ese año, o porque su abundancia fue tan baja, que fueron indetectables en las trampas; en contraste, la mayor abundancia de otras especies puede deberse a que fue un año semillero para ellas. Sin embargo, este no parece ser un patrón general para todos los BTS, ya que Nicolás-Medina (2012) reportó que los patrones de caída de semillas se mantuvieron durante tres años consecutivos en una selva baja caducifolia de Morelos.

Varios aspectos metodológicos pueden afectar la capacidad de detección de las semillas en la lluvia, por lo que es importante considerarlos. En primer lugar, se hizo una recolección mensual de las muestras, de modo que es posible que entre cada colecta, las hormigas y quizá otros animales hayan removido algunas semillas de las trampas. Por la misma razón, se puede sospechar que los patógenos tuvieron efectos similares. De hecho, cuando las cubiertas seminales son atacadas por hongos se dificulta la correcta identificación de las semillas. Otro factor que también afectó la probabilidad de detección de las semillas fue su germinación en las trampas. Durante la germinación, la testa de las semillas se rompe y son más sensibles al ataque de hongos. Este proceso fue evidente en algunas especies de cactáceas y en semillas del género *Croton*, particularmente en la época de lluvias. Por otra parte, también debe tomarse en cuenta que el diseño y la altura de colocación de las trampas afecta la captura de la lluvia de semillas (Chabrerie y Alard, 2005). En particular, en este estudio la altura a la cual estaban colocadas las trampas pudo haber excluido algunas diásporas que se dispersan cerca del suelo, como es el caso de las barócoras o mirmecócoras. De hecho, en este estudio hubo una representación pobre de diásporas grandes (con distintos síndromes de dispersión), aun cuando sí están presentes en la zona de estudio (Cervantes-Jiménez, 2015). Asimismo, es probable que la abundancia y la riqueza de hierbas o pastos hayan sido subestimadas al evaluar la lluvia de semillas, debido principalmente a la altura de las trampas, aunque como se mencionó arriba, éste es un efecto menos preocupante de esta limitación metodológica. Por otra parte, en los estudios de los atributos de la lluvia de semillas (y, por cierto, en los de banco de semillas), el tiempo de

almacenamiento de las semillas puede incidir de manera importante sobre los resultados, al afectar su viabilidad. Debido a que en este estudio la identificación de las semillas se hizo de forma directa (es decir, por observación de la morfología) y no por germinación, se podría argumentar que el almacenamiento no afectó los resultados. No obstante, cabe mencionar que algunas diásporas capturadas en las trampas pudieran ser inviables a pesar de su buen aspecto físico.

Cada uno de los problemas o limitaciones asociadas al método analizados hasta aquí afecta de forma diferente a los atributos de la lluvia de semillas incluidos en este estudio. Por ejemplo, en relación con la composición florística, el nivel de determinación taxonómica es crucial para determinar el posible origen de las diásporas y así poder evaluar adecuadamente si contribuyen o no al enriquecimiento de la comunidad. Asimismo, en el caso de la abundancia, las diásporas más abundantes en toda la lluvia de semillas tuvieron un nivel de determinación más preciso (salvo contadas excepciones), mientras que la mayoría de las morfoespecies que no pudieron ser asignadas a ninguna categoría taxonómica correspondieron a diásporas muy escasas. Sin embargo, sería un error minimizar la contribución de estas últimas, ya que son precisamente las que podrían representar nuevas entradas a la comunidad sucesional. Aunque en el párrafo anterior se discutieron algunos aspectos metodológicos que afectan la probabilidad de detección de las semillas, hay que reconocer que ésta también depende de algunos de sus atributos, en particular su tamaño (las semillas muy pequeñas suelen pasar desapercibidas) y su abundancia (lo mismo sucede con las que son muy escasas). Por el contrario, el riesgo de subestimación es muy bajo para las diásporas grandes, las que se dispersan en grupos o las que son muy abundantes. También influye que las especies tengan una morfología similar a la escala que se observan, por ejemplo, las semillas de *Ficus*, Asteraceae o Poaceae. Tomando en cuenta estas consideraciones y aun suponiendo que los patrones generales encontrados en la lluvia de semillas son reales, es evidente que los eventos más raros de dispersión son los más difíciles de detectar. Esto es desafortunado, porque son precisamente dichos eventos los que podrían influir desproporcionadamente en los cambios en la composición florística a lo largo de la sucesión del BTS.

5.2 Heterogeneidad espacial y temporal de la lluvia de semillas

Al igual que numerosos estudios previos en diferentes ecosistemas (*e.g.*, Holl, 1999), esta

investigación demuestra que la lluvia de semillas es heterogénea espacialmente, la cual se presenta a varios niveles. En primer lugar, en una escala muy pequeña (*i.e.*, en el interior de una parcela), esta variación puede deberse a la distribución espacial, los tamaños e incluso la capacidad reproductiva de las plantas establecidas en los sitios sucesionales que afectan fuertemente sus atributos. Además de esta gran heterogeneidad local, los resultados también muestran que hay una gran heterogeneidad a escalas mayores (*i.e.*, paisaje) en particular que la lluvia de semillas se parece más entre sitios que están más cercanos entre sí (Young *et al.*, 1987; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017).

De manera análoga, este estudio demostró que la riqueza y la abundancia de la lluvia de semillas también varían en el tiempo, particularmente con la estacionalidad a lo largo del año. En general, durante los meses secos, en la lluvia de semillas de los acahuals de Nizanda, hay más semillas y más especies, lo cual coincide con varios estudios hechos en otros BTS (Singh y Kushwaha, 2005; Ceccon y Hernández, 2008; Arredondo-Amezcuca *et al.*, 2015). Muchas especies leñosas tienen sus picos de producción de frutos en la época de secas, justo antes del inicio de la época de lluvias, mientras que las hierbas y los pastos tienden a producir sus semillas al final de su época de crecimiento, es decir, al final de las lluvias y el comienzo de la época de secas. Es interesante que a pesar de este patrón fuertemente estacional, varias especies estuvieron presentes en la lluvia de semillas de Nizanda durante todo o casi todo el año, entre las que destacan *Melinis repens* (pasto invasor), *Muntingia calabura* (árbol ruderal), *Aeschynomene compacta* y *Serjania triquetra* (un arbusto del sotobosque y una liana del BTS, respectivamente).

A pesar de la heterogeneidad espacial y temporal de la lluvia de semillas a nivel de la comunidad, llama la atención que algunas especies tienen una lluvia muy homogénea, tanto a través del espacio como de las estaciones del año. La lluvia de estas especies es relativamente constante en el tiempo y el espacio, y parece ser relativamente independiente del ambiente, estando más bien determinada por su abundancia a través de la sucesión. Por ejemplo, las lluvias de semillas de *Aeschynomene compacta* y de *Serjania triquetra* contrastan con las de otras especies, como *Guazuma ulmifolia* y *Acacia farnesiana*; las semillas de las dos primeras están presentes durante casi toda la sucesión y durante todo el año, con un pico de abundancia a la mitad de la época de secas; por el contrario, las últimas dos especies tienen un patrón de caída puntual de semillas, lo cual confiere una heterogeneidad alta a su lluvia (Fig. 7; Apéndice 1).

