



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

BANCO DE SEMILLAS EN PASTIZALES GANADEROS
Y EN DOS AMBIENTES DE SELVA HUMEDA EN LA
REGION LACANDONA, CHIAPAS, MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

LEONEL ARTURO LOPEZ TOLEDO



ASESOR DE TESIS: DR. MARTINEZ RAMOS



DICIEMBRE DEL 2000

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION DE POLAR



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

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Banco de semillas en pastizales ganaderos y en dos ambientes
de selva húmeda en la región Lacandona, Chiapas, México
realizado por Leonel Arturo López Toledo

con número de cuenta 9130692-0 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis *Dr. Miguel Martínez Ramos*
Propietario

Propietario *Dra. María Teresa Valverde Valdéz*

Propietario *Dra. Julieta Benítez Malvido*

Suplente *Biol. Pedro Eloy Mendoza Hernández*

Suplente *Biol. Claudia Gabriela Montes Cartas*

Consejo Departamental de

Edna María Suárez Díaz

Dra. Edna María Suárez Díaz

FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

Dedico esta pequeña
contribución a la memoria
del Dr. Carlos VázquezYanes



Dios creó el cielo y la tierra,
en el cielo sembró las estrellas
y en la tierra los árboles
y los unió por una sola raíz
por eso cuando cae un árbol
cae una estrella

Agradecimientos

Esta parte de mi vida está al igual que mi vida entera, llena de agradecimientos, y no me importa si esta sección es mas grande que la tesis misma, pero quiero agradecer a todas las personas, lugares, relatos, etapas de la vida, consejos y regaños que han hecho de mi lo que soy y lo que no soy.

Primero que nadie agradezco a la vida y a mis padres aunque no la hubiera querido me la han dado. Les doy las gracias por no haberme preguntado. En especial agradezco a mi padre por todo el apoyo que me han dado durante ya 25 años de vida ya estuvo no!!.

En la niñez mi Tía Guadalupe fungió como mi madre, dándome todo tipo de cariños, consejos, regaños y uno que otro golpecillo. A ella debo la dedicación, responsabilidad y ganas que creo tener para el estudio y para vivir la vida misma. A ella también agradezco el haberme aceptado como un hijo mas.

A mi tía Lupita y a Ossiel también agradezco el haber procreado a mi prima Lorena al mismo tiempo en que yo me encontraba ya concebido. Con ella viví las experiencias mas estupendas de la niñez y parte de la adolescencia. A ella le agradezco el haberme dejado compartido tantos momentos juntos y también le agradezco el haberse casado y haberme convertido en tío por primera vez.

A mi tía Gloria y toda su familia le agradezco el haberme apoyado de todas las formas posibles. Igualmente agradezco a mi tía flor, mi Tía Elva y a mi Tía Paquita a quien nunca olvidaré.

Todos mis primos me apoyaron de alguna u otra manera. Agradezco especialmente a Norma por todos lo que ha hecho por mi y por mi padre. A Rosi, a Temo, Miguel, Pancho (Israel), Yoya (Gloria), Leonel, Tono, Checo, Bety, Memo, Carlos, Gaby, Beto, Lilia, Margarita, David, Marcela, y a todos los sobrinos que para nombrarlos necesitaria kilométricas hojas.

Al abandonar Tapachula para estudiar en la Cd. de México, pasé algunos momentos difíciles, que lo hubieran sido mas sino hubiera tenido la ayuda y los apapachos en especial de mi Tía Evi y mi Tío Manfredo y también de sus hijos.

A mi Tío Manfredo también agradezco durante ya 10 años el haberme dado miles de consejos de todo tipo, por apoyarme económicamente, por haberme dejado vivir en su casa y en su negocio. Vivir esta etapa sin su ayuda implicaría haber vivido otra vida.

A Olimpia agradezco el haberme compartido sus vivencias y estupendos momentos. Leoncio me ayudó mucho prestándome libros y dándome consejos sobre los posibles problemas de la Prepa y después en la Facultad. Al final de esta tesis usamos una de sus múltiples tarjetas de crédito para comprar una computadora sin la cual hubiera sido prácticamente imposible terminar esta tesis.

Mi primo Julio fue un gran amigo durante los primeros años en mi estancia en la Cd. de México, me ayudó a estudiar materias que sin su ayuda hubieran sido mas difíciles de aprobar y sobre todo de comprender. También a él agradezco el haberme ayudado a formar una actitud mas crítica de las cosas, y por otros tantos consejos y demás cosas.

Al entrar a la ENEP-Iztacala y posteriormente a la Facultad de Ciencias conocí una gran cantidad de amigos con quienes vivimos muchísimas agradables y desagradables experiencias. Iván, Georgina, Nohemí, Vladimir, Lucio, Gustavo y tantos más a quienes sería imposible recordar y mencionar en este pequeño espacio. Durante mi estancia en la cd. de Morelia también conocí una gran cantidad de amigos. Especialmente agradezco a Jorge Rodríguez Velásquez (la Quickiriza) y a Gloria Orozco el haberme dejado compartir su casa durante casi tres meses, a Jorge también agradezco el haberme enseñado tantas y tantas cosas y por ser tan buenísima onda y por haberme ayudado en el trabajo de campo y de laboratorio de esta tesis y también por haber soportado tantas preguntas sobre Glim, Excel y demás programas usados en el laboratorio.

Horacio Paz me dejó llegar a su departamento en Morelia por algunos días y también me ayudó muchísimo en los análisis en Glim, además de haber vivido experiencias junto con Charlie y Michiel muy gratas.

Agradezco a mi queridísimo amigo Charlie el haber compartido un depto durante casi nueve meses durante los cuales nos la pasamos padrísimo compartiendo tantas experiencias buenas y no tan buenas.

Al Dr. Michael Soulé o Lenguitas (Miguel Salinas) agradezco todas las bromas y albures que aprendí de él así como un sin número de trucos, programas y páginas de internet en especial la de Karinita23 (es broma!).

Agradezco a Michiel van Breugel la amistad que ya durante casi tres años hemos compartido. A él le agradezco haber revisado la parte en inglés de esta tesis. Igualmente el Dr. Frans Bongers y el Dr. Niels Aten leyeron una primera versión e hicieron importantes comentarios para mejorar el artículo.

Agradezco a todos los compañeros del DERN (IE Campus Morelia) por la gran cantidad de pachangas y viajes que se organizaron e hicieron más agradable la estancia en aquella preciosa ciudad. Especialmente a Diana Villagómez, Christopher González, Ana Berta y Ana María (las Ana's), Carmen González, Araceli Samaniego, Janika (Janik), Leoncia (Leonor). Con Omar Chassin fuimos muchas veces al cine y muchas veces me dio raid (ahí nomás por Cosmos!!). Chucho (Jesús Junco) siempre me dio el último raid (el de las once) y platicamos cosas muy interesantes que provocaron reflexiones y sobre todo muchas risas.

