



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**BANCO DE SEMILLAS EN LAS TERRAZAS ALUVIALES DEL
VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA: SU POTENCIAL
PARA LA REGENERACIÓN DE LA COMUNIDAD VEGETAL**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

PRESENTA:

LORENA MIRANDA CARBAJAL

DIRECTOR DE TESIS: DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ALVAREZ

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, 2020





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.

**BANCO DE SEMILLAS EN LAS TERRAZAS ALUVIALES
DEL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA: SU
POTENCIAL PARA LA REGENERACIÓN DE LA
COMUNIDAD VEGETAL**

Índice	
Índice	1
Agradecimientos	2
Resumen	3
Introducción.....	4
Clasificación del banco de semillas	5
Importancia ecológica y evolutiva del banco de semillas.....	6
Los bancos de semillas en los desiertos.....	8
El banco de semillas en el valle de Zapotitlán Salinas	9
Objetivos.....	11
Materiales y Métodos	12
Área de estudio	12
Banco de semillas	15
Vegetación	16
Análisis de datos	16
Resultados.....	17
Riqueza y abundancia del banco de semillas.....	17
Densidad del banco de semillas	19
Comparación del banco de semillas entre los tipos de cobertura vegetal.....	20
Potencial del banco de semillas para regenerar la vegetación original.....	22
Discusión	23
El banco de semillas en las terrazas aluviales.....	24
El potencial del banco para regenerar la vegetación original	27
Conclusiones y perspectivas.....	28
Referencias	28
Apéndices	34

Agradecimientos

Tengo mucho que agradecerle a la UNAM y a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por permitirme ser parte de su alumnado, por formar mi carácter profesional con la guía de increíbles profesores e investigadores. Al Banco de Semillas FESI-UNAM por maravillarme al poder trabajar con una gran diversidad de especies vegetales y al aprender de personas excepcionales.

Al Dr. Héctor Godínez Álvarez por ser un extraordinario mentor, por ser parte importante de mi formación profesional y por preocuparse por mí, no solo académicamente sino personalmente también. Gracias por escucharme y por siempre ayudarme cuando lo necesité.

A la Dra. Isela Rodríguez Arévalo por compartir de su tiempo y conocimiento al ser parte de mi comité de sinodales, pero quisiera agradecerle especialmente por abrirme las puertas del Banco de Semillas FESI-UNAM y permitirme ser parte no solo de un equipo de trabajo sino de una familia con la cual compartí muchos momentos increíbles y definitivamente memorables.

Al comité de sinodales: Dra. Leticia Ríos Casanova, Dr. Daniel Muñoz Iniestra y Dra. Mayra Hernández Moreno, por su tiempo, aportaciones y comentarios que pulieron este trabajo de investigación.

A Lilia García Rojas por tomar tiempo de sus días para ayudarme en la identificación de las semillas, un trabajo nada fácil. De igual manera aprovecho para agradecerle a todas las personas que se tomaron el tiempo de ayudarnos al aportar con sus conocimientos, sugerencias y comentarios: Armando Ponce Vega, César Miguel Talonia, Hiram Rodarte Sánchez, Mauricio Santiago Hernández, Juliana Álvarez Lara y Edith Pérez Pelaez.

Quiero agradecerle a Miguel Ángel Carrillo Carbajal del Jardín Botánico Helia Bravo Hollis por ser nuestro guía y a Daniela Delgadillo Sánchez, Carlos Hernández Vilchis, Luis Guerrero López y Cesar Aparicio Moreno por su valiosa ayuda en campo que me permitió muestrear en tiempo y forma. Particularmente, quiero agradecerle a Luis por su ayuda y compañía en el trabajo de laboratorio ya que sin él el procesamiento de mis muestras se habría alargado varios meses más.

Al Dr. Roberto Munguía Steyer por abrirme las puertas de su laboratorio (LEEA) y permitirme no solo realizar parte de mi tesis ahí sino por también haberme considerado como parte de la familia que ahí trabaja y que considero mis amigos.

A mi familia por tenerme paciencia durante todas las transiciones y etapas de mi vida, por apoyarme y guiarme.

A mis amigos, viejos y nuevos, por coincidir y aportar en mi vida, por abrirme su corazón y compartir alegrías, miedos, tristezas, curiosidades y conocimiento.

Gracias.

Resumen

El banco de semillas (bs) es la agregación de semillas viables que están en el suelo y que permite a las plantas sobrevivir en ambientes variables, además de ser esencial para regenerar la vegetación después de un disturbio. Los bs en los desiertos templados de Norteamérica y Sudamérica son bien conocidos. Sin embargo, los bs de los desiertos tropicales han sido poco estudiados. El valle de Zapotitlán Salinas es un desierto tropical con alta diversidad biológica. En este valle existen terrazas aluviales cuya vegetación original es un mezquital cerrado (MC). Sin embargo esta vegetación ha sido transformada en campos de cultivo abandonados (CCA), campos de cultivo con chimalacate (*Viguiera dentata*, CCH) y mezquital abierto (MA) debido al cambio de uso de suelo. En este trabajo se determinó la riqueza, composición y abundancia del bs en estos cuatro tipos de cobertura vegetal. Además, se determinó la densidad de las semillas y se evaluó el potencial del bs para regenerar la vegetación original. Para cumplir estos objetivos, se colectaron en total 30 muestras de suelo por tipo de cobertura, en espacios abiertos y debajo de arbustos, para separar, identificar y contar las semillas encontradas. Además, se realizó un listado de las especies de plantas en cada tipo de cobertura. Los datos se compararon entre los tipos de cobertura con curvas de rarefacción, curvas de rango-abundancia, análisis de varianza y análisis de ordenación. Además, las especies del banco y la vegetación se compararon con análisis de similitud. Los resultados mostraron que el banco está compuesto por 38 especies de plantas perennes y anuales. Las plantas anuales tuvieron gran abundancia, especialmente *Amaranthus hybridus* y *Flaveria ramosissima*. No obstante, la densidad de semillas del banco fue baja y varió entre 58-230 semillas/m². El potencial del bs para regenerar la vegetación original es bajo debido a que la composición de especies del banco no es similar a la composición de especies de plantas del mezquital cerrado.

Introducción

El banco de semillas (bs) es la agregación de semillas que se encuentran sobre el suelo, dentro de él, o en la hojarasca. Para formar parte del banco, las semillas deben ser viables y tener la capacidad de permanecer en el suelo por un periodo determinado y poder reemplazar a la vegetación que por fenómenos físicos o biológicos desapareció en el lugar donde se encuentran las semillas (Baker, 1989; Kemp, 1989 y Simpson *et al.*, 1989; Fenner y Thompson, 2005; Cano-Salgado *et al.*, 2012). Los bs son dinámicos debido a que las semillas pueden entrar y salir del banco por distintos procesos como por ejemplo, la dispersión y la germinación.

En una comunidad de plantas, la principal entrada de semillas al banco se debe a la dispersión local, aunque las semillas dispersadas de otras comunidades de plantas también pueden contribuir al bs (Simpson *et al.*, 1989). La dispersión de las semillas puede ocurrir a través de la eyección mecánica desde el fruto y/o mediante transporte por el viento, agua, gravedad y animales (Christoffoleti y Caetano, 1998). Por otra parte, la salida de las semillas del banco puede deberse a su germinación, la cual puede ser desencadenada por señales ambientales como la luz, temperatura, agua y oxígeno. Además, las semillas pueden salir por un enterramiento profundo que impide su germinación o su re-dispersión. Por último, las semillas también pueden salir del banco por la depredación o la senescencia natural que lleva a una muerte fisiológica (Simpson *et al.*, 1989; Christoffoleti y Caetano, 1998). Considerando lo anterior, la entrada y salida de semillas no solo controlan directamente la densidad, composición y reserva genética del banco, sino que también influyen en el tipo de bs.