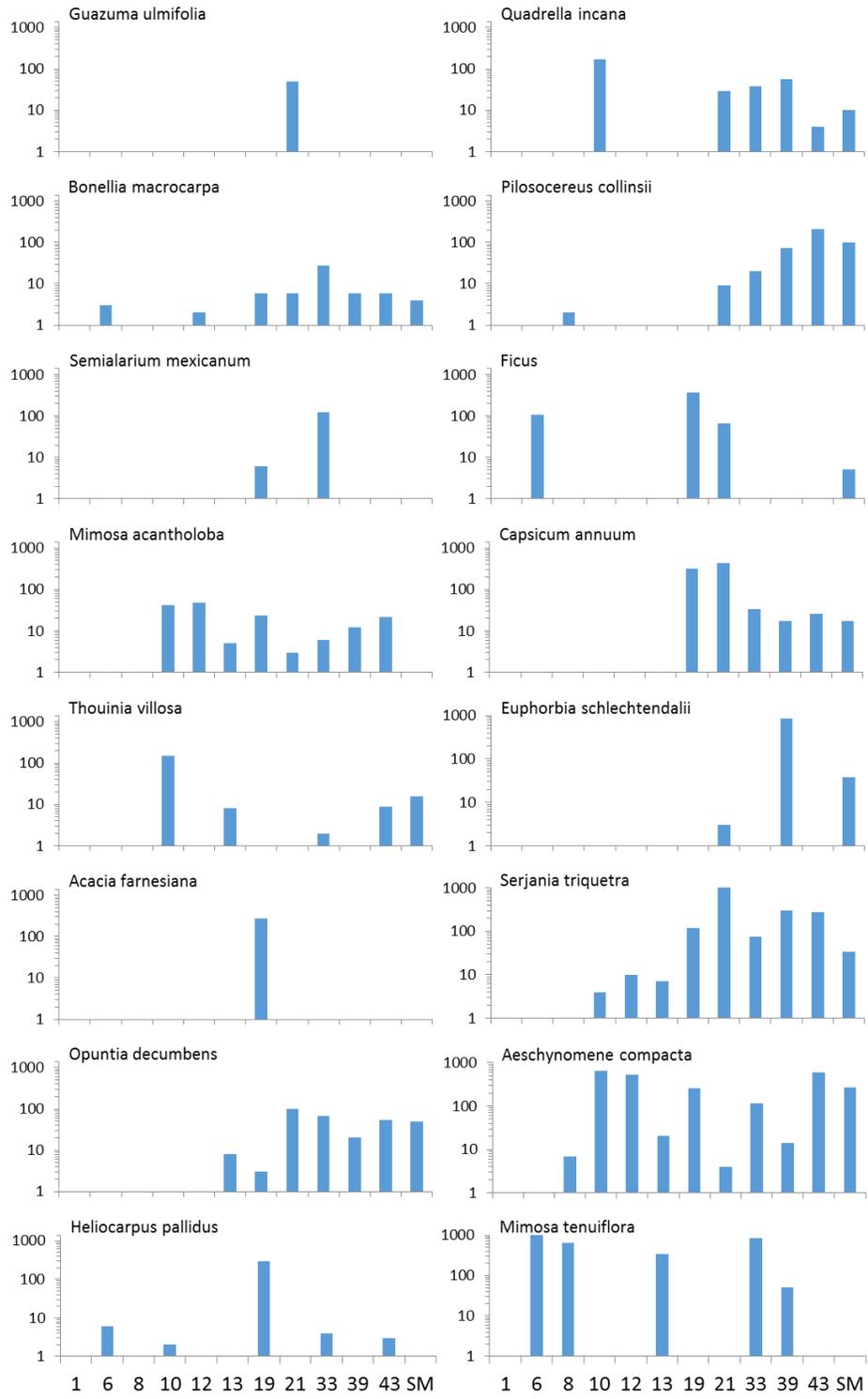


Fig. 7 Abundancia de la lluvia de semillas de las especies leñosas seleccionadas con más de 50 semillas registradas en la lluvia de semillas.

5.3 Cambios sucesionales de los atributos de la lluvia de semillas

El estudio realizado en la vegetación secundaria de Nizanda no deja dudas sobre los efectos de la edad sucesional de los acahuales en la abundancia, la riqueza y la composición de la lluvia de semillas. Sin embargo, los resultados también sugieren que la lluvia de semillas parece estar determinada, en gran medida, por eventos episódicos intensos de depositación de semillas, muchos de ellos claramente asociados a los patrones de actividad de los animales dispersores de semillas. Esto fue evidente al momento de separar las semillas de las heces fecales que se encontraron en las trampas, pues en ocasiones contenían un gran número de semillas de una o de varias especies. Este patrón episódico puede tener consecuencias importantes para los cambios en la riqueza y la composición a lo largo de la sucesión.

Un hallazgo particularmente importante del estudio es que la abundancia de la lluvia de semillas disminuye con la edad sucesional. Este resultado es consistente con la predicción hecha al inicio del estudio, con base en el argumento de que las plantas anuales, que dominan las primeras etapas de la sucesión, como las hierbas y los pastos, producen semillas de forma masiva (Garwood, 1989). En los BTS, los primeros años de la sucesión están dominados por especies de hierbas y pastos, y sólo algunas especies arbóreas (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). A pesar de la existencia de árboles que se establecen en los primeros años del proceso sucesional, debe transcurrir al menos un año antes de que éstos comiencen a reproducirse; por el contrario, entre las hierbas y plantas gramínoideas predominan las especies anuales.

En este estudio se decidió diseccionar a la lluvia de semillas por formas de crecimiento, lo cual permitió corroborar una disminución en la abundancia de semillas de pastos y hierbas conforme avanza la sucesión. No obstante, cuando se consideraron solamente a las especies leñosas, se encontró un patrón muy diferente, ya que tienen un pico en las etapas intermedias de la sucesión, con un decremento notable hacia las etapas más avanzadas. Este resultado contrasta con los hallazgos de otros estudios de lluvia de semillas, los cuales reportan incrementos en la abundancia conforme aumenta la edad sucesional o el tiempo de exclusión del disturbio (Markestijn, 2003; del Castillo y Pérez, 2008; Nicolás-Medina, 2012). La explicación más probable para este pico es que haya sido causado por la caída de las semillas de especies muy abundantes en la lluvia de semillas y en la vegetación establecida; en particular, este sería el caso de *Euphorbia schlechtendalii* y *Mimosa tenuiflora*, o en menor medida, de *Bonellia macrocarpa* y *Semialarium mexicanum*, ya que dichas especies tienen una mayor abundancia en las etapas

sucesionales intermedias. Es interesante que *M. tenuiflora* es una especie restringida a la vegetación secundaria, estando ausente incluso de los claros del dosel en el bosque primario (Dechnik-Vázquez *et al.*, 2016), por lo que conforme aumenta la sucesión es desplazada paulatinamente. Por lo tanto, es muy probable que sus individuos adultos depositen una gran cantidad de semillas en los sitios donde comienzan a ser desplazados. En términos de la abundancia de la lluvia de semillas, este estudio mostró, de manera notable, una ausencia total de semillas de especies leñosas típicas del bosque maduro en la lluvia registrada al inicio de la sucesión. Este hecho refuerza la idea de que para regenerarse la composición del BTS maduro, una limitación muy fuerte, durante las primeras etapas de la sucesión, es la llegada de propágulos del BTS maduro.

Otra expectativa inicial del estudio era que la riqueza de especies en la lluvia de semillas aumentaría de forma constante con la edad sucesional. Sin embargo, los resultados sólo apoyaron parcialmente esta predicción, ya que sí se observó un aumento de la riqueza de especies con la edad, pero no se sostuvo hasta las edades más avanzadas. Por el contrario, el mayor pico de riqueza coincidió con las edades intermedias. Es difícil ofrecer una explicación satisfactoria de este patrón. Una primera posibilidad es que este patrón unimodal esté asociado de nuevo con la reproducción de individuos viejos de las especies establecidas al inicio de la sucesión, las cuales continúan aportando semillas antes de ser desplazadas. Esta situación podría tener una sinergia positiva con el hecho de que en estas etapas la vegetación ya desarrolló una estructura más atractiva para los animales dispersores (Majer, 1989; Wunderle, 1997). Además, este pico intermedio de riqueza es congruente con la observación de que la mayor riqueza de diásporas de dispersión biótica ocurrió en las etapas intermedias de la sucesión. Aun así, ninguna de estas posibilidades explica realmente la disminución en la riqueza hacia las edades más avanzadas de la sucesión. De hecho, dicha disminución podría ser simplemente un efecto numérico de la reducción del número de semillas que caen: al ser menos intensa la lluvia en las etapas más avanzadas, la probabilidad de que en ella estén representadas muchas especies diferentes disminuye.

Un aspecto muy notable de la lluvia de semillas estudiada en los acahuales de Nizanda es que la riqueza tiene valores muy bajos a lo largo de toda la sucesión. Aunque en una trampa particular se registró un máximo de 11 especies en una cierta fecha de colecta, este número estuvo por lo general por debajo de cuatro. Por esta razón, en la modelación de la riqueza en la lluvia de

semillas a través de la sucesión se obtuvieron números todavía más pequeños. Esta riqueza de especies tan limitada constituye un indicio de que la lluvia de semillas es un fenómeno de muy baja intensidad. Sin embargo, este resultado general oculta otro hallazgo de gran relevancia: la riqueza de la lluvia de semillas de las especies no leñosas disminuye con la edad, mientras que la de las plantas leñosas tiene un pico cerca de los 40 años de sucesión. Estos resultados implican que hay un recambio importante en la lluvia de semillas a través de la sucesión. Así, aunque la riqueza cruda a lo largo del proceso sea similar, las especies que conforman la lluvia de semillas en distintos momentos pertenecen a distintos grupos de especies.

De todas maneras, no se debe pasar por alto que si bien la variación en la riqueza de la lluvia a través de la sucesión es muy limitada, esto no implica que la composición también sea constante, y de hecho puede ser completamente diferente en los distintos momentos sucesionales. De hecho, es en los sitios recién abandonados donde la composición de la lluvia difiere más fuertemente de la registrada en otros estadios sucesionales. De nuevo, en las primeras etapas y de acuerdo con las expectativas iniciales, se registraron semillas de numerosas especies de pastos y hierbas, entre las que fueron particularmente notables *Amaranthus scariosus*, *Digitaria* sp., *Herissantia crispa*, *Malvastrum americanum*, *Melinis repens*, *Panicum* sp., *Phaseolus* sp., *Portulaca pilosa*, *Rottboellia cochinchinensis* y *Tithonia tubiformis*. Sin embargo, después de los primeros ocho años de sucesión, la composición de la lluvia de semillas parece ser menos predecible, de modo que sitios con edades muy distintas pueden llegar a tener una lluvia con una composición semejante. Las plantas establecidas en los sitios influyen fuertemente en la composición de la lluvia, como lo demuestra el hecho de que la composición de la vegetación establecida es muy parecida a la composición de la lluvia de semillas. Por lo tanto, no hay duda de que la composición de las plantas establecidas es la variable más importante en la determinación de la composición de la lluvia de semillas a una escala local.