Gaby Montes me invitó de esclavo y chalán para su trabajo de tesis en cinco salidas durante un año. En ellas y con ella conocí muchísimo el mundo de la Ecología. También me ayudó a preparar los exámenes de Ecología y con cualquier tipo de duda académica y existencial durante toda la licenciatura y hasta la actualidad. Muchas veces me prestó dinero que algunas veces (o quizás todas) no le pague (le agradezco por no haberme cobrado). Además me regaló el Libro de Begon, Harper y Townsend, que marcó mi destino académico. Le agradezco ser una gran amiga.

También agradezco el haber pasado gracias a ella alrededor de 14 horas dentro del manglar, sin dormir y con miles de piquetes de mosquitos

En la parte final de la escritura de esta tesis me prestó su computadora y su casa y muchas veces me ha invitado a comer, espero que lo siga haciendo.

También revisó el manuscrito de "Fuentes de propágulos" para Mesoamericana al igual que Mariana e Irene.

Durante las salidas con Gaby conocí al Dr. Jorge López-Portillo y al Dr. Guillermo Angeles, de ellos conocí su amabilidad y a dos grandes personas y académicos. También aprendí una gran cantidad de técnicas, hipótesis y teorías, así como buenísimos chistes.

Con Xavier Mungarro y Araceli Bonilla nos llevamos excelentemente bien durante muchos años durante los cuales hicimos un viaje a la lacandona en julio de 1995, guiados por personal del grupo maderero Perrioni. A Javier (primo de Xavier) y a Perrioni agradezco el haber entrado por vez primera a este mágico lugar.

En este viaje también nos acompañó mi queridísimo amigo Guillermo Gil con quien conocimos muchísimos lugares superinteresantes. Lo admiré mas cuando desinteresadamente lo vi atender a las personas heridas en un accidente en la carretera Palenque-San Cristóbal. Con el también hice un viaje a Guatemala

A mi gran amigo y hermano Balam con quien vivimos grandes momentos a lo largo de la carrera, tanto en las buenas como en las malas. Con el hice una gran cantidad de viajes incluidas "la exploración Lacandona-1996" y muchas al Tacaná. Con el tenemos muchos planes para el futuro. Esperamos los podamos cumplir.

Una sección aparte de agradecimientos merecería el Dr. Miguel Martínez Ramos, que ha sido durante ya casi tres años un buen amigo y un gran asesor. Los primeros artículos que leí de Ecología de Poblaciones de Plantas y de Claros de selvas fueron de él y junto con el libro de Begon, Harper y Townsend estos artículos definieron mi vida académica. Le agradezco el haber escrito este artículo y por haberlo escrito de manera muy agradable y entendible, así como todos los demás de su autoría. El me apoyo mucho a mi llegada a la Cd. de Morelia. Le agradezco haber aceptado que formara parte de su equipo de trabajo.

Con Lenin cursamos muchas materias durante la carrera en la Facultad y nos divertimos mucho sobre todo en Botánica III y Zoología II

Carlito (bisogné) Galindo fue mi primer amigo en la Facultad de Ciencias y hasta la fecha es un gran amigo. Con el curse muchas materias y también hicimos algunos viajes. El encontró la localidad de *Psilotum* y junto con el publicamos nuestro primer artículo (de muchos, esperamos).

Oliva, Benito, Jorge y Paty fueron también grandísimos amigos durante la carrera a todos ellos les agradezco el haberme brindado una amistad sincera. Benito y Jorge nos invitaron muchas veces a su casa y nos la pasamos muy padre. Juntos cursamos muchas materias y nos ayudamos mucho especialmente Oliva me ayudó con tareas, prácticas y con muchas experiencias de la vida. Paty siempre tenía mucho dinero y nos invitaba al cine, le agradezco y ojala y lo siga haciendo. (no te hagas Paty!!).

Angélica y Fernanda hicieron que fuera con mayor interés a la Facultad. Casi al final de esta tesis pase agradables momentos con Andrea, por ello le agradezco.

Al Dr. Guillermo Ibarra a quien conocí a su regreso de Camberra, me ayudó muchísimo con la identificación de los síndromes de dispersión de las especies de este estudio. Además con el compartimos grandes momentos en algunas fiestas y el futbolito de los miércoles. También me apoyó con mucha bibliografía y con una gran cantidad de consejos y regaños, en algunos de los cuales no le hice caso espero que el sea el que se equivoque y si soy yo pues se que podré contar con su ayuda y otros consejos que esa vez si tomaré en cuenta.

El Dr. Ken Oyama nos apoyó muchísimo para la publicación de la nota del *Psilotum* y algunas veces que le he pedido ayuda me la ha proporcionado.

En el laboratorio del Dr. Victor Chávez-Avila realicé una estancia , le agradezco el haberme dado esa oportunidad durante la cual aprendí mucho acerca del Cultivo de Tejidos. El Dr. Carlos Vázquez-Yanes me invitó muy amablemente a realizar el servicio social con él, después me revisó los primeros resultados de esta tesis y me proporcionó un mundo de literatura de la cual él era una parte importante. De él admiré su grandeza y sencillez para con todos y me hubiera gustado que revisara esta tesis.

La Dra. Blanca Pérez-García me apoyó mucho en el trabajo con las esporas del *Psilotum* y aunque no tuvimos grandes resultados, la estancia en su laboratorio de la UAM-Iz fue de mucha formación profesional para mí. Además le agradezco que no me haya cobrado la inscripción al Congreso Latinoamericano de Botánica en 1998. Ella también revisó muy desinteresadamente esta tesis e hizo grandes aportaciones para mejorarla.

El Dr. Ramón Riba revisó un primer manuscrito de la nota del *Psilotum* y fue muy amable durante las visitas a la UAM-Iz. A través de él conocimos a la Dra. Blanca Pérez.

Al Dr. Miguel Soto le agradezco el que me haya invitado a trabajar con él desde que lo conocí. Muchos de los conocimientos que tengo de orquídeas y de bosques tropicales de Chiapas se lo debo a él. Le agradezco que me esté apoyando en el proyecto de las orquídeas del Tacaná.

Al Dr. Miguel Martínez-Ramos, la Dra. Julieta Benitez-Malvido, a la Dra. Teresa Valverde, al Biol. Pedro Eloy Mendoza y a la Biol. Gabriela Montes (Gabylonga) les agradezco que me hayan revisado esta tesis y que hayan formado parte del comité de sinodales, gracias a ellos por haber aportado sus conocimientos lo que mejoró mucho la presentación del presente estudio.

Finalmente quiero agradecer al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) quien apoyó el proyecto "Regeneración de selvas en potreros abandonados en la región Lacandona, Chiapas, México. Número L0046-N a cargo del Dr. Miguel Martínez-Ramos" proyecto dentro del cual se realizó este trabajo.