Clasificación del banco de semillas

Los bs han sido clasificados con base en el tiempo que las semillas permanecen viables en el suelo. De esta manera, Thompson y Grime (1979) propusieron dos tipos de bs: los temporales cuyas semillas permanecen viables por menos de 1 año y los persistentes cuyas semillas permanecen viables por 1 año o más. Después, Bakker (1989) propuso usar una clasificación de tres categorías: transitorio, persistente y permanente. En el transitorio, las semillas permanecen viables por menos de 1 año. En el persistente, las semillas se mantienen viables por más de 1 año, pero menos de 4 años, mientras que en el permanente las semillas mantienen su viabilidad por más de 4 años. Sin embargo, Thompson (1992) sugirió el uso de permanente a corto plazo y permanente a largo plazo para evitar confusiones entre las palabras persistente y permanente. En esta clasificación, las semillas que permanecen en el suelo por menos de 1 año forman un bs transitorio, las semillas que permanecen viables por más de 1 año, pero menos de 5 años forman un bs permanente de corto plazo, mientras que las semillas que permanecen viables por más de 5 años forman un bs de largo plazo. En estudios más recientes (Walck *et al.*, 2005) se ha propuesto que el tiempo para determinar el tipo de bs debe incluir aspectos ecológicos de las plantas, tales como el momento en el que ocurre la dispersión de las semillas y el tipo de latencia de las mismas. En este sentido, se considera un bs transitorio, aquel cuyas semillas pierden la viabilidad al llegar la segunda temporada de germinación, aproximadamente 16-18 meses después de la dispersión. Por otro lado, un bs permanente es aquel cuyas semillas se encuentran viables, al menos, hasta la segunda temporada de germinación. Este esquema de clasificación queda bien para aquellas especies que tienen latencia fisiológica, de igual manera, aplica para aquellas especies con latencia física, ya que ambos tipos de latencia son comunes en alrededor del 80% de las

especies tras la maduración de la semilla (Walck *et al.*, 2005). Para especies con una latencia más compleja como la latencia morfofisiológica, es necesario considerar el tiempo que las semillas requieren para salir de latencia bajo condiciones naturales una vez que están maduras (Walck *et al.*, 2005).

Importancia ecológica y evolutiva del banco de semillas

El bs es importante a nivel ecológico porque contribuye a la estructura y dinámica de las poblaciones y comunidades de plantas. Además, contribuye a la regeneración de la vegetación original. A nivel evolutivo, el bs contribuye a mantener la diversidad genética de las poblaciones.

A nivel ecológico, el bs contiene los organismos que potencialmente podrían integrarse a las poblaciones por lo que contribuye a su mantenimiento (Simpson *et al.* 1989). Esta contribución, sin embargo, depende del tamaño del banco y su distribución. El tamaño del banco de una población está influenciado por las entradas y salidas de las semillas (Simpson *et al.*, 1989). Por ejemplo, la producción de semillas puede tener una gran influencia sobre la entrada de semillas comparada con otros procesos como la dispersión. No obstante, si las condiciones ambientales cambian y afectan negativamente la reproducción de las plantas, entonces la dispersión puede cobrar más importancia. De manera similar, otros procesos como la pérdida de viabilidad durante un entierro a largo plazo pueden incrementar en importancia conforme otros procesos como la germinación y la depredación la pierden (Parker *et al.*, 1989). Por otra parte, el bs está compuesto por las especies que conforman una comunidad de plantas. Estas especies tienen distintos tipos de bs, los cuales determinan el momento en el que ocurre la germinación dependiendo de las condiciones físicas y

biológicas. En el bs transitorio, las semillas germinan después de su dispersión, mientras que en el bs permanente, las semillas germinan a lo largo de varios años. Los distintos tipos de bs forman parte de las estrategias de regeneración de las especies y contribuyen a mantener la diversidad de las comunidades de plantas (Fenner y Thompson, 2005). Por último, las semillas del banco son potencialmente capaces de reemplazar a las plantas adultas por lo que pueden contribuir a regenerar la vegetación original de un sitio. Esta contribución dependerá de lo imprevisible del ambiente y de la frecuencia de disturbios en el área. Por ejemplo, en un ambiente estable y predecible, o por lo menos en sitios donde los eventos destructivos tardan muchos años en hacerse presentes, el bs transitorio contribuirá en mayor medida a la regeneración. En contraste, el bs persistente contribuirá en mayor medida a la regeneración vegetal en los sitios que sufren disturbios frecuentes y tienen características ambientales impredecibles.

A nivel evolutivo, el banco está compuesto por semillas con diferentes genotipos que fueron producidas en distintos años (Baker, 1989; Thompson, 2000; Fenner y Thompson, 2005). Estas semillas representan la diversidad genética de las poblaciones, la cual les permite sobrevivir en ambientes poco predecibles. Las semillas de las plantas anuales son producidas por plantas de la misma generación durante años buenos. Por el contrario, las semillas de las plantas perennes son producidas por plantas de diferentes generaciones, tanto en años buenos como en años malos. En años buenos, las poblaciones que forman un bs tienden a crecer más rápido que aquellas poblaciones que no forman bs (Thompson, 2000).

Los bancos de semillas en los desiertos

En los desiertos, las semillas son importantes ya que representan la única forma de permanencia de algunas especies de plantas. Además, las semillas pueden resistir la sequía y dispersarse a nuevas regiones. Las semillas también representan la fuente de variación genética de las poblaciones y son una reserva de alimento para algunas especies de animales (Kemp, 1989).

Las semillas están distribuidas cerca de la superficie del suelo, en los primeros 2 cm de profundidad, en donde se encuentra el 80–90%. Las semillas de las plantas anuales no pueden germinar y emerger a una profundidad >1 cm, y las semillas de las plantas perennes no pueden emerger a profundidades >4 cm. Las semillas que se encuentran enterradas >7 cm no pueden ser forrajeadas por los animales granívoros (Kemp, 1989).

Los bs son heterogéneos espacial y temporalmente. Espacialmente, las semillas son dispersadas a corta distancia por lo que tienden a acumularse en hábitats específicos. Las semillas dispersadas por agua o viento se acumulan en depresiones o en la base de hierbas o arbustos. Las semillas dispersadas por granívoros se acumulan en grietas o nidos de insectos. Temporalmente, la densidad de semillas puede variar de un año a otro, incluso de una estación a otra, dependiendo de los patrones de lluvia y de la distribución local de las plantas (Kemp, 1989).

En Norteamérica, los bs en los desiertos templados de Mojave (E. U. A.), Sonora y Chihuahua (E. U. A. y México) están compuestos principalmente por especies de plantas

anuales cuyas densidades están relacionadas con la variabilidad en la producción de semillas, de un lugar a otro. Estas semillas pueden agotarse por granivoría y germinación (Kemp, 1989). Las plantas perennes producen semillas cada año por lo que dependen poco del bs. La permanencia de las plantas perennes ante los cambios climáticos depende de la larga vida de las plantas adultas (Kemp, 1989). Por el contrario, el bs en el desierto templado de la Gran Cuenca (E. U. A.) está compuesto principalmente por especies de plantas perennes con alta producción de semillas. Estas semillas también pueden ser depredadas por granívoros. Las plantas anuales son poco abundantes por lo que sus bs son poco importantes (Kemp, 1989).

Los bs en los desiertos tropicales de Querétaro-Hidalgo (México) y Tehuacán (México) prácticamente no han sido estudiados, a pesar de que algunos de estos ecosistemas tienen alta diversidad biológica (Cano-Salgado *et al.*, 2012). El bs en Tehuacán está compuesto principalmente por plantas perennes cuyas semillas están distribuidas en hormigueros (Cano-Salgado *et al.*, 2012). A pesar de la importancia que tienen las semillas para la estructura y funcionamiento de los desiertos, la información sobre el bs en los desiertos tropicales es escasa (Kemp, 1989).

El banco de semillas en el valle de Zapotitlán Salinas

El valle de Zapotitlán Salinas es un desierto tropical con gran variedad de geofomas, suelos y vegetación (Osorio-Beristain, 1996). No obstante esta variedad, en la actualidad solo un trabajo ha evaluado el bs en dos tipos de vegetación, tetecheras y matorral espinoso (Cano-Salgado *et al.*, 2012). El banco estuvo compuesto por 33 especies de 14 familias, entre las que destacan Poaceae, Cactaceae y Fabaceae (Cano-Salgado *et al.*, 2012). Aunque esta

información es importante para conocer el bs de este desierto tropical, es necesario estudiar el banco en otros tipos de vegetación para conocer las variaciones en su composición.