Al diseccionar la lluvia de semillas por forma de crecimiento o tipo de dispersión, se hizo evidente que sus atributos varían de manera diferencial a lo largo de la sucesión. Algunos grupos tuvieron comportamientos contrastantes, mientras que en otros fueron similares. En realidad, el comportamiento diferencial de distintos grupos funcionales en la lluvia de semillas a lo largo de la sucesión ha sido reportado para muchos ecosistemas sucesionales (Nepstad *et al.*, 1996). Sin embargo, todavía no se ha identificado un patrón general y los patrones locales parecen depender de muchos otros factores, los cuales se discuten más adelante.

5.3.1 Variación sucesional en los síndromes de dispersión de la lluvia de semillas

En este estudio observamos que la lluvia de semillas de especies con distintos síndromes de dispersión varía a lo largo de la sucesión secundaria del BTS, lo cual es consistente con estudios previos (Holl y Kappelle, 1999; Jara-Guerrero *et al.*, 2011). Una de las expectativas iniciales de este trabajo era que los síndromes de dispersión de las semillas de la lluvia cambiarían a lo largo de la sucesión, pasando de una predominancia de la anemocoria, al inicio de la sucesión, a una mayor representación de diásporas zoócoras, en las etapas más avanzadas. La disección de la lluvia de semillas según su síndrome de dispersión mostró una mayor abundancia de diásporas anemócoras a lo largo de toda la sucesión. De forma contraria a lo esperado, se encontró un pico en la abundancia de diásporas anemócoras en las edades intermedias, lo cual sugiere que la estructura de la vegetación puede funcionar como una trampa para este tipo de diásporas. Si se considera en conjunto a las diásporas con dispersión abiótica (anemócoras y barócoras), se refuerza que efectivamente hay una mayor abundancia de estas semillas al inicio de la sucesión que en etapas más avanzadas. Por otra parte, y de acuerdo con lo esperado, la abundancia de diásporas con dispersión biótica aumenta al final de la sucesión, patrón que se mantiene incluso si sólo se considera a las diásporas endozoócoras (Fig. 4). Estos hallazgos apoyan la hipótesis de que la estructura de la vegetación sucesionalmente más avanzada es un atractor más eficiente para los dispersores, en coincidencia con diversos estudios que han reportado incrementos de diásporas zoócoras en etapas sucesionales avanzadas en distintos tipos de vegetación (Wunderle, 1997; Markesteijn, 2003; del Castillo y Pérez, 2008).

Al diseccionar la riqueza de la lluvia de semillas por síndromes de dispersión, se observa una disminución en el número de especies con dispersión biótica en las edades más avanzadas. Este patrón no solamente contradice la expectativa inicial, sino que, además, es contrario a lo observado con su abundancia. Sin embargo, sí tiene una explicación lógica, ya que, aunque los animales dispersen un número mayor de diásporas en las etapas avanzadas de la sucesión, éstas pertenecen a menos especies, lo cual podría ser resultado de preferencias muy fuertes de algunos dispersores especialistas, que prefieren alimentarse sólo de ciertas especies, en las etapas más avanzadas de la sucesión (Corlett, 2002). También podría ser un resultado aleatorio dependiente de cuáles especies están fructificando en un momento dado, independientemente de quién consuma sus frutos o semillas.

5.4 Potencial de enriquecimiento del componente alóctono en la comunidad secundaria

La pregunta central que guio el presente estudio era cuál es el papel de la lluvia de semillas en el enriquecimiento de especies a lo largo de la sucesión secundaria en un BTS. Para responderla, era indispensable conocer cuáles especies representaban nuevas entradas para la comunidad, definidas en este estudio como el componente alóctono de la lluvia de semillas. Los atributos de este componente se relacionan con el enriquecimiento y el reemplazo de las especies en la sucesión.

Los resultados muestran que aunque el componente alóctono está presente en la lluvia de semillas en el bosque secundario de Nizanda, éste estuvo caracterizado por valores muy bajos de densidad de semillas y riqueza de especies (Figs. 4, 5). Esto significa que si bien el componente alóctono puede enriquecer a la comunidad sucesional de BTS, su baja intensidad hace que su contribución a la recuperación de la riqueza sea muy gradual. En realidad, este potencial no es despreciable si se toma en cuenta otra característica de la lluvia de semillas, la existencia de eventos episódicos de dispersión. Es decir, a lo largo de la sucesión se presentan eventos masivos de entrada de semillas a una comunidad secundaria, debido principalmente al transporte concentrado de semillas en las heces de los animales. Aunque en estos eventos masivos suelen llegar muchas semillas de especies ya presentes en la comunidad, en ellos es común encontrar semillas de especies alóctonas. Además, hay que tomar en cuenta que el aporte de este componente, si bien fue de una magnitud pequeña, fue constante a lo largo de la sucesión.

Cabe mencionar que la estimación precisa del componente alóctono plantea algunas dificultades particulares, además de las limitaciones metodológicas antes expuestas para evaluar los atributos generales de la lluvia de semillas. En primer lugar, para asignar o excluir cada semilla a este componente era necesario conocer qué especies estaban establecidas en los sitios. Se contaba con suficiente información para hacerlo con las especies leñosas, pero no era así con las no leñosas. Un problema adicional surgió cuando una especie establecida en el sitio no había sido detectada en el muestreo de plantas adultas (podía estar presente como individuo joven o estar localizado fuera del área de muestreo), lo que hacía que una semilla de esa especie fuera clasificada como alóctona, sin serlo en realidad de acuerdo con la definición usada en este trabajo del componente alóctono (aunque se tratara de una semilla producida fuera de la parcela, pues cabe recordar que para los fines de este estudio, en realidad no importaba conocer el origen de la

semilla, sino si esa semilla representaba o no una adición a la composición de la comunidad). Afortunadamente, estas dificultades fueron infrecuentes y por lo tanto no parecen afectar de manera importante las conclusiones que se desprenden de este trabajo. De hecho, la precisión en la determinación taxonómica de las semillas no siempre permitió asignar inequívocamente cada semilla a uno de los componentes (autóctono vs. alóctono), sobre todo en el caso de hierbas y pastos.

5.5 Papel del componente autóctono para la persistencia de la comunidad

En este estudio, el componente autóctono se definió como aquel conformado por semillas de especies ya establecidas en los sitios, independientemente de si estas semillas tenían su fuente de origen dentro o fuera de la parcela sucesional. Así como el componente alóctono permite el enriquecimiento de la comunidad, el componente autóctono está más directamente relacionado con la persistencia de la comunidad secundaria y la regeneración de las especies que la conforman. Inmediatamente después de que el campo agrícola es abandonado, la lluvia de semillas está dominada casi totalmente por el componente alóctono, ya que casi no hay plantas establecidas que dejen sus semillas (solamente las arvenses que coexisten con las plantas cultivadas). Después de ese momento inicial, el aporte de semillas de las plantas que se establecen en los sitios comienza a aumentar. En coincidencia con los resultados de este estudio, otros trabajos han reportado que la lluvia de semillas está fuertemente dominada por semillas producidas en el sitio (autóctonas) (Nicolás-Medina, 2012). Como era de esperarse, el componente autóctono de la lluvia de semillas se va enriqueciendo conforme avanza la sucesión, pero presenta un ligero descenso en las etapas más avanzadas. Este hallazgo refuerza la idea de que muchas especies que se establecen en las primeras etapas de la sucesión y que comienzan a ser reemplazadas continúan aportando un buen número de semillas a la lluvia, a veces durante décadas.

5.6 Consideraciones finales

Este estudio permite concluir que la dominancia en la lluvia de semillas durante la sucesión secundaria del BTS se concentra en muy pocas especies, mientras que la gran mayoría de ellas son raras, en coincidencia con otros estudios sobre este fenómeno en bosques tropicales

(Martínez-Garza y González-Montagut, 1999; Wijdeven y Kuzee, 2000; Marksteijn, 2003; Ceccon y Hernández, 2008). Además, sugiere que la lluvia de semillas a lo largo de la sucesión de esta comunidad es un fenómeno de baja intensidad y fuertemente dependiente de eventos episódicos. Por lo tanto, para poder dar respuestas más satisfactorias a preguntas como la que motivó este trabajo, será necesario realizar futuros estudios que tengan una mayor resolución temporal. Dado que en este estudio la colecta de semillas se hizo mensualmente, se sugiere realizarla semanalmente para reducir las pérdidas de semillas. Por supuesto, este cambio puede ser poco factible, dado la cantidad de trabajo y recursos económicos necesarios para ello. Asimismo, haría falta evaluar el efecto de la depredación o la remoción de las semillas en las trampas.