También agradezco a Fundación UNAM que a través del programa PROBETEL me otorgó una beca de licenciatura durante 12 meses.

Índice

Agradecimientos	i
Resumen	1
Introducción	2
Objetivos	14
Sitio de Estudio	15
Materiales y Métodos	20
Análisis de Datos	23
Resultados	26
Discusión	46
Conclusiones	57
Perspectivas	59
Literatura citada	61
Apéndice 1	69
Apéndice 2	71

Banco de semillas en pastizales ganaderos y en dos ambientes de selva húmeda en la región Lacandona, Chiapas, México.

Resumen

El presente estudio tuvo la finalidad de evaluar, a través de un estudio estático, las posibles consecuencias del uso de la tierra como pastizales ganaderos sobre el banco de semillas de especies vegetales nativas de una selva húmeda en el sureste de México. Se exploró la posible contaminación del banco de semillas de la selva definida esta como la presencia de semillas de plantas exóticas (no nativas) provenientes de los pastizales ganaderos. También se evaluaron algunos atributos del banco de semillas de sitios de selva que puedan ser útiles en la regeneración de selvas en áreas alteradas.

El estudio se desarrolló en el sureste de la región Lacandona en el Estado de Chiapas, donde la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA) está limitada por el Río Lacantum de la zona del Marqués de Comillas. En esta área en las últimas dos décadas se han desarrollado asentamientos humanos, lo cual ha creado un mosaico de terrenos con usos agrícolas, ganaderos, forestales y áreas con vegetación secundaria de diferentes edades y estadios sucesionales.

Para conocer la composición, estructura y abundancia del banco de semillas, se muestreó el suelo bajo tres condiciones ambientales: 1) claros de selva, 2) selva con dosel cerrado (alrededores de la Estación Chajul-interior de la RIBMA) y, 3) pastizales ganaderos recién abandonados (en ejidos de la zona del Marqués de Comillas). Se tomaron 15 muestras de la capa superficial (0-5 cm) y 15 de la capa profunda (5.1-10 cm) en cada sitio y se muestrearon 6 sitios por cada condición ambiental. Las muestras de suelo se ubicaron en un invernadero de campo, se regaron diariamente para inducir la germinación de las semillas y se registró la emergencia de plántulas solamente durante 45 días, debido a que la ocurrencia del Huracán Mitch en noviembre de 1998 impidió continuar el estudio.

El banco de semillas en sitios de selva está dominado principalmente por dos especies pioneras (>50%): *Cecropia* sp y *Acalypha diversifolia*. En los pastizales ganaderos de las especies de selva solo se registró *Cecropia* sp (con una cantidad 10 veces menor que en la selva) y *Ochroma lagopus*, árbol pionero anemócoro, no registrado en los sitios de selva.

En los pastizales, debido al uso del suelo, el banco de semillas está dominado por grupos de plantas de ambientes alterados tales como pastos, hierbas y arbustos tipo maleza, de las cuales *Fymbristilys dichotoma* (Cyperaceae) representa el 47 % del total de registros. Algunas especies de estos grupos también se presentaron al interior de los sitios de selva, incluso en aquellos ubicados cuatro kilómetros del límite de la Reserva. Esto resulta preocupante, ya que el mosaico de diferentes usos de suelo que se presenta en la zona del Marqués de Comillas puede estar funcionando como una fuente de contaminación biológica que puede provocar alteraciones en los procesos ecológicos dentro de la selva.

El manejo intenso del suelo provoca la alteración de las fuentes de propágulos para la regeneración de la selva. Algunos de los atributos del banco de semillas de selva nos proporcionan herramientas útiles para futuros intentos de recuperación de selvas en áreas alteradas.

Introducción

En las selvas húmedas las semillas recién dispersadas de la planta madre pueden seguir dos caminos dependiendo de sus estrategias de regeneración: 1) germinar inmediatamente y permanecer como plántulas en el hábitat sombrío del sotobosque, ó 2) permanecer como semillas latentes hasta que se presenten las condiciones óptimas para germinar y crecer. Según la clasificación de estrategias de regeneración que se ha manejado para árboles de selvas húmedas, las especies primarias se ubican en el primer grupo y las especies pioneras en el segundo (Vázquez-Yanes 1980, Brokaw 1985, Fenner 1985, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1985, Martínez-Ramos 1985, Garwood 1989, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993, Orozco-Segovia *et al* 1993).

El permanecer latentes les permite a las semillas no germinar y a permanecer viables fisiológicamente durante mucho tiempo (aunque ecológicamente talvez no). Desde 1977 Harper diferenció tres tipos de latencia basándose en el tipo de restricción (factores externos e internos) que impide la germinación de las semillas.

a).- **Latencia innata:** Las semillas con este tipo de latencia son incapaces de germinar debido a restricciones de tipo fisiológico, por ejemplo, aquellas semillas que se dispersan sin estar maduro el embrión no germinarán hasta que éste alcance la madurez. Otro caso es la presencia (ó ausencia) de sustancias que inhiben (ó activan) la germinación. Las semillas que presentan latencia innata también pueden permanecer latentes por presentar una testa seminal demasiado gruesa y dura que impide la entrada de oxígeno y/o agua (Harper 1977, Fenner 1985, Valverde 1988, Garwood 1989). A este tipo de latencia también se le conoce como primaria ó endógena y es la misma que algunos autores han descrito más detalladamente en cinco tipos: física, fisiológica, combinada, morfológica y morfofisiológica (Baskin & Baskin 1989).

b).- **Latencia forzada:** Las semillas con este tipo de latencia tienen las propiedades fisiológicas para germinar pero las condiciones medioambientales se lo impiden. Dentro de este tipo se encuentran las semillas con germinación termorregulada, en donde la temperatura juega un papel importante para la germinación (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1985, Valverde 1988). Este es el caso de algunas especies pioneras de selvas húmedas, como *Heliocarpus apendiculatus*, en la cual la germinación se activa a temperaturas de entre 32 y 39 ° C, alcanzando también los mayores porcentajes de germinación bajo estas condiciones (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1985). Los cambios en la calidad e intensidad de luz también pueden modificar los patrones de germinación de las semillas. Por ejemplo, *Cecropia obtusifolia* y *Piper auritum* son algunas especies que en sus

semillas poseen pigmentos (fitocromos) que inducen la germinación cuando la proporción rojo/rojo lejano es elevada, indicando la presencia de ambientes ricos en luz en los que las plantas sobreviven y se reproducen (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1985, Orozco-Segovia *et al* 1993). Este tipo de latencia es llamada también exógena o ecológica.

c).- **Latencia inducida:** Es aquella en la que algún factor no es favorable para la germinación aunque la semilla ya esté fisiológicamente madura y el suministro de agua sea adecuado. La persistencia de la latencia aún cuando el factor inhibidor ha sido eliminado es lo que distingue a la latencia inducida de la latencia impuesta. Generalmente, este tipo de latencia es antecedida por una latencia primaria (o innata) por lo que también es llamada latencia secundaria. Los casos más estudiados son los de narcosis inducida por CO₂ o algunos impuestos por ausencia de luz (Harper 1977, Fenner 1985, Valverde 1988).