El mezquital es un tipo de vegetación dominado por *Prosopis laevigata* que crece en las terrazas aluviales del río El Salado. En estas terrazas, los campesinos desarrollan algunas de sus actividades de subsistencia como la agricultura de temporal y la extracción de leña (Sosa-Quintero y Godínez-Alvarez, 2018). Estas actividades han tenido un impacto negativo sobre el mezquital, dando origen a cuatro tipos de cobertura vegetal: campo de cultivo abandonado (CCA), campo de cultivo abandonado con chimalacate (i.e., *Viguiera dentata*, CCH), mezquital con dosel abierto (MA) y mezquital con dosel cerrado que es la vegetación original de las terrazas aluviales (MC; Sosa-Quintero y Godínez-Alvarez, 2018). Estos tipos de cobertura vegetal difieren en la estructura de la vegetación y las propiedades del suelo. Sin embargo, no existe información sobre su bs. En este trabajo se evaluó la riqueza, composición y abundancia del bs en los cuatro tipos de cobertura vegetal. Además, se determinó la densidad de las semillas. Por último, se evaluó el potencial del bs, de los cuatro tipos de cobertura vegetal, para regenerar la vegetación original de las terrazas aluviales.

Objetivos

Los objetivos de este trabajo fueron los siguientes:

Objetivo general

- Caracterizar el banco de semillas en cuatro tipos de cobertura vegetal en las terrazas aluviales del valle de Zapotitlán Salinas.

Objetivos particulares

- Determinar la riqueza, composición y abundancia de las especies que conforman los bancos de semillas de los cuatro tipos de cobertura vegetal.
- Determinar la densidad de las semillas del banco de los cuatro tipos de cobertura vegetal.
- Evaluar el potencial de los bancos de semillas de los cuatro tipos de cobertura vegetal para regenerar la vegetación original de las terrazas aluviales.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El trabajo se realizó en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, situado en la porción occidental de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán al sureste del estado de Puebla y noroeste de Oaxaca (18°07'-18°23'N, 97°19'-97°39'O; 1480 msnm; Figura 1). El clima de Zapotitlán Salinas corresponde a uno semicálido con lluvias de verano (18°-22°C temperatura media anual y 400 mm precipitación media anual) debido a la barrera que forma la Sierra Madre Oriental que impide el paso de los vientos húmedos del Golfo de México. La temperatura media manifiesta poca variabilidad anual, mientras que la precipitación presenta marcadas diferencias entre años (López-Galindo, 2003). Los suelos del valle de Zapotitlán son someros y pedregosos, con diferentes grados de alcalinidad y salinidad, siendo las principales unidades de suelos el Leptosol, Fluvisol, Regosol y Calcisol (Zavala, 1982; López-Galindo, 2003; Gaytán, 2011). El valle está constituido por un mosaico de comunidades vegetales íntimamente ligada a las diferencias climáticas y a la heterogeneidad de sustratos y geoformas (cantiles, cuevas, laderas, lomas, lomeríos, terrazas aluviales, mesas, entre otras) (López-Galindo, 2003). La vegetación del valle se puede encuadrar dentro del tipo de vegetación denominado matorral xerófilo por Rzedowski (2006).

Específicamente, este estudio se realizó en las terrazas aluviales que son plataformas planas, extensas y continuas que tienen diferentes tipos de suelos y vegetación. Las terrazas aluviales se localizan en la parte media de la cuenca de Zapotitlán Salinas y constituyen parte del sistema terrestre valle aluvial el cual es el más dinámico de la subcuenca (López-Galindo, 2003). La vegetación original de las terrazas corresponde a mezquitales de *Prosopis laevigata*

mezclados con cactus columnares como *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus stellatus* y *Pachycereus hollianus* (Valiente-Banuet, 2000). En esta geoforma es donde los campesinos desarrollan sus actividades de subsistencia como la agricultura de temporal y extracción de leña (Zavala, 1982; Sosa-Quintero y Godínez-Alvarez, 2018). Sin embargo, los campesinos actualmente ya no practican la agricultura por la baja productividad del suelo, pero continúan extrayendo leña (Sosa-Quintero y Godínez-Alvarez, 2018). Este tipo de actividades tienen un impacto negativo sobre la estructura y el funcionamiento del mezquital, debido a que han disminuido la cobertura vegetal y modificado la estructura y composición de las especies vegetales. Además, han compactado el suelo. Estos impactos han creado 4 sitios con características particulares de vegetación y suelo: campos de cultivo abandonados (CCA), campos de cultivo abandonados con chimalacate (CCH), mezquiales con dosel abierto (MA) y mezquiales con dosel cerrado (MC) (Gaytan, 2011; Sosa-Quintero y Godínez-Alvarez, 2018).

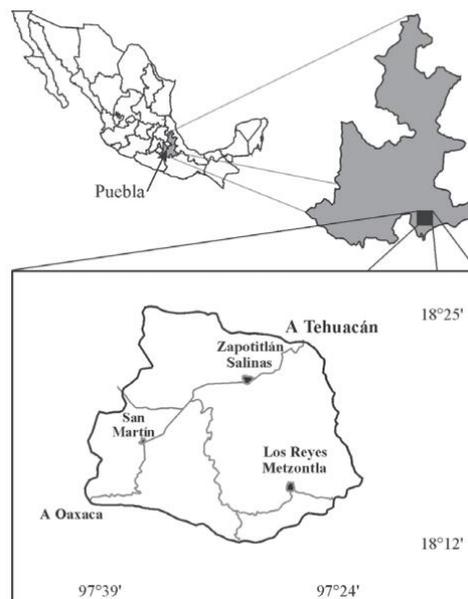


Figura 1. Ubicación de Zapotitlán Salinas.

Los CCA están dominados por *P. laevigata* y *Parkinsonia praecox*. La cobertura de dosel es de 30% y los porcentajes de suelo desnudo y claros >200 cm son de 15 y 48%, respectivamente. Los CCH están dominados por *V. dentata* y la cobertura es de 55%. Además, tienen bajo porcentaje de suelo desnudo (3%) y claros >200 cm (6%). El MA está dominado por *P. laevigata* y *M. geometrizans*. La cobertura foliar es de 30%, el porcentaje de suelo desnudo es de 0.9% y el porcentaje de claros >200 cm es de 47%. Por último, el MC está dominado por *P. laevigata*, *M. geometrizans*, *P. hollianus* y *Opuntia decumbens* y la cobertura es de 58%. Además, tiene el porcentaje más bajo de suelo desnudo (0.2%) y no existen claros >200 cm (Tabla 1; Sosa-Quintero y Godínez-Alvarez 2018).

Tabla 1. Características de los tipos de cobertura vegetal. Modificado de Sosa-Quintero y Godínez-Alvarez (2018).

Características	Cobertura vegetal			
	CCA	CCH	MA	MC
Cobertura del dosel (%)	29	55	30	58
Suelo desnudo (%)	15	3	0.9	0.2
Claros (%):				
50-100 cm	3	0.7	2	0.2
100-200 cm	4	2	0.4	0.5
> 200 cm	48	6	47	0.0
Vegetación (%)	26	53	41	84
Costras biológicas (%)	43	55	81	24
Hojarasca (%)	47	87	61	93

Abreviaturas: CCA=campo de cultivo abandonado, CCH=campo de cultivo abandonado con chimalacate, MA=mezquital abierto, MC=mezquital cerrado.

Banco de semillas

El muestreo del bs se llevó a cabo en los cuatro tipos de cobertura vegetal: CCA, CCH, MA y MC, del 8 al 12 de noviembre de 2017 (a finales de la época de lluvias) y del 27 al 28 de abril de 2018 (al final de la época de sequía). Para cada tipo de cobertura vegetal se seleccionaron 3 repeticiones, para un total de 12 sitios de muestreo. En cada sitio se recolectaron con un nucleador de 4 cm de diámetro y 3 cm de profundidad, 10 muestras de suelo en dos tipos de microhábitats: espacios abiertos y bajo vegetación. El número de muestras que se tomaron fue proporcional al área ocupada por cada microhábitat en cada uno de los tipos de cobertura (CCA: 80% de espacios abiertos, 20% bajo vegetación; CCH: 60% de espacios abiertos, 40% bajo vegetación; MA: 40% espacios abiertos, 60% bajo vegetación y MC: 20% espacios abiertos, 80% bajo vegetación). Las muestras de suelo fueron depositadas en bolsas de papel estraza para posteriormente procesarlas en el laboratorio.

En el laboratorio, las muestras fueron procesadas con tamices de 1.00 mm, 0.850 mm, 0.425 mm y 0.180 mm de abertura de malla para retirar el exceso de rocas, suelo y hojarasca (Cano-Salgado *et al.*, 2012). Posteriormente, la materia orgánica fue separada con el método modificado de Malone (1967) y Pake y Venable (1996). Este método consistió en preparar 200 ml de solución salina para cada muestra de suelo con 10 g de hexametáfosfato de sodio (calgon), 5 g de bicarbonato de sodio y 25 g de sulfato de magnesio. La muestra se mezcló con la solución y se agitó por aproximadamente dos minutos para que la materia orgánica flotara. La materia orgánica flotante se recogió con un tamiz de 0.480 mm y se extendió en una hoja de papel. Este procedimiento se repitió 10 veces para separar la mayoría de la materia orgánica de la muestra. La materia orgánica extendida sobre la hoja de papel se dejó secar al aire libre por dos días.