Sin dejar de reconocer estas limitaciones, la información obtenida en este estudio permite hacer proyecciones sobre la identidad de las especies que pudieran haberse incorporado posteriormente al muestreo. Dado que la captura de la lluvia de semillas se hizo en 2006 y 2007, en la actualidad sería posible evaluar su influencia en la composición del sotobosque después de algunos años. Una primera posibilidad sería que algunas especies que fueron registradas en la lluvia de semillas no se hayan establecido en las parcelas; esto sugeriría que los filtros ambientales pueden ser decisivos en permitir o impedir la entrada de las especies a la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Por el contrario, si se encuentran casos de establecimiento exitoso a pesar de haber tenido un registro escaso en la lluvia, se podría inferir que las limitaciones en la dispersión son más importantes que los factores ambientales para la incorporación de nuevas especies a la comunidad. Finalmente, una comparación del banco de semillas y la lluvia de semillas de los mismos sitios permitiría entender mejor cómo son las pérdidas en el tránsito de las semillas entre estos dos componentes de la dinámica comunitaria.

Considerando a los dos componentes de la lluvia de semillas analizados por separado, destaca la conclusión de que el componente alóctono permite el enriquecimiento y el reemplazo de las especies, aunque de forma gradual, mientras que el componente autóctono asegura la regeneración y la persistencia de las especies en la sucesión. En este contexto, surge la posibilidad de que los eventos episódicos explosivos de entrada de semillas pueden llevar a una composición muy distinta entre sitios con edades similares.

El presente trabajo mostró que la edad sucesional afecta la abundancia, la riqueza y la composición de la lluvia de semillas en comunidades secundarias del BTS. No obstante, queda la

duda de en qué medida estos atributos son afectados por otros factores, por ejemplo la variabilidad climática interanual o la configuración espacial del paisaje. En relación con el primero de ellos, el o los años de estudio pueden ser factores muy relevantes (Ceccon y Hernández, 2008), especialmente porque la variación en la producción de semillas puede estar relacionada con la precipitación total en un cierto año, y en estos sistemas la precipitación puede ser muy errática (Murphy y Lugo, 1986; Vieira *et al.*, 2008). Con respecto al segundo factor mencionado, la configuración del paisaje, en particular la vegetación que circunda a las parcelas sucesionales puede influir de manera importante en los atributos de la lluvia de semillas (Young *et al.*, 1987). De hecho, aunque el método no estaba diseñado para probar si había un efecto de la distancia entre las parcelas, fue posible observar que algunas parcelas que estaban más cercanas entre sí son más parecidas en la composición de su lluvia de semillas. Aunque se consideró que la lluvia de semillas podría ser homogénea en la matriz de vegetación, los resultados sugieren que más bien es un fenómeno muy heterogéneo en el espacio.

Todos los factores no considerados en este estudio, junto con los que sí fueron incluidos, revelan la gran complejidad de la lluvia de semillas en bosques que están en proceso de recuperación. Por ello, es necesario seguir haciendo esfuerzos para cuantificarla de forma más precisa y así poder llegar a conclusiones generales que permitan entender la recuperación de la composición florística en las comunidades sucesionales.

LITERATURA CITADA

- Aerts, R. W. Maes, E. November, M. Behailu, J. Poesen, J. Deckers, M. Hermy y B. Muys. 2006. Surface runoff and seed trapping efficiency of shrubs in a regeneration semiarid woodland in northern Ethiopia. **Catena** 65:61-70.
- Armesto, J. J., I. Díaz, C. Papia y M. F. Willson. 2001. Seed rain of fleshy and dry propagules in different habitats in the temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. **Austral Ecology** 26: 311-320.
- Arredondo-Amezcuca, L., L. López-Toledo y G. Ibarra-Manríquez. 2015. Espectro de dispersión de la flora leñosa del bosque tropical caducifolio en el Neotrópico. **Botanical Sciences**, 93: 143-152.
- Brown, S., y A.E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. **Journal of Tropical Ecology** 6:1-32.
- Burgos, A. J. M. Maass 2004. Vegetation associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. **Agriculture, Ecosystems and Environment** 104: 475-481.
- Bullock, S.H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. En: **Seasonally Dry Tropical Forests**. S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds.) pp. 277-303. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brienen, R.J.W., E. Lebrija-Trejos, M.van Breugel, E.A. Pérez-García, F. Bongers, J.A. Meave y M. Martínez-Ramos. 2009. The potencial of tree rings for the study of forest sucesión in southern Mexico. **Biotropica** 41:186-195.
- Cervantes-Jiménez, G.L. 2015. **Caracterización y patrones morfológicos de las diásporas de una flora tropical estacional en el Istmo de Tehuantepec, México**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Challenger, A. 1998. **Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, presente y futuro**. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre, S.C. México, D.F.
- Chabrierie O. y D. Alard. 2005. Comparison of three seed trap types in a chalk grassland: toward a standardised protocol. **Plant Ecology** 176:101-112.
- Chambers, J.C. y J.A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. **Annual Review of Ecology and Systematics** 25:263-292.

- Chao A., R.L. Chazdon, R.K. Colwell y T.J. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. **Ecology Letters** 8:148-159.
- Chao A., R.L. Chazdon, R.K. Colwell y T.J. Shen. 2006. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. **Biometrics** 62:361-371.
- Collins, B., G. Wein y T. Philippi. 2001. Effects of disturbance intensity and frequency on early old-field succession. **Journal of Vegetation Science** 12:721-728.
- Crawley, J. M. 1986. The structure of plant communities. En: Crawley, J. M (ed.) **Plant Ecology**. pp. 1-50 Blackwell Scientific Publications.
- Dalling, J.W., H.C. Muller-Landau, S.J. Wright y S.P. Hubbell. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. **Journal of Ecology** 90: 714-727.
- Dovčiack, M., P. B. Reich y L. E. Frelich. 2003. Seed rain, safe sites, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment **Canadian Journal of Forest Research** 33:1892-1904.
- Ferrari-Pedraglio L., D. Morá-Zenteno y E.A. González-Torres. 2007. Actualización y adaptación de la Carta Geológica de la República Mexicana. Escala 1: 2 000 000. En: **Nuevo Atlas Nacional de México**. Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo de Recursos Minerales, México, D.F.
- Fournier D.A., H.J. Skaug, J. Ancheta, J. Ianelli, A. Magnusson, M.N. Maunder, A. Nielsen y J. Sibert. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. **Optimization Methods & Software** 27: 233-249.
- Fredericksen, T.S., M.J. Justiniano, B. Mostacedo, D. Kennard y L. McDonald. 2000. Comparative regeneration ecology of three leguminous timber species in a Bolivian tropical dry forest. **New Forests** 20:45-64.
- Galindo-González, J., S. Guevara y V.J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. **Conservation Biology** 14: 1693-1703.
- García, E. 2004. **Modificaciones al Sistema de Clasificación de Köppen**. 5a. ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- García, D., J. R. Obeso, I. Martínez. 2005. Spatial concordance between seed rain and seedling establishment in bird dispersed trees: does scale matter? **Journal of Ecology** 93:693-704.

- García-Mendoza, A. y J.A. Meave (eds.). 2011. **Diversidad Florística de Oaxaca: de Musgos a Angiospermas**. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Garwood, N.C. 1989. Tropical soil seed banks: A review. En: **Ecology of Soil Seed Banks**. M.A. Leck, V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.) pp. 149-209. Academic Press, Inc., San Diego.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez. 1998. Are isolated remnant trees in pastures a fragment canopy? **Selbyana** 19:34-43
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, México. **Biotropica** 36: 99-108.
- Harper, J.L. 1977. **Population biology of plants**. Academic Press, Londres.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. **Biotropica** 31: 229-242.
- Kupers, S. 2013. **The effect of climate variability on secondary succession of a tropical dry forest in Nizanda, southern Mexico**. Informe inédito de estancia académica No. P2013-21 Universidad de Wageningen-Universidad Nacional Autónoma de México.
- Khurana E. y J.S. Singh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. **Environmental Conservation** 28:39-52.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E.A. Pérez-García y J.A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. **Biotropica** 40: 422-431.
- López, J. 2007. Suelos. Escala 1:8 000 000. En: **Nuevo Atlas Nacional de México**. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Magurran, A. E. 1955. **Measuring biological diversity**. Blackwell E.U.A.
- Markestijn, L. 2003. **Seed rain along a Chronosequence of Tropical Lowland Rain Forest In Chiapas**, southern Mexico. Tesis de Maestría. Universidad de Wageningen, Wageningen.
- Meave, J.A., C. Flores-Rodríguez, E.A. Pérez-García y M.A. Romero-Romero. 2012. Edaphic and seasonal heterogeneity of seed banks in agricultural fields of a tropical dry forest region in southern Mexico. **Botanical Sciences** 90:313-329.
- Meave, J.A., Ibarra-Manríquez, G. y Larson, J. 2016. Vegetación: panorama histórico, rasgos generales y patrones de pérdida. En: **Geografía de México: Una Reflexión Espacial Contemporánea**. J.O. Moncaya Maya y A. López López (eds.) pp. 216-234. Universidad

Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

- Melo, F.P.L., R. Dirzo y M. Tabarelli. 2006. Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation** 132:50-60.
- Mena, A. 2009. **Variación del banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria en un bosque tropical caducifolio del sur de México**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Miranda, F. y E. Hernández. 2014. **Los Tipos de Vegetación de México y su Clasificación. Edición Conmemorativa 1963-2013**. Sociedad Botánica de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Muñoz, R. 2015. **Dinámica de la estructura y la diversidad de un bosque tropical caducifolio del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. **Annual Review of Ecology and Systematics** 17:67-88.
- Myster, R.W. 2004. Post-agricultural Invasion, Establishment and Growth of Neotropical Trees. **The Botanical Review** 70(4):381-402.
- Nathan, R., F.M. Schurr, O. Spiegel, O. Steinitz, A. Trakhtenbrot y A. Tsoar. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. Trends of tree sex and density on invasion into a conifer plantation in central Japan. **Canadian Journal of Botany** 83: 1144-1150.
- Norden, N., H.A. Angarita, F. Bongers, M. Martínez-Ramos, I. Granzow-de la Cerda, M. van Breugel, E. Lebrija-Trejos, J.A. Meave, J. Vandermeer, G.B. Williamson, B. Finegan, R. Mesquita y R.L. Chazdon. 2015. Successional dynamics in neotropical forests are as uncertain as they are predictable. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 112: 8013-8018.
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlenn, P.R. Minchin, R.B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens, E. Szoecs y H. Wagner. 2017. **vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.4-2.
- Otterstrom, S. M. y M.W. Schwartz. 2006. Responses to fire in selected tropical dry forest trees. **Biotropica** 38: 592-598.
- Pakeman, R.J. y J.L. Small. 2005. The role of the seed bank, seed rain and the timing of

- disturbance in gap regeneration. **Journal of Vegetation Science** 16:121-130.
- Peña-Claros, M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the bolivian Amazon. **Biotropica** 35: 450-461.
- Pérez-García, E.A, J.A. Meave y C. Gallardo. 2001 Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. México. **Acta Botanica Mexicana** 56:19-88.
- Pérez-García, E.A. y J.A. Meave. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. **Journal of Biogeography** 33:438-447.
- Pérez-García, E.A., J.A. Meave, J.L. Villaseñor, J.A. Gallardo-Cruz y E.E. Lebrija-Trejos. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. **Folia Geobotanica** 45:143-161.
- Pérez-Romero, I.E. 2014. **Atributos funcionales y desempeño de especies arbóreas durante la sucesión secundaria de un bosque tropical caducifolio**. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Pérez-Gutiérrez, L.A. Solari, A. Gómez-Tuerta y V.A. Valencia. 2009. El terreno Cuicateco: ¿Cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico Superior en el sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. **Revista Mexicana de Ciencias Geológicas**. 26:222-242.
- Piña-Rodrigues, F.C.M. y J. Aoki. 2014. Chuva de sementes como indicadora do estágio de conservação de fragmentos florestais em Soracaba-SP. **Ciência Florestal**. 24:911-923.
- Powers J.S., J.M. Becknell, J. Irving y D. Pèrez-Aviles. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. **Forest Ecology and Management** 258:959-970.
- R Core Team 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ruiz, J., M.C. Fandiño y R.L. Chazdon. 2005. Vegetation structure, composition and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. **Biotropica** 37:520-530
- Rzedowski, J. 1981. **Vegetación de México**. Limusa, México.
- Rzedowski, J. 2015. Algunas reflexiones en torno al trabajo florístico en México. **Botanical Sciences** 93: 1-2.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., M. Quesada, J.P. Rodríguez, J.M. Nassar, E. Stoner, A. Castillo, T.

- Garvin, E.L. Zent, J.C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, L. Fajardo, J.A. Gamon y P. Cuevas-Reyes. 2005. Research Priorities for Neotropical Dry Forests. **Biotropica** 37(4): 447-485.
- Silvertown, J.W. 1987. **Introduction to plant population ecology** 2a. edición. Logman Scientific y Technical, Singapur
- Singh, K.P. y C.P. Kushwaha. 2005. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. **Current Science**, 89: 964-975.
- Stevenson P. R. y I. N. Vargas. 2008. Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests. **Journal of Tropical Ecology** 24:95-105.
- Uhl, C., R. Buschbacher y E.A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. **Journal of Ecology** 76: 663-681.
- Vidal, R. y L.G. Matías. 2007. Vientos. Escala 1: 8 000 000. En: **Nuevo Atlas Nacional de México**. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Vieira, D.L.M., V.V. de Lima, A.C. Sevilha y A. Scariot. 2008. Consequences of dry-season seed dispersal on seedling establishment of dry forest trees: Should we store seeds until the rains? **Forest Ecology and Management** 256:471-481.
- Vieira, D. L., y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. **Restoration Ecology**, 14: 11-20.
- Wang, B.C. y T.B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology and Evolution** 17:379-385.
- Wijdeven, S.M.J. y M.E. Kuzee. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. **Restoration Ecology** 8:414-424.
- Willson, M.F. y F.H.J. Crome. 1989. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. **Journal of Tropical Ecology** 5:301-308.
- Wood, S.N. 2004. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. **Journal of the American Statistical Association** 99:673-686.
- Wunderle, J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. **Forest Ecology and Management** 99:223-235.
- Young, K.R., J.J. Ewel y B.J. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. **Vegetatio** 71:157-173.
- Yu, Y. J.M. Baskin, C.C. Baskin, Y. Tang y M. Cao. 2008. Ecology of seed germination of eight

non-pioneer tree species from a tropical seasonal rain forest in southwest China. **Plant Ecology** 197:1-16.

Yuguang, B. y J.T. Romo. 1997. Seed production, seed rain and the seedbank of fringed sagebrush. **Journal of Range Management** 50:151-155.

Apéndice 1. Listado de especies reportadas en la lluvia de semillas por mes de colecta durante un año de muestreo en la sucesión secundaria de un Bosque Tropical Seco en Nizanda, Oaxaca. Modo de dispersión (MD): An = anemocoria, Au = autocoria, Ba = Barocoria, Ba = Biótico, En = Endozoocoria. Forma de crecimiento (FC): Ar = árbol, Ab = arbusto, Fo = forbia, Gr = graminoide, Tr = Trepadora.

Especie	FC	SD	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	Total
Acanthaceae																
<i>Ruellia inundata</i> Kunth	Fo	Au	2	1	1	5	74	51	14	76	96	3			1	324
Amaranthaceae																
<i>Alternanthera</i> sp. 1		An		18			1			1						20
<i>Alternanthera</i> sp. 2		An					31	82				1				114
<i>Amaranthus scariosus</i> Benth.	Fo	An		2	42	11	15		1							71
<i>Chamissoa acuminata</i> Mart. var. <i>swansonii</i> Sohmer	Ab	Ba			35	46	29	14	7	2	3					136
Amaranthaceae 1		Ba		40	315	10	1									366
Amaranthaceae 2		Ba				2	1									3
Amaranthaceae 3		An				2	4									6
Amaranthaceae 4		An					1									1
Anacardiaceae																
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Ar	An				1			2	2						5
<i>Spondias purpurea</i> L.	Ar	Bi								1						1
Apocynaceae																
<i>Haplophyton cimidum</i> A.DC.	Ab	An					13	8								21
<i>Marsdenia</i> sp.	Tr	An							2							2
<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. et Arn.) K.Schum.	Ar	En	2		1		3									6
Apocynaceae 1	Tr	An				2			2	1						5
Apocynaceae 2		An										1				1
Aspigaraceae																
<i>Beaucarnea recurvata</i> Lem.	Ar	An			1											1
Asteraceae																
<i>Ageratina</i> sp.	Ab	An					2		2		2					6
<i>Ambrosia</i> sp.		Ba												3	30	33
<i>Brickellia</i> sp.		An				2				1	1	1				5
<i>Tithonia tubiformis</i> (Jacq.) Cass.	Fo	An		41	656	10	19	10	1		1	2				740
<i>Tridax procumbens</i> L.	Fo	An			1	3	4	9	34	11	6					68
<i>Verbesina</i> sp.		An											1			1
<i>Wedelia acapulcensis</i> Kunth var. <i>tehuantepecana</i> (B.L.Turner) Strother	Fo	An			2	4										6
Asteraceae 1		An				1				1						2
Asteraceae 2		An			1					34						35
Asteraceae 3		An					1			4	331	237	1			574
Asteraceae 4		An		6		1	1					64	2	1		75
Asteraceae 5		An							1	2						3