La latencia de las semillas, aunada a una viabilidad fisiológica y ecológica temporal, dan como resultado que en el suelo de la selva se acumulen semillas formando, para cada especie, un banco de semillas. El banco de semillas de una comunidad está formado por todas y cada una de las semillas viables de diferentes especies que se encuentran enterradas ó sobre la superficie del suelo ó en la hojarasca-humus asociado. (Harper 1977, Garwood 1989, Simpson 1989, Murdoch & Ellis 1992, Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). El tiempo que las semillas pueden permanecer en el suelo está determinado por las condiciones medio-ambientales (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993), por la presencia de depredadores y/o patógenos (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990, Dalling *et al.* 1998) y por las características propias de las especies, tales como sus propiedades fisiológicas y procesos poblacionales que incluyen la germinación, latencia, viabilidad, dispersión y lluvia de semillas (Vázquez-Yanes 1980, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). Una de las propiedades de banco de semillas será su composición en donde va a influir la procedencia de las semillas que puede ser del vecindario local ó de semillas que llegan por medio de dispersión por viento o animales (Harper 1974, Martínez-Ramos 1994).

Estos factores determinan a nivel poblacional la variación espacio-temporal (entradas y salidas de semillas) y, a nivel comunitario la abundancia, composición y estructura del banco de semillas (Sarukhán 1974, Harper 1977) (Fig. 1).

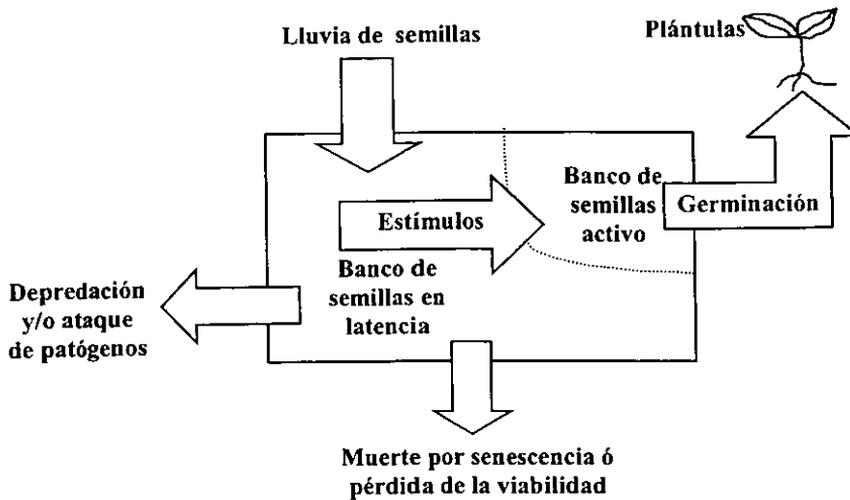


Figura 1. - Diagrama que representa el destino de las semillas, su dispersión y su integración al banco latente o al banco activo (Modificado de Harper 1977).

Tipos de bancos de semillas

Dependiendo de la permanencia de las semillas en el suelo del bosque se pueden clasificar distintos tipos de bancos de semillas, por ejemplo, Thompson & Grime (1979) propusieron cuatro tipos diferentes de banco de semillas tomando en cuenta el tiempo de permanencia en el suelo, clasificándolos en i) transitorio, ii) transitorio con semillas de latencia prolongada, iii) pseudopersistente y iv) persistente. Esta clasificación generalmente, es aplicada a zonas templadas (Mostacedo 1997)

Garwood (1989), estableció una clasificación más detallada y más acorde con la naturaleza de las plantas de zonas tropicales. En su clasificación se incluyen aspectos tales como la frecuencia de dispersión, el comportamiento de germinación y las estrategias de regeneración de las especies (Cuadro 1). De acuerdo con esta clasificación, los bancos de semillas pueden ir de transitorios hasta persistentes. En plantas tropicales los tipos de bancos de semillas varían dependiendo de las estrategias de regeneración. Para especies primarias el tipo de banco de semillas puede ser transitorio, transitorio con banco de plántulas, transitorio retardado o transitorio estacional. Para árboles pioneros, el tipo de banco de semillas puede ser transitorio, pseudopersistente, transitorio-

estacional ó persistente (Garwood 1989, Mostacedo 1997). Incluso se podría decir que el banco de semillas puede variar dependiendo de la profundidad del suelo, dado que en la superficie del suelo la mayor proporción de semillas germina o se pierde por depredación, mientras que la pequeña proporción de las semillas que logra incorporarse al suelo se mantiene latente por un período largo en espera de las condiciones óptimas para germinar (Garwood 1989, Mostacedo 1997). Por ejemplo, para *Heliocarpus appendiculatus*, árbol pionero anemócoro de la selva de Los Tuxtlas, se encontró en la superficie del suelo un banco de semillas que podría clasificarse como "transitorio-estacional", pero a mayor profundidad el banco de semillas se comporta como "persistente" (Mostacedo 1997).

Importancia del banco de semillas

A nivel de las poblaciones, el banco de semillas funciona como un almacén de "memoria evolutiva", ya que en él pueden encontrarse semillas genéticamente diferentes, tanto espacial como temporalmente (Levin 1990). Este reservorio de variación genética puede jugar un papel importante en el amortiguamiento de cambios genéticos que pueden presentarse en una población (Silvertown 1982, Levin 1990). A nivel comunitario, el banco de semillas se considera como el potencial florístico de una comunidad vegetal (Guevara & Gómez-Pompa 1972). En zonas tropicales, particularmente en selvas húmedas, el banco de semillas se considera como una de las fuentes de propágulos más importantes en el proceso de regeneración natural (Guevara & Gómez-Pompa 1972, Garwood 1989, Thompson 1992, Chandrashekara & Ramakhrisna 1993).

Diferentes estudios han demostrado la presencia de semillas de especies primarias en el suelo de la selva, y en mayor abundancia de semillas de especies pioneras (Guevara & Gómez-Pompa 1972, Garwood 1989, Chandrashekara & Ramakhrisna 1993). El bajo número de semillas de especies primarias en el banco se debe a que no pueden permanecer en el suelo por mucho tiempo, debido a su carácter recalcitrante y a que no tienen periodos de latencia, o si los tienen, estos son muy cortos (Garwood 1989; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). En general, las semillas de especies primarias poseen una gran cantidad de recursos maternos, lo que le da a las plántulas la capacidad de sobrevivir por algún tiempo aún cuando la germinación se dé en sitios con bajos niveles lumínicos (Whitmore 1989). Estas semillas tienden a ocurrir de manera heterogénea en el suelo de la selva tanto espacial como temporalmente, pues debido a su gran tamaño tienen una dispersión deficiente y una fructificación (producción de semillas) estacional. Generalmente alcanzan su mayor abundancia bajo la cobertura de los árboles progenitores y solo por algún tiempo (Martínez-Ramos 1985, 1991, 1994). Todos estos factores

determinan que las semillas de especies primarias tengan una presencia corta en el suelo, generalmente por un periodo no mayor a tres meses después de su arribo al suelo. La mayoría de las especies de la selva madura pertenecen a este último grupo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993).