Después de dos días, la materia orgánica se guardó en bolsas de papel glassine. La materia orgánica se observó con microscopio estereoscópico para separar y contar las semillas. Las semillas se identificaron con ayuda del personal del Banco de Semillas de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (Banco de Semillas FESI-UNAM) y por comparación con una colección de referencia. La colección de referencia fue hecha con semillas recolectadas en los mismos sitios en los que se colectó el suelo, las cuales fueron identificadas con claves taxonómicas (Weller, 2009). Las semillas encontradas en la materia orgánica se presionaron con pinzas para determinar su viabilidad. Las semillas intactas y duras fueron consideradas viables, mientras que las semillas dañadas y vacías fueron consideradas inviables.

Vegetación

Para determinar el potencial del bs para restaurar la vegetación original (i.e., el mezquital cerrado) se elaboró un listado de las principales especies de plantas en cada tipo de cobertura vegetal. Para esto, se realizó un recorrido en cada uno de los 12 sitios para registrar las especies observadas. Cuando las especies no pudieron identificarse en campo, se recolectaron ejemplares para su posterior identificación en laboratorio.

Análisis de datos

Para comparar el número de especies del bs entre los tipos de cobertura vegetal se realizaron curvas de rarefacción en el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2013). Para identificar las especies más abundantes se realizaron curvas de rango-abundancia para cada tipo de cobertura. Además, se estimó la densidad de las semillas (número de semillas/m²) por tipo

de cobertura. La densidad se comparó entre los tipos de cobertura con un análisis de varianza de un factor (ANOVA) y la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey.

Para comparar el bs entre los tipos de cobertura, con base en la abundancia de las especies, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), utilizando la distancia de Bray-Curtis. Este análisis fue complementado con un análisis de similitud (ANOSIM) para evaluar estadísticamente las diferencias entre los sitios. Para determinar las especies que contribuyen a las diferencias entre los sitios se llevó a cabo un análisis de disimilitud (SIMPER), utilizando la distancia de Bray-Curtis. Por último, para evaluar el potencial del bs para regenerar la vegetación original se calculó la similitud con el índice de Sørensen entre las especies del bs y las especies de la vegetación para todos los tipos de cobertura. En este análisis se consideró que la vegetación de MC es la menos perturbada y la más cercana a la condición natural. Todos estos análisis se llevaron a cabo con el programa Past 3.24 (Hammer *et al.*, 2001).

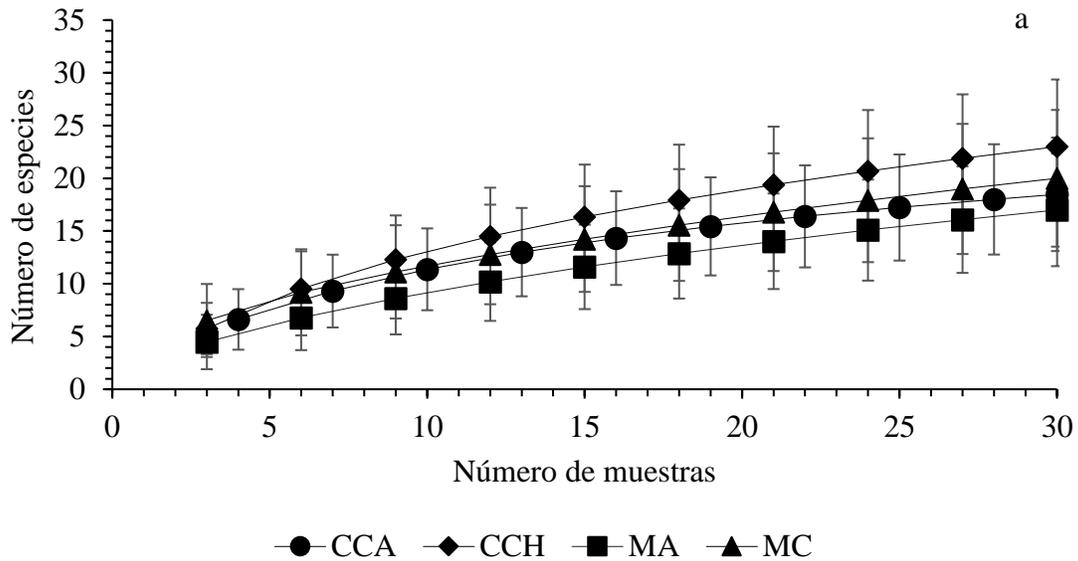
Resultados

Riqueza y abundancia del banco de semillas

En el bs de los cuatro tipos de cobertura vegetal se encontraron un total de 38 especies, pertenecientes a 27 géneros y 19 familias. La familia mejor representada fue Cactaceae, seguida por Poaceae y Asteraceae. Las especies *Amaranthus hybridus*, *Flaveria ramosissima*, *Parthenium hysterophorus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Euphorbia tricolor* y *Solanum rostratum* estuvieron presentes en los cuatro tipos de cobertura vegetal. Por el contrario, la mayoría de las especies restantes solo se encontraron en un tipo de cobertura (Apéndice 1). La forma de vida más común fue hierba (17 especies), seguida por suculenta

(6), árbol (3), arbusto (2) y epífita (1). Con respecto a la longevidad, 23 especies fueron perennes y 6 fueron anuales. Nueve especies no pudieron ser clasificadas en ninguna forma de vida y longevidad debido a que solo fueron identificadas a nivel de familia (Apéndice 1).

El número de especies del bs en cada tipo de cobertura varió entre 17–23 especies (CCA=18, CCH=23, MA=17, MC=20). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre los tipos de cobertura (Figura 2a). La especie más abundante en CCA, CCH y MA fue *F. ramosissima*, mientras que en MC fue *A. hybridus* (Figura 2b).



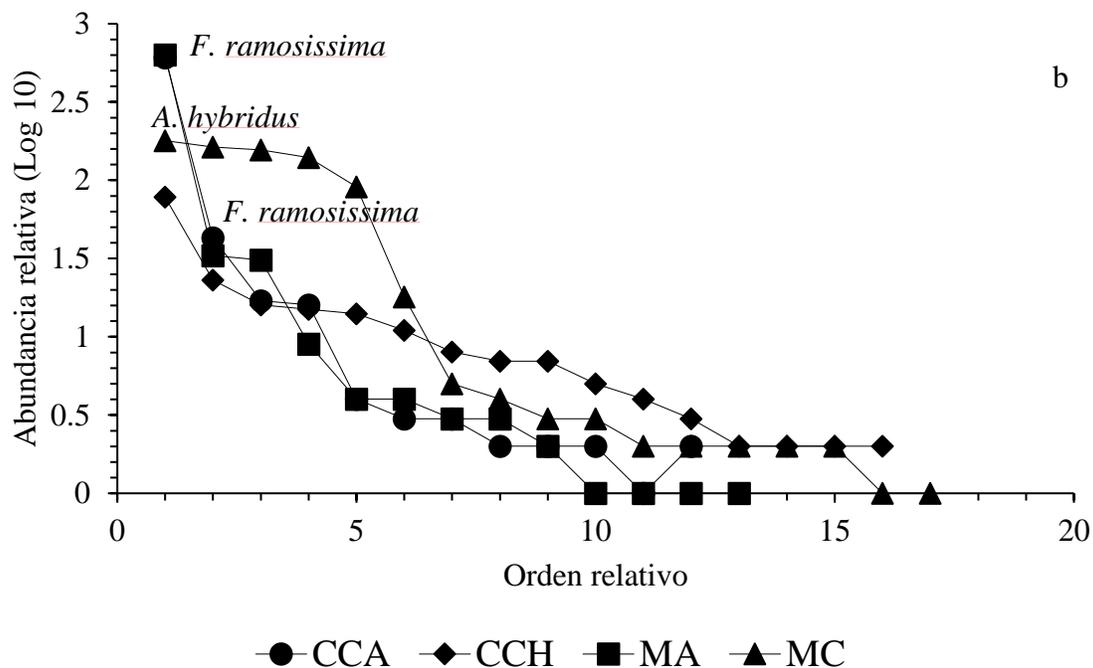


Figura 2. Curva de rarefacción (a) y curva de rango-abundancia (b) de las semillas encontradas en los cuatro tipos de cobertura vegetal. CCA=campo de cultivo abandonado, CCH=campo de cultivo abandonado con chimalacate, MA=mezquital abierto, MC=mezquital cerrado.