Especie	FC	SD	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	Total
Asteraceae 6		An				198	157		1		1	421	4			782
Asteraceae 7		An										1				1
Asteraceae 8		An						8	4							12
Asteraceae 9		An							1		1					2
Asteraceae 10		An							1		1					2
Bignoniaceae																
<i>Astianthus viminalis</i> (Kunth) Baill.	Ar	An	7	9	5									2	23	46
<i>Tabebuia heterophylla</i> (DC.) Britton	Ar	An										1				1
Bignoniaceae 1		An				2			1							3
Bignoniaceae 2		An					1									1
Bignoniaceae 3		An					2				1					3
Bignoniaceae 4		An					1	1								2
Bixaceae																
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Ar	An							1							1
Boraginaceae																
<i>Cordia</i> sp.		En						1		1					5	7
<i>Tournefortia volubilis</i> L.	Ab	En	1	2	1									120	48	172
Boraginaceae 1		Ba	21	153	58	5							4	335	57	633
Bromeliaceae																
<i>Tillandsia caput-medusae</i> E. Morren	Fo	An								1						1
Burseraceae																
<i>Bursera ovalifolia</i> (Schltdl.) Engl.	Ar	En	1	5	1											7
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Ar	En					1		3	5	1				1	11
Cactaceae																
<i>Nopalea karwinskiana</i> (Salm- Dyck) K.Schum.	Ar	En		1					14	10	2		5			32
<i>Opuntia decumbens</i> Salm-Dyck	Ab	En					1			10	198	61	10	21		301
<i>Peniocereus fosterianus</i> Cutak var. <i>nizandensis</i> Sánchez- Mej.	Ab	En									4	1	1			6
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et G.D.Rowley	Ab	En	27	113	30						7	47	101	86	7	418
Capparaceae																
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	Ar	En											2			2
<i>Quadrella incana</i> (Kunth) Iltis et Cornejo	Ar	Bi								22	120	166				308
Caricaceae																
<i>Jacaratia mexicana</i> A.DC.	Ar	En		1								1				2
Celastraceae																
<i>Semialarium mexicanum</i> (Miers) Menega	Tr	An	2	9	22	25	34	32	2			3				129

Especie	FC	SD	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	Total
Cleomaceae																
<i>Polanisia viscosa</i> (L.) D.C.	Fo	Ba	1	1	1		1							1		5
Cucurbitaceae																
<i>Ibervillea</i> sp. 1	Tr	En												1		1
<i>Ibervillea</i> sp. 2	Tr	Bi					8	3	12	5	1					29
Cucurbitaceae 1	Tr	Bi						3						5		8
Cucurbitaceae 2	Tr	Bi								1						1
Euphorbiaceae																
<i>Acalypha ostryifolia</i> Riddell	Fo	Ba													6	6
<i>Cnidoscopus</i> sp. 1		Bi	1	3	5							1		3	17	30
<i>Cnidoscopus</i> sp. 2		Bi				1							2	1		4
<i>Croton</i> sp.		Ba										77				77
<i>Ditaxis manzanilloana</i> (Rose) Pax et K.Hoffm.	Fo	Ba			2	12										14
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	Ar	Au			15	82	47	6	464	296						910
<i>Manihot oaxacana</i> D.J. Rogers et Appan	Ar	Bi		2											7	9
<i>Tragia mexicana</i> Müll.Arg.	Tr	Ba	3	4	48	71	4	1	1							132
Euphorbiaceae 1		Ba												2		2
Euphorbiaceae 2		Bi										12	17		1	30
Euphorbiaceae 3		En													49	49
Euphorbiaceae 4		Bi	1	2								22	13			38
Fabaceae																
<i>Acacia</i> aff. <i>hindsii</i> Benth.	Ar	En							2							2
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	Ar	Ba					7		1							8
<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	Ar	Ba										1				1
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Ar	En						23	251			4				278
<i>Acacia</i> sp.	Ar	Ba					2									2
<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	Ab	An	70	127	363	1287	245	103	29	8	4	45	56	49	62	2448
<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl	Ar	An		1	11	2	2	1	1							18
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq.) Willd.	Ar	Ba		1	28	20										49
<i>Coulteria platyloba</i> (S.Watson) N. Zamora	Ar	An	1	1	1											3
<i>Chamaecrista</i> sp.		Ba			185	2										187
<i>Coursetia caribaea</i> (Jacq.) Lavin	Fo	Ba			104	145	15	8	2	1						275
<i>Desmodium</i> sp.	Fo	An			4										2	6
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.	Ar	Au							1	11	1					13
<i>Indigofera</i> sp.		Ba			3	25	60		1							89
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth.	Ar	Ba				1	5	5				2				13
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	Ar	An			1	11	8				1					21
<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli	Ar	An										22				22

Especie	FC	SD	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	Total
<i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Poir. var. <i>eurycarpa</i> (B.L.Rob.) Barneby	Ar	An	6	13			10								132	161
<i>Mimosa goldmanii</i> B.L.Rob.	Ar	An			8											8
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	Ar	An		1			5	223	1038	193	19	1342	43			2864
<i>Nissolia fruticosa</i> Jacq.	Tr	An			9	16	16	1								42
<i>Phaseolus</i> sp. 1	Tr	Ba							4	21		2	1			28
<i>Phaseolus</i> sp. 2	Tr	Ba			1	11	8	12			3					35
<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J.F.Macbr.	Ar	Ba		1			2	19	6	2						30
<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S.Irwin et Barneby	Ar	Ba						31	8							39
<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S.Irwin et Barneby	Ab	An				2	20		19							41
<i>Senna</i> sp.		Ba							1							1
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M.Hern. subsp. <i>rosei</i> (Wiggins) H.M.Hern.	Ab	Au				9	11	8								28
Fabaceae 1		Ba						1								1
Fabaceae 2		An				1										1
Fabaceae 3		Ba			1											1
Fabaceae 4		An							1							1
Fabaceae 5		Ba							8							8
Fabaceae 6		Ba					1									1
Fabaceae 7		Ba			4	1										5
Fabaceae 8		Ba			4											4
Julianiaceae																
<i>Amphipterygium simplicifolium</i> (Standl.) X.Cuevas-Figueroa	Ar	An	1	6	29	3	3								1	43
Malpighiaceae																
<i>Heteropterys cotinifolia</i> A. Juss.	Tr	An				1	2	3								6
<i>Malpighia emarginata</i> Sessé et Moc.	Ab	Bi											29	19	1	49
Malpighiaceae 1		Ba	1	4	22	1									1	29
Malvaceae																
<i>Abutilon</i> sp.		Ba			1		3	3	5	4		7				23
<i>Ceiba</i> sp.	Ar	An								1						1
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Ar	Bi							49	1						50
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	Ar	An				41	122	101	12	20	6	2	1			305
<i>Herissantia crispa</i> (L.) Brizicky	Tr	An			17	14	7				6					44
<i>Hibiscus kochii</i> Fryxell	Ab	An			1									2		3
<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	Fo	Ba		6	130	12	63	15	2	11	5	2				246
<i>Melochia tomentosa</i> L.	Ab	An	3	14	136	34	18	5	6	6	6	7	2	2		239
<i>Sida acuta</i> Burm.f.	Fo	Bi					1				8					9
<i>Waltheria indica</i> L.	Ab	Bi			2	3	9	3	1							18

Especie	FC	SD	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	Total
Malvaceae 1		Ba			14	45	4		1	3						67
Malvaceae 2		En													26	26
Malvaceae 3		An					3								1	4
Malvaceae 4		An			1	1										2
Melastomataceae																
Melastomataceae 1		En							278	959						1237
Meliaceae																
<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	Ar	An				1										1
Menispermaceae																
<i>Cocculus diversifolius</i> DC.	Tr	En							1							1
Moraceae																
<i>Ficus</i> sp.	Ar	En			194	108	65	180							7	554
Oxalidaceae																
<i>Oxalis neaei</i> DC.	Fo	Au	9										10	2		21
Passifloraceae																
<i>Passiflora foetida</i> L. var. <i>hibiscifolia</i> (Lamarck) Killip	Tr	Bi			1										27	28
Phytolaccaceae																
Phytolaccaceae 1		En			1											1
Poaceae																
<i>Cenchrus pilosus</i> Kunth	Gr	Bi			1	7										8
<i>Digitaria</i> sp.	Gr	Bi				1	6	1	1	1				38	88	136
<i>Lasiacis ruscifolia</i> (Kunth) Hitc.	Gr	En		241	467	78	4		1					8	224	1023
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Gr	An	70	123	122	48	24	18	15	5	1	2	2	59	20	509
<i>Panicum</i> sp.	Gr	Ba				22								295	1	318
<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton	Gr	Bi	13	47	25									6	20	111
<i>Setaria</i> sp.	Gr	Ba												10	31	41
<i>Setaria grisebachii</i> E.Fourn.	Gr	En	143	2	4	3		2	1					784	1014	1953
Poaceae 1	Gr	Ba												1		1
Poaceae 2	Gr	Ba							1						1	2
Poaceae 3	Gr	Ba		1			1									2
Poaceae 4	Gr	An										1				1
Poaceae 5	Gr	Ba		902	241									2	104	1887
Poaceae 6	Gr	An				1	1				1					3
Polygonaceae																
<i>Antigonon cinerascens</i> M.Martens et Galeotti	Tr	An		5	4	3	1			1					2	16
<i>Ruprechtia pallida</i> Standl.	Ar	An				1										1
Polygonaceae 1		An					2									2
Portulacaceae																
<i>Portulaca pilosa</i> L.	Fo	Ba	1		14					2			8	9		34