Cuadro 1.- Tipos de Bancos de semillas. G: germinación, V: viabilidad, D: dispersión, A-O: Anual-Oscilatorio, A-I: Anual-intermitente, C-D: Continua-anual. (Modificado de Garwood 1989).

Bancos de Semillas	Estrategias de Regeneración			
	Malezas	Pioneras Tempranas	Pioneras Tardías	Primarias
Transitorio	G. Rápida V. Corta D. Anual	G. Rápida V. Corta D. Anual	G. Rápida V. Corta D. A-O	G. Rápida V. Corta D. A-O
Transitorio-Banco de Plántulas Pseudo-Persistente	-- G. Rápida V. Corta D. Continua	-- G. Rápida V. Corta D. Continua	--	G. Rápida V. Corta D. A-O
Transitorio Retardado	--	--	G. Retardada V. Intermedia D. A-O	G. Retardada V. Intermedia D. A-O
Transitorio Estacional	L. Estacional V. Intermedia D. C-A	L. Estacional V. Intermedia D. C-A	L. Estacional V. Intermedia D. A-I	L. Estacional V. Intermedia D. A-I
Persistente	L. Facultativa V. Prolongada D. C-A	L. Facultativa V. Prolongada D. C-A	--	--

Por el contrario, la abundancia de semillas de especies pioneras en el banco se debe a que sus semillas son ortodoxas con diferentes mecanismos de latencia. Estos mecanismos les proporcionan una viabilidad fisiológica prolongada (Garwood 1989, Orozco-Segovia *et al* 1993, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993) que puede durar varios años. Por ejemplo, Moreno-Casasola (1976) encontró en material almacenado en herbarios, semillas de *Heliocarpus apendicullatus* con 11 años de edad aún latentes y hasta de 49 años de edad para semillas de *Ochroma lagopus*. Otros casos de viabilidad prolongada son los registrados para especies de *Cecropia* en Surinam en las que se han encontrado viabilidades de entre 48 y 62 meses en condiciones semi-naturales (Holthuijzen & Boerboom 1982).

Contrario a una latencia fisiológica prolongada, la viabilidad ecológica no suele ser muy grande ya que gran cantidad de depredadores o patógenos pueden causar la muerte de las semillas (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990, Dalling *et al* 1998). Tal es el caso de las semillas de *Cecropia obtusifolia* en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, que potencialmente pueden permanecer viables hasta por períodos de 24 meses (Bosch & Vázquez-Yanes 1985, Alvarez-Buylla 1997), pero en condiciones naturales no llegan a permanecer más de 10 días en el suelo de la selva, siendo la depredación un factor importante en la pérdida de semillas (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990, Alvarez-Buylla 1997). Los patógenos también son un factor importante de mortalidad. Tal es el caso de *Miconia argentea* y *Cecropia insignis*, en la Isla de Barro Colorado, en donde hongos patógenos causan un alto porcentaje de mortalidad (Dalling *et al* 1998).

Las especies pioneras compensan esta pérdida mediante una abundante producción de pequeñas semillas, ampliamente dispersadas por el viento y/o por una gran cantidad de animales tanto a nivel temporal como espacial (Martínez-Ramos 1985, Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). La abundante producción y amplia dispersión de semillas provee una distribución homogénea del banco de semillas tanto a nivel temporal como espacial en el suelo del bosque (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993, Dalling *et al* 1998). De esta manera se encuentra siempre listo una fuente de semillas disponibles para el proceso de regeneración.

Factores ambientales en los claros que disparan la germinación

Cuando se produce la caída de un árbol en la selva, abriéndose un claro en el dosel, al nivel del suelo ocurren cambios en las condiciones ambientales, tales como calidad y cantidad de luz, humedad, temperatura y probablemente también en las concentraciones de gases (O_2 y CO_2) y nutrimentos en el suelo (Brokaw 1982, Brokaw 1985, Martínez-Ramos 1985, Chandrashekara & Ramakrishna 1993), asociado esto último a cambios en la presencia o abundancia de microorganismos degradadores.

Los cambios lumínicos que se dan con la apertura de claros están asociados a la composición espectral de la luz, ya que el follaje la descompone haciéndola pobre en rojo y rica en rojo lejano. Por el contrario, en los claros aumenta el cociente rojo/rojo lejano, dependiendo de la magnitud de la perturbación del dosel (Vázquez-Yanes & Smith 1982, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1985, Orozco-Segovia *et al.* 1993, Chandrashekara & Ramakhrisna 1993).

Con respecto a la temperatura, pueden darse aumentos de hasta 15 °C ó más sobre la temperatura media del suelo, debido a una mayor duración e intensidad lumínica. Esto provoca un aumento en la evaporación del agua a nivel del suelo y una disminución en la humedad relativa del aire (Brokaw 1985, Martínez-Ramos 1985, 1994, Chandrashekara & Ramakhrisna 1993).

En los claros de la selva los cambios son evidentes también en la comunidad de granívoros. Respecto a esto se ha propuesto que los troncos y/o ramas que se encuentran en el suelo pueden "proteger" a roedores, etc, que a su vez podrían afectar la remoción de semillas y el destino de las mismas (Martínez-Ramos 1985), aunque esto varía dependiendo de las especies. Por ejemplo, para *Astrocaryum mexicanum* en la selva de Los Tuxtlas, se encontró una menor remoción de semillas en sitios de claros de selva, lo que aumenta la probabilidad de germinar y/o establecerse. Esta probabilidad aumenta si la semilla se encuentra aislada de otras semillas de la misma especie (Rodríguez-Velazquez 1994).

Con la caída de ramas y/o árboles se da un aporte de materiales que pueden ser degradados y potencialmente pueden aumentar la disponibilidad de nutrimentos, dependiendo de la "calidad" de la especie que haya caído y del tiempo en que sea degradada (Chandrashekara & Ramakhrisna 1993). Finalmente, la apertura de claros también proporciona un espacio disponible para la colonización por especies pioneras (Martínez-Ramos 1985, Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990). Estos cambios afectan la probabilidad de germinación de las semillas, en especial las semillas de especies pioneras pueden disparar su germinación y crecimiento (Vázquez-Yanes 1980, Vázquez-Yanes & Smith 1982, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993).