Densidad del banco de semillas

La densidad varió entre 58–230 semillas/m² (CCA=230, CCH=58, MA=204, MC=207). La densidad fue similar en CCA, MA y MC, excepto en CCH, en donde la densidad fue significativamente menor ($F=7.8$, g. l.=3, 113, $p<0.0001$) (Figura 3).

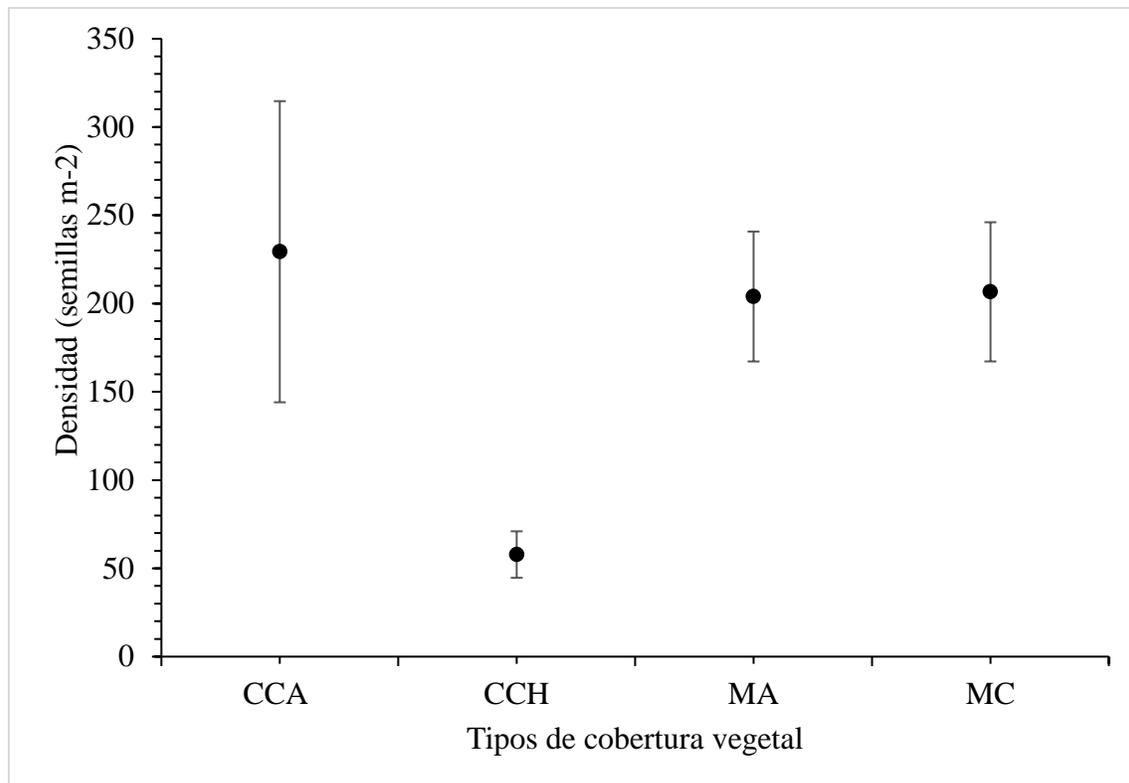


Figura 3. Densidad de semillas (media \pm error estándar) por tipo de cobertura vegetal. CCA=campo de cultivo abandonado, CCH=campo de cultivo abandonado con chimalacate, MA=mezquital abierto, MC=mezquital cerrado.

Comparación del banco de semillas entre los tipos de cobertura vegetal

Los bs difieren entre los tipos de cobertura. Los bancos de MA y MC tienen cierta similitud, mientras que los bancos de CCA y CCH son distintos. Estas diferencias fueron estadísticamente significativas ($R=0.2932$, $p=0.035$) (Fig 4).

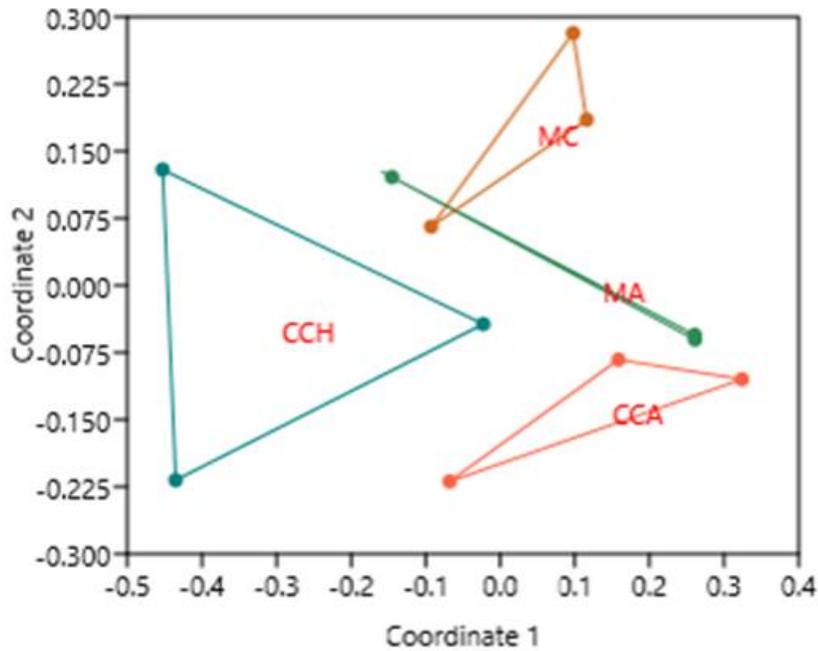


Figura 4. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de los cuatro tipos de cobertura vegetal de acuerdo con su composición de especies. CCA=campo de cultivo abandonado, CCH=campo de cultivo abandonado con chimalacate, MA=mezquital abierto, MC=mezquital cerrado.

Flaveria ramosissima (47%) fue la especie que más contribuyó a explicar las diferencias entre los tipos de cobertura, seguida por *A. hybridus* (8%), *Talinaceae 1* (8%) y *M. geometrizzans* (8%). Por último, *Crassulaceae* y *Phoradendron*, cada una con el 4% de las diferencias entre los sitios (Tabla 2).

Tabla 2. Contribución específica (%) y disimilitud acumulada (%) de las especies encontradas en los tipos de cobertura vegetal, calculada con la distancia de Bray-Curtis. El

promedio de disimilitud global fue de 77.5%. Los valores para cada tipo de cobertura vegetal muestran el promedio de semillas que se pueden encontrar de cada familia o especie.

Taxón	Contribución	Disimilitud acumulada	Cobertura vegetal			
			CCA	CCH	MA	MC
<i>Flaveria ramosissima</i>	46.50	46.50	202	26	211	54.30
<i>Amaranthus hybridus</i>	8.22	54.72	5.67	0.67	0.67	59.70
Talinaceae 1	8.04	62.76	0	0	0	52
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	8.03	70.79	1	0.33	11	46.70
Crassulaceae	4.64	75.44	20.30	2.67	1.33	0.67
<i>Phoradendron sp</i>	4.15	79.59	0	0	1.33	30.30

Abreviaturas: CCA=campo de cultivo abandonado, CCH=campo de cultivo abandonado con chimalacate, MA=mezquital abierto, MC=mezquital cerrado.

Potencial del banco de semillas para regenerar la vegetación original

En los cuatros tipos de cobertura vegetal se registraron 63 especies de plantas en total pertenecientes a 20 familias (Apéndice 2). Las familias con el mayor número de especies fueron Cactaceae (26), Asteraceae (7) y Fabaceae (6). Las especies *Parthenium hysterophorus*, *Opuntia depressa*, *O. pilifera*, *Dalea carthagenensis*, *Prosopis laevigata*, *Setaria macrostachya* y *Solanum tridynamum* estuvieron presentes en los cuatro tipos de cobertura vegetal. La forma de vida más común fue suculenta (29 especies), seguida por hierba (17 especies), arbusto (9), árbol (7) y epífita (1). Con respecto a la longevidad, 55 especies fueron perennes y 8 fueron anuales. El número de especies en CCA y CCH fue 20 y 21, mientras que en MA y MC fue 42 y 45, respectivamente (Apéndice 2).