Especie	FC	SD	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	Total
Primulaceae																
<i>Bonellia macrocarpa</i> (Standl.) X. Cuevas-Figueroa	Ab	En		9	19	1				26	2				3	60
Rubiaceae																
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé et Moc. ex DC.) Bullock	Ar	An						1								1
Salicaceae																
<i>Muntingia calabura</i> L.	Ar	En			441					612	1555	547		37		3192
Sapindaceae																
<i>Serjania triquetra</i> Radlk.	Tr	An	47	134	609	736	375	81	38	13	31	53	39	10	14	2180
<i>Thouinia villosa</i> DC.	Ar	An	3	9	1							159		16		188
<i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk.	Ar	An			1											1
Sapotaceae																
<i>Sideroxylon</i> sp.	Ar	En								1						1
Solanaceae																
<i>Capsicum annum</i> L. var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser et Pickersgill	Ab	En	32	146	368	25		1						166	104	842
<i>Solanum adscendens</i> Sendtn.	Fo	En	1										12	41	1	55
<i>Solanum glaucescens</i> Zucc.	Tr	En				6	161									167
<i>Solanum</i> sp.	Fo	En											2	54	11	67
Solanaceae 1		En	2			74			2							78
Solanaceae 2		En											1	15	2	18
Talinaceae																
Talinaceae 1	Fo	Ba			3	165	335	130	115	103	32	2				885
Ulmaceae																
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Ar	En		1										1		2
Verbenaceae																
<i>Lantana hirta</i> Graham	Ab	En	4	119									15	163		301
Vitaceae																
<i>Cissus</i> sp.	Tr	En								13	4	20				37
Desconocidas																
Morfoespecie 1		Ba												1		1
Morfoespecie 2		Ba							1							1
Morfoespecie 3		Ba							1							1
Morfoespecie 4		Ba			1											1
Morfoespecie 5		Ba					1									1
Morfoespecie 6							1									1
Morfoespecie 7		Ba			3	4	25	79		1			2			114
Morfoespecie 8		Ba					1									1
Morfoespecie 9							1									1
Morfoespecie 10															7	7

Especie	FC	SD	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	Total
Morfoespecie 11							1									1
Morfoespecie 12		Ba					1	2								3
Morfoespecie 13		En													2	2
Morfoespecie 14						2					1					3
Morfoespecie 15		Bi										177				177
Morfoespecie 16		Ba			1											1
Morfoespecie 17					1											1
Morfoespecie 18						1										1
Morfoespecie 19		En													1	1
Morfoespecie 20		Ba					1							2		3
Morfoespecie 21	Gr	Ba	35													35
Morfoespecie 22		Ba	1	4												5
Morfoespecie 23		Ba						9								9
Morfoespecie 24		Ba		1										1		2
Morfoespecie 25				1												1
Morfoespecie 26														14		14
Morfoespecie 27		Ba												1	1	2
Morfoespecie 28		Ba								1						1
Morfoespecie 29		En												1		1
Morfoespecie 30		Ba													6	6
Morfoespecie 31		En	2												1	3
Morfoespecie 32		Ba	3													3
Morfoespecie 33		Ba				5	2									7
Morfoespecie 34			1													1

Apéndice 2. Listado de especies encontradas en la lluvia de semillas durante la sucesión secundaria de un Bosque Tropical Seco en Nizanda, Oaxaca. Modo de dispersión (MD): An = anemocoria, Au = autocoria, Ba = Barocoria, Ba = Biótico, En = Endozoocoria. Forma de crecimiento (FC): Ar = árbol, Ab = arbusto, Fo = forbia, Gr = graminoide, Tr = Trepadora. Los números de los encabezados de la columna representan los años de abandono de la parcela.

Especie	FC	SD	1	6	8	10	12	13	19	21	33	39	43	60
Acanthaceae														
<i>Ruellia inundata</i> Kunth	Fo	Au	4		3	23	13	32	143	33	5	21	35	12
Amaranthaceae														
<i>Alternanthera</i> sp. 1		An							1	19				
<i>Alternanthera</i> sp. 2		An			2	24		2	6	74	4	1		1
<i>Amaranthus scariosus</i> Benth.	Fo	An	70	1										
<i>Chamissoa acuminata</i> Mart. var. <i>swansonii</i> Sohmer	Ab	Ba							136					
Amaranthaceae 1		Ba			138					13	86	18	15	96
Amaranthaceae 2		Ba							3					
Amaranthaceae 3		An							6					
Amaranthaceae 4	FC	SD							1					
Anacardiaceae														
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Ar	An							4					1
<i>Spondias purpurea</i> L.	Ar	Bi		1										
Apocynaceae														
<i>Haplophyton cimidum</i> A.DC.	Ab	An				2	4	8		6				1
<i>Marsdenia</i> sp.	Tr	An								1				1
<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. et Arn.) K.Schum.	Ar	En						2	1					3
Apocynaceae 1	Tr	An						1		4				
Apocynaceae 2			1											
Aspigaraceae														
<i>Beaucarnea recurvata</i> Lem.	Ar	An		1										
Asteraceae														
<i>Ageratina</i> sp.	Ab	An	1		3				1		1			
<i>Ambrosia</i> sp.	Fo	Au							33					
<i>Brickellia</i> sp.		An		1	1		1				2			
<i>Tithonia tubiformis</i> (Jacq.) Cass.	Fo	An	735	3						1	1			
<i>Tridax procumbens</i> L.	Fo	An					6	2	55	2	2		1	
<i>Verbesina</i> sp.		An	1											
<i>Wedelia acapulcensis</i> Kunth var. <i>tehuantepecana</i> (B.L.Turner) Strother	Fo	An		4					2					
Asteraceae 1		An	1				1							
Asteraceae 2		An				1				34				
Asteraceae 3		An	1	2	3	4	2	3	4	542	3	5	4	1

Especie	FC	SD	1	6	8	10	12	13	19	21	33	39	43	60
Asteraceae 4		An		2	1			4	2	5		32	7	22
Asteraceae 5		An		1	1				1					
Asteraceae 6		An			4					751	13	8	6	
Asteraceae 7		An										1		
Asteraceae 8		An								11	1			
Asteraceae 9		An					1				1			
Asteraceae 10		An				1					1			
Bignoniaceae														
<i>Astianthus viminalis</i> (Kunth) Baill.	Ar	An	7			11	2			4	21		1	
<i>Tabebuia heterophylla</i> (DC.) Britton	Ar	An	1											
Bignoniaceae 1		An			1	2								
Bignoniaceae 2		An						1						
Bignoniaceae 3		An			1							2		
Bignoniaceae 4		An	1				1							
Bixaceae														
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Ar	An					1							
Boraginaceae														
<i>Cordia</i> sp.		En		1						5	1			
<i>Tournefortia volubilis</i> L.	Ab	En			87	2		18		60	2		3	
Boraginaceae 1		Ba							623	1	9			
Bromeliaceae														
<i>Tillandsia caput-medusae</i> E. Morren	Fo	An					1							
Burseraceae														
<i>Bursera ovalifolia</i> (Schltdl.) Engl.	Ar	En		1	1			1			1	3		
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Ar	En		1	1	1			3			1	1	3
Cactaceae														
<i>Nopalea karwinskiana</i> (Salm-Dyck) K.Schum.	Ar	En								1	23		7	1
<i>Opuntia decumbens</i> Salm-Dyck	Fo	An						8	3	101	66	20	53	50
<i>Peniocereus fosterianus</i> Cutak var. <i>nizandensis</i> Sánchez-Mej.	Ab	En						1			4			1
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et G.D.Rowley	Ab	En		2				1		9	20	73	212	101
Capparaceae														
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	Ar	En												2
<i>Quadrella incana</i> (Kunth) Iltis et Cornejo	Ar	Bi				171				29	38	56	4	10
Caricaceae														
<i>Jacaratia mexicana</i> A.DC.	Ar	En						1						1
Celastraceae														
<i>Semialarium mexicanum</i> (Miers) Menega	Tr	An							6		123			