Deforestación y transformación de la tierra en áreas de selvas húmedas

Las condiciones lumínicas y de alteración de la cubierta vegetal en los claros de la selva podrían ser burdamente comparadas con las condiciones que se presentan en áreas alteradas (e.g., campos de cultivo y pastizales abandonados), por lo que es factible pensar que las especies pioneras puedan comportarse en estas áreas transformadas como se comportan en los claros, es decir, tolerando las condiciones en estos sitios y facilitando e induciendo la regeneración de la selva (Uhl *et al.* 1981, Uhl *et al.* 1982, Nepstad *et al.* 1996, Méndez-Bahena 1999).

Debido a este comportamiento se cree que las especies pioneras pueden tener un uso potencial en acciones de recuperación o restauración de selva en áreas con un manejo agropecuario y/o forestal intenso (Uhl *et al.* 1981, González-Montagut 1996, Nepstad *et al.* 1996, Méndez-Bahena 1999). Por esto es importante realizar estudios de la diferentes etapas del ciclo de vida y el

comportamiento de las especies pioneras en estas áreas alteradas. Por ejemplo, el explorar el papel del banco de semillas de especies nativas de selva, en especial de especies pioneras, puede darnos herramientas y conocimientos útiles para la regeneración de selvas en áreas como pastizales ganaderos, campos de cultivo abandonados o áreas que se encuentren en alguna o en varias etapas del proceso de sucesión secundaria.

El interés por la recuperación de áreas alteradas ha surgido como una inquietud frente a los actuales problemas de deforestación, proceso que anualmente supera en los trópicos las 15×10^6 ha/año a nivel mundial (Whitmore 1997). La pérdida de grandes extensiones de bosque provoca graves problemas ecológicos tanto a nivel local como global. Localmente los suelos se erosionan y sufren deterioro físico y químico. Los procesos de quema pueden provocar alteraciones a nivel global en el balance atmosférico de agua y agregan enormes cantidades de bióxido de carbono a la atmósfera. Aunado a esto, se pierde una enorme diversidad biológica, tanto a nivel de la comunidad como poblacional y genético (Myers 1983). Esto es un problema mundial que en especial nos concierne estudiar debido a que nuestro país es poseedor de una enorme riqueza biológica, contenida en los diferentes ecosistemas que en él se presentan y en especial en el bosque tropical perennifolio.

Originalmente en nuestro país el bosque tropical perennifolio (*sensu* Rzedowski 1978) representaba el 1.6 % de todas las selvas neotropicales, pero en las últimas décadas ha sido drásticamente desmontado, dando como resultado que solo el 5 % de la superficie original se conserve en "pequeñas" áreas ubicadas en los estados de Veracruz, Oaxaca, Campeche, Quintana Roo y Chiapas (Gómez-Pompa 1990, Sarukhán 1991, Vázquez 1992, Guevara y Laborde 1993, Cuarón 1997). En estos lugares el método más frecuente de deforestación se lleva a cabo mediante el proceso de roza-tumba-quema (Gómez-Pompa 1990, Pérez 1991, Vázquez 1992, Guevara & Laborde 1993, Guevara *et al* 1997) en el cual se prepara la tierra para ser utilizada en actividades agrícolas de dos a cinco años. A medida que el suelo se empobrece, estos terrenos se pueden abandonar o utilizar para el establecimiento de pastizales ganaderos (Pérez 1991, Vázquez 1992, Quintana-Ascencio 1996, Guevara *et al* 1997). Esta situación ha causado la fragmentación de los hábitats originales dando como resultado un mosaico de campos agrícolas y ganaderos, remanentes de selva y de vegetación secundaria (Quintana-Ascencio 1996, Guevara & Laborde 1993, Guevara *et al* 1997, Méndez-Bahena 1999). En estas áreas desmontadas, las condiciones físico-químicas y la baja disponibilidad de nutrimentos en el suelo son desfavorables para el desarrollo de plantas de la selva (Uhl & Jordan 1984, Uhl & Buschbacher 1985, Buschbacher *et al.* 1988), pero sí permiten el

establecimiento de malezas autóctonas o exóticas (Uhl & Jordan 1984; Uhl *et al* 1982; Laurence *et al* 1998). Por ejemplo, el helecho maleza *Pteridium aquilinum* en la región de Chajul, Chiapas, abunda en áreas de suelo degradado y puede llegar a dominar grandes extensiones de pastizales abandonados, aún en áreas completamente rodeadas de selva (Suazo 1998).

Efectos potenciales de la deforestación y el manejo de la tierra sobre el banco de semillas

Con la pérdida de la selva y el manejo agrícola intensivo de la tierra y la introducción de ganado, fenómenos tales como la erosión, el empobrecimiento y compactación del suelo pueden impedir la regeneración natural de la selva a corto plazo. Las fuentes de propágulos (semillas, plántulas, meristemos en tocones, etc) que potencialmente podrían iniciar la regeneración son destruidas al ser pisoteados o depredadas por el ganado, además los disturbios provocados por el ganado modifican negativamente las condiciones ambientales y microambientales requeridas por las especies de plantas de la selva para germinar y establecerse (Uhl *et al* 1981; Uhl & Buschbaucher 1985, Raich & Khoon 1990, Nepstad *et al.* 1996). Bajo estas circunstancias el proceso de reversión potrero → selva es sumamente difícil.

Al ser abandonados los potreros, el proceso natural de regeneración puede empezar muy lentamente o bien no ocurrir, dependiendo entre otras cosas de la velocidad de invasión por malezas o especies secundarias, de la fuente de propágulos de especies de selva disponibles y del ambiente operante en y sobre el suelo. Se ha documentado la llegada de semillas de especies pioneras a los pastizales a través de diversas fuentes de dispersión. Por ejemplo, en Chajul, Chiapas, algunos mamíferos depositan semillas de *Cecropia peltata* y de *Piper auritum* en pastizales (Patricio *datos no publicados*). En Los Tuxtlas, Veracruz, de igual manera se ha registrado la lluvia de semillas de especies ampliamente dispersadas por viento, aves y mamíferos, tales como *Heliocarpus appendiculatus*, *Stemmadennia donnell-smithii*, *Cecropia obtusifolia*, algunas especies nómadas y de vegetación primaria (González-Montagut 1996, Martínez-Garza 1996, Mostacedo 1997). En estos estudios se ha reportado que los remanentes de selva y los corredores riparios son muy importantes como fuentes de propágulos de plantas de selva hacia los pastizales. Igualmente se ha encontrado que los árboles remanentes de selva en los pastizales son muy importantes en el reclutamiento de especies pioneras y primarias, en especial de especies socorras, sobre todo bajo la copa de los árboles remanentes de los potreros (Guevara & Laborde 1993).