La similitud entre las especies de la vegetación y las especies del bs en los cuatro tipos de cobertura fue baja (14-38%). Los bs de todos los tipos de cobertura fueron más similares a CCH o CCA, que a MC (Tabla 2).

Tabla 3. Comparación de los bancos de semillas y la vegetación existente en cada tipo de cobertura vegetal, utilizando el índice de Sørensen. Los valores de similitud más altos están señalados con *.

Banco de semillas	Vegetación			
	CCA	CCH	MA	MC
CCA	0.29	0.38*	0.20	0.15
CCH	0.27	0.30*	0.15	0.14
MA	0.32*	0.26	0.17	0.22
MC	0.29	0.37*	0.23	0.21

Abreviaturas: CCA=campo de cultivo abandonado, CCH=campo de cultivo abandonado con chimalacate, MA=mezquital abierto, MC=mezquital cerrado.

Discusión

Los resultados del presente estudio mostraron que la composición del bs de las cuatro coberturas vegetales (CCA, CCH, MA y MC) fue similar y estuvo dominada por semillas de las especies *F. ramosissima* y *A. hybridus*. La densidad de las semillas varió entre 50-200 semillas/m². Además, la composición de los bs no fue similar a la vegetación de MC. Estos resultados sugieren que el bs tiene un bajo potencial para regenerar la vegetación original. Sin embargo, cabe mencionar que el muestreo del banco solo se llevó a cabo por un año, por lo que los resultados de este estudio fueron puntuales. Es necesario conocer las

fluctuaciones temporales de la composición, abundancia y densidad del bs de los cuatro tipos de cobertura vegetal.

El banco de semillas en las terrazas aluviales

El bs en las terrazas aluviales estuvo compuesto principalmente de especies perennes y anuales. Sin embargo, las anuales *A. hybridus* y *F. ramosissima* fueron las especies más abundantes. Estos resultados concuerdan con los reportados por Cano-Salgado *et al.* (2012) para el valle de Zapotitlán Salinas. Estos autores encontraron que el bs se compone de especies perennes, aunque las especies más abundantes fueron anuales. Asimismo, los resultados concuerdan con los reportados para los desiertos de Mojave, Sonora y Chihuahua, en donde la mayoría de las semillas encontradas en sus bancos pertenecen a plantas anuales (Guo *et al.*, 1999). La alta abundancia de las plantas anuales en las terrazas podría deberse a que son sitios perturbados por actividades humanas como la agricultura de temporal y la extracción de leña. La perturbación causada por estas actividades favorece a las plantas de ciclo de vida corto que producen una alta cantidad de semillas (Fenner y Thompson, 2005; Val *et al.*, 2020). Además, las semillas de estas plantas tienen latencia que se rompe solo cuando se reúnen las condiciones apropiadas, por lo que pueden tener una estadía prolongada en el bs (Kemp, 1989).

La densidad promedio de las semillas en las terrazas aluviales fue de 174 semillas/m². Esta densidad difiere de las reportadas para otros desiertos de Norteamérica como el Desierto Sonorense (33 097 semillas/m²), el Desierto Chihuahuense (21 248 semillas/m²), el Desierto de Mojave (427 semillas/m²) y el Desierto de la Gran Cuenca (4 510 semillas/m²; Guo *et al.*, 1999), así como de la reportada para La Prepuna (1 157–1 651 semillas/m²) en Sudamérica

(López, 2003). Incluso, difiere de la densidad reportada para el valle de Zapotitlán Salinas (23 000–28 000 semillas/m²) por Cano-Salgado *et al.* (2012). La baja densidad de las semillas en las terrazas podría deberse a la dominancia de las especies perennes, ocasionada por la poca variación en la precipitación anual y la marcada estacionalidad del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Valiente-Banuet, 1991). En contraste, las condiciones ambientales en los demás desiertos son más extremas con precipitaciones bajas y poco predecibles, lo que favorece a las plantas de ciclo de vida anual (Kemp, 1989). Las diferencias en la densidad de las semillas con el estudio de Cano-Salgado *et al.* (2012) podrían deberse a que estos autores incluyeron en su muestreo a los nidos de la hormiga *Pogonomyrmex barbatus*, por lo que sobreestimaron la densidad de las semillas del banco. Las hormigas del género *Pogonomyrmex* pueden ejercer un efecto dramático sobre el bs debido a que pueden remover hasta el 100% de las semillas de su preferencia que están disponibles en el suelo y depositarlas alrededor del hormiguero provocando que se forme un bs de especies preferidas (Pirk *et al.*, 2014).

La comparación de los bs mostró que no hay diferencias en el número de especies por tipo de cobertura vegetal. Sin embargo, existen diferencias en cuanto a su abundancia. Los bancos en CCA, CCH y MA estuvieron dominados por *F. ramosissima*, mientras que en MC estuvo dominado por *A. hybridus*. La alta abundancia de *F. ramosissima* en CCA, CCH y MA podría deberse a que es una especie de planta que primordialmente habita en sitios perturbados (Powell, 1978). Además de las diferencias en abundancia, los resultados mostraron que el bs en CCH tuvo la menor densidad. Este resultado difiere de lo reportado por Wellstein y colaboradores (2007), quienes mencionan que las mayores densidades se encuentran en los bs de sitios perturbados. Sin embargo, cabe mencionar que CCH está invadido por

chimalacate (*Viguiera dentata*), una especie nativa de la familia Asteraceae que coloniza sitios perturbados y afecta cultivos de maíz (Mondragón-Pichardo, 2009). Las asteráceas invasoras afectan negativamente la vegetación original y el bs debido a que tienen alta capacidad de persistencia (Hausmann *et al.*, 2019). Esta alta capacidad de persistencia se debe a que producen una gran cantidad de semillas que saturan los micrositos disponibles para la germinación, las semillas tienen viabilidad a largo plazo y su germinación es continua (Christoffoleti y Caetano, 1998; Gioria *et al.*, 2012). Además, tienen gran plasticidad fenotípica por lo que tienen la habilidad de expresar genes distintos dependiendo del ambiente en el que se desarrollan (Chambel *et al.*, 2005). Estas cualidades les confieren una ventaja competitiva sobre las especies nativas en sitios perturbados como los campos de cultivo (Hausmann *et al.*, 2019). En los campos de cultivo, además, la continua preparación de la tierra provoca que las semillas de las plantas nativas germinen y salgan del banco, lo cual junto con la baja densidad de las plantas nativas impide que se produzcan suficientes semillas para reemplazar a las semillas germinadas. Esta situación provoca que al ir progresando la invasión, la densidad de las especies nativas disminuya (Van der Valk *et al.*, 1989; Gioria *et al.*, 2012). Estas características podrían haber contribuido a que *V. dentata* se estableciera en algunos campos de cultivo y disminuyera la densidad de semillas del banco. Esta idea podría ser apoyada por el hecho de que los campos de cultivo abandonados en donde *V. dentata* no se estableció (CCA), la densidad de las semillas del banco fue relativamente mayor. Por último, cabe resaltar que sorprendentemente el bs de CCH no tuvo semillas de *V. dentata*. Este resultado es similar a lo reportado para otra especie de asterácea invasora, *Pteronia incana*, por Hausmann *et al.* (2019). Estos autores encontraron que a pesar de que esta especie tenía alta cobertura, sus semillas no estaban presentes en el banco.

Es posible que *V. dentata* forme un bs transitorio, en el que las semillas sean viables solo una temporada del año.

El potencial del banco para regenerar la vegetación original

El potencial del bs para regenerar la vegetación original de las terrazas aluviales es bajo. Esto se debe a que la composición de especies de los bs de las cuatro coberturas vegetales tuvieron baja similitud con la composición de especies de la vegetación de MC (esto es, el sitio menos perturbado). Por el contrario, los bs tuvieron mayor similitud con la vegetación de CCA y CCH (esto es, los sitios con mayor grado de perturbación). Estos resultados concuerdan con los trabajos de Pekas y Schupp (2013), Greet (2016) y Savadago *et al.* (2016), en los que encontraron que el bs no tiene similitud con la vegetación existente, debido a que su composición está ligada a generaciones pasadas de especies vegetales, por lo que la regeneración de la vegetación vía bs es improbable.