Espece	FC	SD	1	6	8	10	12	13	19	21	33	39	43	60
Cleomaceae (Capparaceae)														
<i>Polanisia viscosa</i> (L.) D.C.	Fo	Ba	4						1					
Cucurbitaceae														
<i>Ibervillea</i> sp. 1	Tr	En								1				
<i>Ibervillea</i> sp. 2	Tr	Bi					1	2	1	15	9		1	
Cucurbitaceae 1	Ab	Ba								1	3	1	3	
Cucurbitaceae 2	Tr	Bi									1			
Euphorbiaceae														
<i>Acalypha ostryifolia</i> Riddell	Fo	Ba											6	
<i>Cnidoscolus</i> sp. 1		Bi	2	2		4	1			9	7	1	1	3
<i>Cnidoscolus</i> sp. 2		Bi	1				1			2				
<i>Croton</i> sp.		Ba				5	4	18					1	49
<i>Ditaxis manzanilloana</i> (Rose) Pax et K.Hoffm.	Fo	Ba	1	8				3			1	1		
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	Ar	Au						1		3		868		38
<i>Manihot oaxacana</i> D.J. Rogers et Appan	Ar	Bi											9	
<i>Tragia mexicana</i> Müll.Arg.	Tr	Ba	2	20	50	6	3	21			8	5	15	2
Euphorbiaceae 1		Ba							2					
Euphorbiaceae 2		Ba				6			15		7	2		
Euphorbiaceae 3		En									49			
Euphorbiaceae 4		Bi			1						37			
Fabaceae														
<i>Acacia</i> sp.	Ar	Ba								2				
<i>Acacia</i> aff. <i>hindsii</i> Benth.	Ar	En									2			
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	FC	SD						1	1	6				
<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	Ar	An							1					
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Ar	Bi							278					
<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	Ab	An		1	7	641	527	21	257	4	114	14	594	268
<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl	Ar	An		1		4					12			1
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq.) Willd.		Ba			1						48			
<i>Caesalpinia platyloba</i> S.Watson	Ar	An						1						2
<i>Chamaecrista</i> sp.		Ba	187											
<i>Coursetia caribaea</i> (Jacq.) Lavin	Fo	Ba	11	17	11	29	1	105	26	31	5	5	33	1
<i>Desmodium</i> sp.	Fo	An		3	1				2					
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.		An			2						11			
<i>Indigofera</i> sp.		Ba	3		86									
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth.	Ar	Ba		7	1	2		2					1	
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	Ab	An								1				20

Especie	FC	SD	1	6	8	10	12	13	19	21	33	39	43	60
<i>Mimosa goldmanii</i> B.L.Rob.	Tr	An				8								
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	Tr	An		1013	634			332			835	50		
<i>Nissolia fruticosa</i> Jacq.	Tr	An		1		1	6		5	28	1			
<i>Phaseolus</i> sp. 1	Tr	Ba	23		4							1		
<i>Phaseolus</i> sp. 2	Tr	Ba	34		1									
<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J.F.Macbr.	Ar	An							24	6				
<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S.Irwin et Barneby	Ar	Ba							17	22				
<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S.Irwin et Barneby	Ab	An			41									
<i>Senna</i> sp.		Ba				1								
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M.Hern. subsp. <i>rosei</i> (Wiggins) H.M.Hern.	Ab	An				8		3		17				
Fabaceae 1		Ba				1								
Fabaceae 2		An						1						
Fabaceae 3		Ba								1				
Fabaceae 4		An							1					
Fabaceae 5		Ba									8			
Fabaceae 6		Ba				1								
Fabaceae 7		Ba	4										1	
Fabaceae 8										4				
Julianiaceae														
<i>Amphipterygium simplicifolium</i> (Standl.) X.Cuevas-Figueroa	Ar	An			11	1	8	1	1			5	12	4
Malpighiaceae														
<i>Heteropterys cotinifolia</i> A. Juss.	Tr	An			1		1							4
<i>Malpighia emarginata</i> Sessé et Moc.	Ab	Bi									1	48		
Malpighiaceae 1		Ba		3	8	5	1	2			9	1		
Malvaceae														
<i>Abutilon</i> sp.		Ba	17	1					4					1
<i>Ceiba</i> sp.	Ar	An									1			
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Ar	Bi								50				
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	Ar	An		6		2			288	1	4		3	1
<i>Herissantia crista</i> (L.) Brizicky	Tr	An	14	6	24									
<i>Hibiscus kochii</i> Fryxell	Ab	An	2						1					
<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	Fo	Ba	222	13			1		9	1				
<i>Melochia tomentosa</i> L.	Ab	An	17	26	30		7		55	103				1
<i>Sida acuta</i> Burm.f.	Fo	Bi		1					8					
<i>Waltheria indica</i> L.	Ab	Bi	17						1					
Malvaceae 1		Ba					1	42		22		2		
Malvaceae 2		En									26			

Especie	FC	SD	1	6	8	10	12	13	19	21	33	39	43	60
Malvaceae 3	Ar	Bi	3								1			
Malvaceae 4		An		1		1								
Melastomataceae														
Melastomataceae 1		En	1236		1									
Meliaceae														
<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	Ar	An						1						
Menispermaceae														
<i>Cocculus diversifolius</i> DC.	Ab	An									1			
Moraceae														
<i>Ficus</i> sp.	Ar	En		108					374	67				5
Oxalidaceae														
<i>Oxalis neaei</i> DC.	Fo	Au	5			16								
Passifloraceae														
<i>Passiflora foetida</i> L. var. <i>hibiscifolia</i> (Lamarck) Killip	Tr	Bi									28			
Phytolaccaceae														
Phytolaccaceae 1		En											1	
Poaceae														
<i>Cenchrus pilosus</i> Kunth	Gr	Bi	1	7										
<i>Digitaria</i> sp.	Gr	Bi	2	126				1	7					
<i>Lasiacis ruscifolia</i> (Kunth) Hitchc.	Gr	En				2			40	422	78	438	42	1
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Gr	An	403			14	49	3		25	12	1	2	
<i>Panicum</i> sp.	Gr	Ba	318											
<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton	Gr	Bi	93		18									
<i>Setaria grisebachii</i> E.Fourn.	Gr	En	354	982	1				1	125	485	2	3	
<i>Setaria</i> sp.	Gr	Ba		31							10			
Poaceae 1	Gr	Ba	1											
Poaceae 2	Ar	En							1				1	
Poaceae 3	Gr	Ba	1		1									
Poaceae 4	Gr	An							1					
Poaceae 5	Gr	Ba	3135	1										
Poaceae 6	Gr	An					2	1						
Polygonaceae														
<i>Antigonon cinerascens</i> M.Martens et Galeotti	Tr	An		2					14					
<i>Ruprechtia pallida</i> Standl.	Ar	An		1										
Polygonaceae 1	Tr	An											2	
Portulacaceae														
<i>Portulaca pilosa</i> L.	Fo	Ba	34											
Primulaceae (Theophastraceae)														
<i>Bonellia macrocarpa</i> (Standl.) X. Cuevas-Figueroa	Ab	En		3			2		6	6	27	6	6	4

Especie	FC	SD	1	6	8	10	12	13	19	21	33	39	43	60
Rubiaceae														
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé et Moc. ex DC.) Bullock	Ar	An						1						
Salicaceae														
<i>Muntingia calabura</i> L.	Ar	En	37				1942		1144					69
Sapindaceae														
<i>Serjania triquetra</i> Radlk.	Tr	An	1		4	10	7	121	1360	74	296	273	34	
<i>Thouinia villosa</i> DC.	Ar	An			152			8		2	1	9	16	
<i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk.	Ar	An												1
Sapotaceae														
<i>Sideroxylon</i> sp.	Ar	En									1			
Solanaceae														
<i>Capsicum annuum</i> L. var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser et Pickersgill	Tr	An			1				321	427	33	17	26	17
<i>Solanum adscendens</i> Sendtn.	Fo	En	2	15	5	1	21		5	1		1	1	3
<i>Solanum glaucescens</i> Zucc.	Tr	En								161	6			
<i>Solanum</i> sp.	Fo	En	8	1	8		9	14	26				1	
Solanaceae 1		En						67		1			1	9
Solanaceae 2		En			11				5			1	1	
Talinaceae														
Talinaceae 1	Fo	Ba	552	33	19	2	164	37	43	7	1	13	4	10
Ulmaceae														
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Ar	En								2				
Verbenaceae														
<i>Lantana hirta</i> Graham	Ab	En			1	82	1		15	66	106		28	2
Vitaceae														
<i>Cissus</i> sp.	Tr	En						6		2	1	8	17	3
Morfoespecie 1										1				
Morfoespecie 2		Ba							1					
Morfoespecie 3		Ba									1			
Morfoespecie 4		Ba			1									
Morfoespecie 5		Ba								1				
Morfoespecie 6									1					
Morfoespecie 7		Ba		3				19				88	2	2
Morfoespecie 8		Ba				1								
Morfoespecie 9								1						
Morfoespecie 10											7			
Morfoespecie 11	Ar	An		1										
Morfoespecie 12		Ba			2									1
Morfoespecie 13		En									2			
Morfoespecie 14													2	1

Especie	FC	SD	1	6	8	10	12	13	19	21	33	39	43	60
Morfoespecie 15		Bi						123				44	1	9
Morfoespecie 16		Ba												1
Morfoespecie 17													1	
Morfoespecie 18			1											
Morfoespecie 19		En									1			
Morfoespecie 20		Ba		1								2		
Morfoespecie 21	Ab	An	35											
Morfoespecie 22		Ba							2		1			2
Morfoespecie 23		Ba												9
Morfoespecie 24		Ba				1			1					
Morfoespecie 25				1										
Morfoespecie 26										6			6	2
Morfoespecie 27		Ba		1					1					
Morfoespecie 28		Ba			1									
Morfoespecie 29		En								1				
Morfoespecie 30		Ba											6	
Morfoespecie 31	Fo	Au					1				2			
Morfoespecie 32		An							3					
Morfoespecie 33		An		2									5	
Morfoespecie 34		An										1		