A pesar de la ocurrencia de una intensa lluvia de semillas de especies de selva en los pastizales se presenta una baja abundancia de árboles pioneros, lo que indica que en estas áreas existen fuertes

restricciones para su germinación y establecimiento. Al parecer, las semillas de algunas especies pioneras mueren debido a las condiciones ambientales imperantes, tales como altas temperaturas, calidad e intensidad de luz y baja humedad ambiental (Hopkins & Graham 1984, Raich & Khoon 1990, Nepstad *et al* 1996). Además, las semillas de árboles pioneros sufren una elevada depredación por insectos en el suelo de los potreros. En la región de Chajul, Chiapas, se observó que las hormigas remueven el 95 y 70 % de semillas de *Cecropia peltata* y *Ochroma lagopus* respectivamente, en menos de una semana (Martínez-Ramos *datos no publicados*). Los roedores también tienen un efecto considerable en la sobrevivencia de especies de árboles pioneros, sobre todo a nivel de plántulas (Nepstad *et al.* 1990, Nepstad *et al.* 1996, Martínez-Ramos *datos no publicados*). Resultados similares han sido encontrados en pastizales de Amazonia Central, siendo las hormigas *Solenopsis saevissima*, *Wasmannia auropunctata*, *Atta sexdens* *A. laevigata* y los roedores *Akodon lasiurus* y *Oryzomys microtus* los depredadores de semillas más importantes. Estos grupos son responsables de una elevada pérdida de semillas, además de niveles críticos de herbivoría en hojas y tallos que no permiten la sobrevivencia de las plántulas (Nepstad *et al.* 1990, Nepstad *et al.* 1996, Moutinho 1998, Nepstad *et al.* 1998, Vasconcelos & Cherret 1998).

En los potreros la lluvia de semillas de plantas de la selva es pobre en abundancia y riqueza de especies, sobre todo cuando la matriz de selva es muy lejana y/o reducida o no existen árboles remanentes que atraigan aves frugívoras que durante su estancia en el árbol depositen semillas, provenientes de la selva (Guevara & Laborde 1993). Esto va a condicionar que el banco de semillas sea muy pobre o inexistente en comparación con el que se presenta en el suelo de la selva madura y generalmente está dominado por plantas ruderales, gramíneas y leguminosas (Guevara *et al.* 1997, Guevara & Laborde 1993), que son los grupos de plantas que se presentan con mayor abundancia en los pastizales.

Los potreros al estar muy cercanos o incluso rodeando a las áreas forestadas, pueden funcionar como centros de dispersión y de "infección" por malezas hacia el interior del bosque primario, debido a la gran abundancia de este grupo de plantas (Laurance *et al.* 1998). Esta situación tiene un fuerte efecto en el borde y hacia el interior de la selva. Los casos más documentados son la proliferación de malezas, en especial de hierbas, bejuco, trepadoras y lianas (Quintana-Ascencio *et al.* 1996, Laurance *et al.* 1998), así como la invasión de plantas exóticas y el desarrollo de un estrato arbustivo de vegetación secundaria (Benítez-Malvido 1995), dando con esto una contaminación biológica que podría afectar la dinámica de poblaciones de plantas y algunos procesos ecológicos al interior de la selva.

Además de ser una potencial fuente de contaminación biológica, las áreas perturbadas o manejadas también provocan alteraciones en la intensidad lumínica que incide en los bordes de la selva y daño físico a las raíces de los árboles que crecen en esos bordes (Laurance *et al* 1998). Tales cambios pueden ocasionar la muerte de árboles en el borde y una abundante caída de hojarasca, impidiendo la germinación de semillas y/o el establecimiento de plántulas de especies nativas. Por ejemplo, en los fragmentos de selva de Amazonia Central, en particular en los bordes, hay una disminución en la densidad de plántulas de especies primarias de selva (Benítez-Malvido 1995, Benítez-Malvido 1998).

Situación actual en la Selva Lacandona

La deforestación y la alteración ambiental consecuente se presentan con gran intensidad en el Estado de Chiapas, en la Selva Lacandona, la cual es considerada como el último gran remanente de bosque tropical en México (Pérez 1991, Sarukhan 1991, Gómez-Pompa 1990, Vázquez 1992, Quintana-Ascencio *et al.* 1996). Allí, las actividades forestales, agrícolas y ganaderas han reducido a casi la mitad la extensión original de selva (Pérez 1991, Sarukhán 1991, Lazcano-Barrera *et al.* 1992).

Legalmente dentro de esta zona se encuentran actualmente protegidas alrededor de 412,000 ha en cinco áreas naturales con diferentes categorías de manejo: Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA 331,200 ha.); Reserva de la Biosfera del Lacantum (61,873 ha); Refugio de Flora y Fauna Silvestre Chan-Kin (12,184 ha); Monumento Natural Bonampak (4,357 ha) y Monumento Natural Yaxchilán (2,621 ha) (Herrera-MacBryde & Medellín 1997, Cuarón 1997).

Además, existen zonas que presentan aún vegetación primaria en buenas condiciones de conservación y en donde las fronteras agrícolas, forestales y ganaderas siguen avanzando a pasos acelerados. Tal es el caso de la parte oeste de la Selva Lacandona, en donde se encuentra la zona del Marqués de Comillas, separada naturalmente de la Reserva Montes Azules por el Río Lacantum.

Esta zona fue abierta a la colonización humana en la década de los 70's (Ditchl 1988, De Vos 1992, 1994). En la actualidad de las 200,000 ha originales de bosque, alrededor del 10 % de superficie total está ocupada por zonas de cultivo y de explotación ganadera, 17 % por áreas en algún estadio de sucesión secundaria de no más de veinte años de abandono y 65 % del área está ocupada por distintos tipos de selvas (altas, medianas y bajas) que principalmente son fragmentos de diversos tamaños (Gov. del Edo. de Chiapas 1990, Arcoleta 1996, Mendez-Bahena 1999) (ver Figura 3), dando como resultado un mosaico de diferentes usos de suelo. Este sistema es ideal para llevar a

cabo estudios sobre: i) procesos y mecanismos de regeneración de selvas a largo plazo y ii) sobre las presiones biológicas que ejerce este mosaico fragmentado sobre la estructura y función ecológica de la selva húmeda.

El presente estudio se desarrolló como parte de un proyecto general orientado a explorar las bases ecológicas que ayuden al restablecimiento de comunidades de organismos nativos de selva en pastizales abandonados. Esta investigación está siendo desarrollada en el Laboratorio de Ecología de Comunidades Tropicales a cargo del Dr. Miguel Martínez-Ramos, del Instituto de Ecología-UNAM. La tesis explora algunos efectos potenciales del manejo intensivo de la tierra (en la forma de pastizales ganaderos) sobre la composición y abundancia del banco de semillas, en especial de plantas nativas de selva. Además, el estudio pretende determinar si existe contaminación biológica en sitios de selva, entendida ésta como la presencia de semillas de especies malezoides en el banco de los sitios de selva ubicados dentro del área de la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA).