A pesar de la posible importancia del bs para regenerar la vegetación original de una región desértica, la composición del bs junto con la depredación de las semillas, la escasa precipitación y el impacto de las actividades humanas como la agricultura (Williams *et al.*, 2008; Pekas y Schupp, 2013) ocasionan que no se puedan regenerar todos los componentes vegetales de una comunidad (Greet, 2016). Así, por ejemplo, las especies de plantas leñosas de las terrazas tuvieron baja abundancia en el bs debido a que no dependen exclusivamente de éste para asegurar su supervivencia. Para estas especies, es necesario usar métodos alternativos como el trasplante de plantas propagadas en invernadero para su regeneración en la comunidad vegetal (Greet, 2016 y Savadago *et al.*, 2016).

Conclusiones y perspectivas

El bs estuvo compuesto principalmente de especies perennes y anuales, aunque algunas especies anuales fueron muy abundantes. La densidad de las semillas en el banco es baja en comparación con otros desiertos de Norteamérica y Sudamérica. El potencial del bs para regenerar la comunidad vegetal es bajo debido a que su composición difiere del mezquital cerrado (MC). Es necesario evaluar las variaciones temporales de la composición, riqueza y densidad del bs, así como evaluar otros métodos de restauración de la comunidad vegetal.

Referencias

- Baker, H.G. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. En: Leck M.A., Parker V.T y Simpson R.L. (Ed.). Ecology of Soil Seed Banks. Academic Press, New York. 9-21 pp.
- Bakker, J.P. 1989. Nature management by grazing and cutting: On the ecological significance of grazing and cutting regimes applied to restore former species-rich grassland communities in the Netherlands. Geobotany No. 14. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Cano-Salgado, A., Zavala-Hurtado, J.A., Orozco-Segovia, A., Valverde-Valdés y Pérez-Rodríguez, P. 2012. Composición y abundancia del banco de semillas en una región semiárida del trópico mexicano: patrones de variación espacial y temporal. Revista Mexicana de Biodiversidad 83: 437-446.
- Chambel, M.R., Climent, J., Alía, R. y Valladares, F.2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. Investigación agraria: Sistemas y recursos forestales 14: 334-344.

- Christoffoleti, P.J. y Caetano, R.S.X. 1998. Soil seed banks. *Scientia Agricola* 55:74-78.
- Colwell, R.K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Fenner, M. y Thompson, K. 2005. The ecology of seed banks. Cambridge University Press, USA.
- Gaytan-Jimenez, S. 2011. Evaluación ecológica de las terrazas aluviales del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México.
- Gioria, M., Pyšek, P. y Moracová, L. 2012. Soil seed banks in plant invasions: promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics. *Preslia* 84: 327-350.
- Greet, J. 2016. The potential of soil seed banks of a eucalypt wetland forest to aid restoration. *Wetlands Ecology and Management* 24: 565-577.
- Guo, Q., Rundel P.W. y Goodall D.W. 1999. Structure of desert seed banks: comparisons across four North American desert sites. *Journal of Arid Environments* 42: 1-14.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9 pp.
- Hausmann, N.S., Delport, C., Kakembo, V., Mashiane, K.K., y le Roux, P.C. 2019. Restoration potential of invaded abandoned agricultural fields: What does the seed bank tell us? *Restoration Ecology* 27: 813-820.
- Kemp, P. R. 1989. Seed banks and vegetation process in deserts. En: Leck M.A., Parker V.T y Simpson R.L. (Ed.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, New York. 257-281 pp.
- López, R. P., 2003. Soil seed banks in the semi-arid Prepuna of Bolivia. *Plant ecology* 168: 85-92.

- López-Galindo, F., Muñoz-Iniestra, D., Hernández-Moreno, M., Soler-Aburto, A., Castillo-López, M. y Hernández-Arzate, I. 2003. Análisis integral de la toposecuencia y su influencia en la distribución de la vegetación y la degradación del suelo en la Subcuenca de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 56: 19-41
- Malone, C. 1967. A Rapid method for enumeration of viable seeds in soil. *Weeds* 15: 381-382.
- Mondragón-Pichardo, J. 2009. Malezas de México, *Viguiera dentata*. URL <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/asteraceae/viguiera-dentata/fichas/ficha.htm>.
Fecha de acceso: 22/12/2019.
- Osorio-Beristain, O., Valiente-Banuet, A., Dávila, P. y Medina, R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 35-58.
- Pake, C., & Venable, D. 1996. Seed Banks in desert annuals: Implications for Persistence and Coexistence in Variable Environments. *Ecology* 77: 1427-1435.
- Parker, V.T., Simpson, R.L. y Leck, M.A. 1989. Pattern and process in the dynamics of seed banks. En: Leck M.A., Parker V.T y Simpson R.L. (Ed.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, New York. 367-384 pp.
- Pekas, K.M. y Schupp, E.W. 2013. Influence of aboveground vegetation on seed bank composition and distribution in a Great Basin Desert sagebrush community. *Journal of Arid Environments* 88: 113-120.
- Pirk, G.I. y López De Casenave, J. 2014. Effect of harvester ants of the genus *Pogonomyrmex* on the soil seed bank around their nests in the central Monte desert, Argentina. *Ecological Entomology* 39: 610-619.

- Powell, A.M. 1978. Systematics of Flaveria (Falveriinae—Asteraceae). Missouri Botanical Gardens Press 65: 590-636.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Savadago, P., Sanou, L., Djibril-Dayamba, S., Bognounou, F. y Thiombiano, A. 2016. Relationships between soil seed banks and above-ground vegetation along a disturbance gradient in the W National Park trans-boundary biosphere reserve, West Africa. *Plant Ecology* 10: 349-363.
- Simpson, R.L., Leck M.A. y Parker, V.T. 1989. Seed banks: General concepts and methodological issues. En: Leck M.A., Parker V.T y Simpson R.L. (Ed.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, New York. 3-8 pp.
- Sosa-Quintero, J. y Godínez-Alvarez, H. 2018. Human activities in a tropical Mexican desert: Impact of rainfed agriculture and firewood extraction on vegetation and soil. *Land Degradation and Development* 30: 494-503.
- Thompson, K. 1992. The functional ecology of seed banks. En: Fenner, M. (Ed.). *Seeds: The ecology of regenerations in plant communities*. CABI Publishing, Wallingford. 231-258 pp.
- Thompson, K. 2000. The functional ecology of soil seed banks. En: Fenner, M. (Ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing, Wallingford. 215-235 pp.
- Thompson, K. y Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.

- Val, J., Travers, S.K., Oliver, I. y Eldridge, D.J. 2020. Perennial plant patches are sinks for seed in semi-arid woodlands in varying condition. *Applied Vegetation Science* 00: 1-9.
- Valiente-Banuet, L. 1991. Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P. Flores-Hernández, N., Arizmendi, M. del C., Villaseñor, J.L. y Ortega Ramírez, J. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 25-74.
- Van der Valk, A.G., Welling, C.H. y Pederson, R.L. 1989. Vegetation change in a freshwater wetland: A test of a priori predictions. *Botany Publication and Papers* 101.
- Walck, J.L., Baskin, J.M., Baskin, C.C. y Hidayati, S.N. 2005. Defining transient and persistent seed banks in species with pronounced seasonal dormancy and germination patterns. *Seed Science Research* 15: 189-196.
- Weller, S. A. 2009. Plantas de la Reserva de la Biósfera Tehuacán – Cuicatlán. Vol . I: Especies de Puebla. S P R O C Peace E Corps México C A E P. S. P. R. O.
- Wellstein, C. Annette, O. y Waldhardt, R. 2007. Seed bank diversity in mesic grasslands in relation to vegetation type, management and site conditions. *Journal of Vegetation Science* 18:153-162.
- Williams, L., Reich, P., Capon J.S. y Raulings, E. 2008. Soil seed banks of degraded riparian zones in southeastern Australia and their potential contribution to the restoration of understory vegetation. *River Research and Applications* 24: 1002-1017.

Zavala, J. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica* 7: 99-120.

Apéndices

Apéndice 1. Especies encontradas en el banco de semillas de los cuatro tipos de cobertura vegetal (CCA=campo de cultivo abandonado, CCH=campo de cultivo abandonado con chimalacate, MA=mezquital abierto, MC=mezquital cerrado), junto con su forma de crecimiento (hier=hierba, arbu=arbusto, arbo=árbol, sucu=suculenta, epif=epífita) y longevidad (A=anual, P=perenne).

Familia	Especie	Forma de crecimiento	Longevidad	Cobertura vegetal			
				CCA	CCH	MA	MC
Amaranthaceae	<i>Amaranthus hybridus</i> L.	hier	A	X	X	X	X
Apiaceae	Apiaceae 1	-	-				X
Asteraceae	<i>Flaveria ramosissima</i> Klatt.	hier	A	X	X	X	X
	<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	hier	P	X	X	X	X
	<i>Verbesina neotenoriensis</i> B.L. Turner	arbu	P		X	X	X
	<i>Viguiera dentata</i> (Cav.) Spreng.	hier	A	X			
	<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray	hier	P	X			
Boraginaceae	<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto	sucu	P				X
Cactaceae	<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton & Rose	sucu	P			X	
	<i>Mammillaria carnea</i> Zucc. ex Pfeiff.	Sucu	P			X	
	<i>Mammillaria</i> 1	sucu	P			X	
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart. ex Pfeiff.) Console	sucu	P	X	X	X	X
	<i>Opuntia</i> 1	sucu	P				X
	Chenopodiaceae	Chenopodiaceae 1	-	-			X
Crassulaceae	Crassulaceae 1	-	-	X	X	X	
Cucurbitaceae	<i>Apodanthera aspera</i> Cogn.	hier	P			X	
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia tricolor</i> Greenm.	hier	A	X	X	X	X
	Euphorbiaceae 1	-	-		X		
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	arbo	P		X		
	Fabaceae 1	-	-				X
	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst.	arbo	P				X
Petiveriaceae	<i>Rivina humilis</i> L.	hier	P				X
Phytolaccaceae	Phytolaccaceae 1	-	-				X
Plantaginaceae	<i>Plantago</i> sp.	hier	P	X			
Poaceae	<i>Aristida adscensionis</i> L.	hier	A		X		

	<i>Bouteloua barbata</i> P.M. Peterson, Romasch. & Y. Herrera	hier	P				X	
	<i>Trichloris pluriflora</i> E. Fourn.	hier	P	X	X			
	<i>Chloris virgate</i> Sw.	hier	P	X	X			
	<i>Panicum hallii</i> Vasey	hier	P		X			
	Poaceae 1	-	-		X			
	<i>Setaria</i> 1	hier	P		X			
	<i>Setaria macrostachya</i> Kunth	hier	P	X	X			X
Santalaceae	<i>Phoradendron</i> sp.	epif	P				X	X
Scrophulareaceae	Scrophulareaceae 1	-	-	X				
Simaroubaceae	<i>Castela texana</i> (Torr. & A. Gray)	arbo	P					X
	Rose							
Solanaceae	<i>Datura innoxia</i> Mill.	arbu	P	X	X			X
	<i>Solanum rostratum</i> Dunal	hier	A	X	X		X	X
Talinaceae	Talinaceae 1	-	-					X

Apéndice 2. Especies registradas en los cuatro tipos de cobertura vegetal (CCA=campo de cultivo abandonado, CCH=campo de cultivo abandonado con chimalacate, MA=mezquital abierto, MC=mezquital cerrado), junto con su forma de crecimiento (hier=hierba, arbu=arbusto, arbo=árbol, sucu=suculenta, epif=epífita) y longevidad (A=anual, P=perenne).

Familia	Especie	Forma de crecimiento	Longevidad	Cobertura vegetal			
				CCA	CCH	MA	MC
Acanthaceae	<i>Carlowrightia neesiana</i> (Schauer ex Nees) T.F. Daniel	hier	P			X	
	<i>Ruellia sp</i>	hier	P				X
Amaranthaceae	<i>Amaranthus hybridus</i> L.	hier	A	X	X		X
	<i>Iresine sp</i>	hier	P			X	X
Apocynaceae	<i>Vallesia glabra</i> (Cav.) Link	arbu	P				X
Asparagaceae	<i>Agave karwinskii</i> Zucc.	sucu	P			X	
	<i>Agave marmorata</i> Roezl	sucu	P			X	X
Asphodelaceae	<i>Aloe sp</i>	sucu	P			X	
Asteraceae	<i>Flaveria ramosissima</i> Klatt	hier	A	X	X	X	
	<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	hier	P	X	X	X	X
	<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	hier	A	X	X	X	
	<i>Tithonia tubaeformis</i> (Jacq.) Cass.	hier	A		X		
	<i>Trixis pringlei</i> B.L. Rob. & Greenm.	arbu	P				X
	<i>Verbesina neotenoriensis</i> B.L. Turner	arbu	P		X	X	X
	<i>Viguiera dentata</i> (Cav.) Spreng.	hier	A		X	X	X
Boraginaceae	<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray	hier	P	X	X		
	<i>Tournefortia mutabilis</i> Vent.	arbu	P		X		
	<i>Cephalocereus columna-trajani</i> (Karw. ex Pfeiff.) K. Schum.	sucu	P			X	X
Cactaceae	<i>Coryphantha pallida</i> Britton & Rose	sucu	P	X		X	X
	<i>Opuntia pubescens</i> H.L. Wendl. ex Pfeiff.	sucu	P	X		X	X
	<i>Equinocactus platyacanthus</i> Link & Otto	sucu	P			X	
	<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton & Rose	sucu	P	X		X	X
	<i>Ferocactus robustus</i> (Link & Otto) Britton & Rose	sucu	P			X	X
	<i>Hylocereus undatus</i> (Haw.) Britton & Rose	sucu	P			X	X

	<i>Mammillaria carnea</i> Zucc. ex Pfeiff.	sucu	P	X			X
	<i>Mammillaria collina</i> J.A. Purpus	sucu	P				X
	<i>Mammillaria magnimamma</i> Haw	sucu	P				X X
	<i>Mammillaria sphaelata</i> Mart.	sucu	P				X X
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart. ex Pfeiff.) Console	sucu	P				X X
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Backeb.	sucu	P				X X
	<i>Opuntia decumbens</i> Salm-Dyck	sucu	P				X X
	<i>Opuntia depressa</i> Rose	sucu	P	X	X		X X
	<i>Opuntia imbricata</i> (Haw.) DC.	sucu	P				X
	<i>Opuntia pilifera</i> F.A.C. Weber	sucu	P	X	X		X X
	<i>Opuntia pumila</i> Rose	sucu	P				X
	<i>Opuntia tunicata</i> (Lehm.) Pfeiff.	sucu	P	X			X
	<i>Pachycereus hollianus</i> (F.A.C. Weber) Buxb.	sucu	P				X X
	<i>Pachycereus marginatus</i> (DC.) Britton & Rose	sucu	P				X X
	<i>Peniocereus viperinus</i> (F.A.C. Weber) Kreuz.	sucu	P				X
	<i>Pilocereus chrysacanthus</i> F.A.C. Weber ex Schum.	sucu	P				X
	<i>Stenocereus dumortieri</i> (Scheidw.) Buxb.	sucu	P				X
	<i>Stenocereus pruinosus</i> (Otto ex Pfeiff.) Buxb.	sucu	P				X
	<i>Stenocereus stellatus</i> (Pfeiff.) Riccob.	sucu	P				X X
Cannabaceae	<i>Celtis pallida</i> Torr.	arbo	P				X X
Cordiaceae	<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	arbu	P			X	X
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia tricolor</i> Greenm.	hier	A	X	X		X
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	arbo	P	X			
	<i>Acacia constricta</i> Benth.	arbu	P	X			X
	<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms	arbo	P			X	X X
	<i>Dalea carthagenensis</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	hier	P	X	X		X X
	<i>Lonchocarpus sp</i>	arbu	P				X
	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst	arbo	P	X	X		X X
Nyctaginaceae	<i>Allionia incarnata</i> L.	hier	A			X	
Petiveriaceae	<i>Rivina humilis</i> L.	hier	P				X
Poaceae	<i>Arundo donax</i> L.	hier	P			X	X

	<i>Setaria macrostachya</i> Kunth	hier	P	X	X	X	X
Rhamnaceae	<i>Ziziphus amole</i> (Sessé & Moc.) M.C. Johnst.	arbo	P			X	X
Santalaceae	<i>Phoradendron californicum</i> Nutt.	epif	P				X
Simaroubaceae	<i>Castela erecta</i> Turpin	arbo	P				X
	<i>Castela texana</i> (Torr. & A. Gray)	arbo	P			X	X
	Rose						
Solanaceae	<i>Datura innoxia</i> Mill.	arbu	P		X		
	<i>Solanum tridynamum</i> Dunal	hier	A	X	X	X	X
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.	arbu	P	X		X	X