Objetivos

General:

- Conocer la composición, riqueza y abundancia de especies de los bancos de semillas de claros de selva, selva con dosel cerrado y pastizales ganaderos, para evaluar el potencial regenerativo de cada ambiente y los efectos que puede tener el uso de la tierra como pastizales ganaderos, sobre el banco de semillas de estos sitios.
- Determinar si existe contaminación biológica del banco de semillas de los sitios de selva, para evaluar los efectos que el mosaico de usos de la tierra, puede tener sobre el banco de semillas de estos sitios.

Particulares:

- Determinar las diferencias entre los bancos de semillas de sitios de pastizales ganaderos, claros de selva y selva con dosel cerrado y conocer la variación de la densidad respecto a la profundidad del suelo (0-5 y 5.1-10 cm).
- Determinar el efecto del manejo de la tierra como pastizales ganaderos en la densidad de semillas de árboles pioneros.
- Reconocer el síndrome de dispersión de las especies y la importancia que tienen en la formación del banco de semillas de pastizales ganaderos, claros de selva y sitios de selva con dosel cerrado.
- Evaluar el efecto de la distancia entre los potreros y remanentes de selva en la abundancia de especies del banco de semillas de pastizales ganaderos.
- Explorar la relación entre el tamaño de los claros y la densidad del banco de semillas.
- Evaluar el efecto de los pastizales ganaderos como fuente de propágulos de malezas hacia el interior de la selva.
- Determinar atributos del banco de semillas de la selva (claros y dosel cerrado) que puedan ser aplicados para la regeneración natural de la selva en pastizales ganaderos.

y la exposición a los vientos. La temperatura media anual es de 25 °C con oscilaciones entre el mes más cálido y el más frío no mayores a 6° C.

Hidrología

La red fluvial de la Selva Lacandona está compuesta principalmente por los ríos Perlas, Jataté, Euseba e Ixcán que forman el Lacantum. A este se le unen el Río Lacanjá, Azul, Negro, Tzendales y San Pedro, y junto con el Río Salinas son los tributarios principales del Río Usumacinta (Fig. 2 y 3) (García & Lugo 1992).

Edafología

En la zona se presentan principalmente cuatro tipos de unidades geomorfológicas: Aluviales, lomeríos bajos y suelos derivados de rocas karsticas. Los sitios de estudio se encontraron en zonas de lomeríos bajos, en donde se presentan suelos del tipo Acrisol Húmico (sensu FAO 1975) con pH ligeramente ácido, de moderada riqueza de materia orgánica y disponibilidad de nitrógeno. La profundidad del suelo es de alrededor de 75 cm. De las variantes de suelo presentes en la zona parecen representar los suelos menos ricos (Siebe et al. 1995, Méndez-Bahena 1999, Suazo 1999).

Vegetación

La Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA) abarca oficialmente alrededor de 331,200 ha. (Vásquez 1992) y actualmente es la mayor extensión en el país de bosque tropical perennifolio (sensu Rzdowski 1978) ó selva alta perennifolia (sensu Miranda y Hernández-X 1963). La Selva Lacandona, además de este tipo de vegetación, contiene una variedad de ecosistemas de gran biodiversidad, tales como, bosques de pino-encino, Selva baja, Palmares, Vegetación riparia y jimbales (Castillo & Narave 1992, García & Lugo 1992, Vásquez 1992).

En la región la vegetación predominante es la selva alta perennifolia con especies dominantes de mas de 30 m de altura, tales como *Dialium guianense* (Leguminosae), *Guarea glabra* (Meliaceae), *Ampelocera hottleii* (Ulmaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Spondias radkolferii* (Anacardiaceae) (Siebe et al. 1995, Rodríguez-Velázquez & Martínez-Ramos 1998).

Además, existen áreas que presentan selva mediana subperennifolia y perennifolia, con árboles de 25-30 m de altura, que cubre zonas de lomeríos bajos de roca lutita o arenisca en donde *Dialium guianense* (Leguminosae), *Cupania dentata* (Sapindaceae) y *Brosimum alicastrum* (Moraceae), son las especies más abundantes (Siebe et al. 1995, Rodríguez-Velázquez & Martínez-

Ramos 1998). En estos ambientes se ubicaron los sitios de selva (claros y dosel cerrado) utilizados en el estudio.

El listado florístico de la región indica la existencia de al menos 3500 especies de plantas superiores (Martínez *et al.* 1994).

Selección de los sitios de estudio

En el estudio se seleccionaron tres ambientes: 1) claros de selva , 2) sitios de dosel cerrado y 3) pastizales ganaderos.

Los sitios de selva (1 y 2) utilizados se encuentran dentro de la Reserva Montes Azules en los alrededores de la Estación de Biología Chajul (EBCh) y los pastizales ganaderos se encuentran en los Ejidos Playón de la Gloria, Boca de Chajul y Loma Bonita, localizados en la zona conocida como El Marqués de Comillas. Los tres sitios de estudio se encuentran en zonas de lomeríos bajos (Fig. 3). Por cada condición ambiental se seleccionaron seis sitios con las siguientes características:

1. Claros de selva: Sitios con edad aproximada de un año (tiempo transcurrido desde la caída de los árboles que forman el claro). Tienen un área aproximada de 200-300 m² de apertura en el dosel (sensu Brokaw 1982).
2. Dosel cerrado: Sitios de selva madura. Se caracterizan por presentar un dosel cerrado lo que provoca muy poca luz al interior del bosque. Presentaron árboles de alturas de 25-30 m y de fuste amplio. Estos sitios no presentaron evidencia alguna de perturbación natural ó humana. Estos sitios se ubicaron cercanos a los claros utilizados aproximadamente a una distancia de 40 m. (Figura 3, 4 y 5)
3. Pastizales ganaderos: Sitios que se han manejado como tales durante los últimos 9-15 años. La mayoría de ellos fueron originalmente desmontados hace 14-19 años con fines agrícolas. El tamaño de los sitios varían entre 2.5 y 3-0 ha. y se encuentran en propiedades ejidales de 10-60 ha. en donde se pueden encontrar pastizales en descanso o parcelas agrícolas. Estos sitios están generalmente dominados por especies de gramíneas, ciperáceas leguminosas y asteráceas ruderales.

Los pastizales ganaderos están rodeados por fragmentos de selva a distancias diferentes. En cada ejido mencionado se ubicaron dos sitios, teniendo un total de seis sitios, distanciados entre sí por al menos dos kilómetros. Estos sitios se abandonaron aproximadamente un mes antes de iniciado este estudio como parte de un proyecto general sobre regeneración de

selvas en pastizales ganaderos . En el cuadro 2 se presentan las características resumidas de estos sitios.

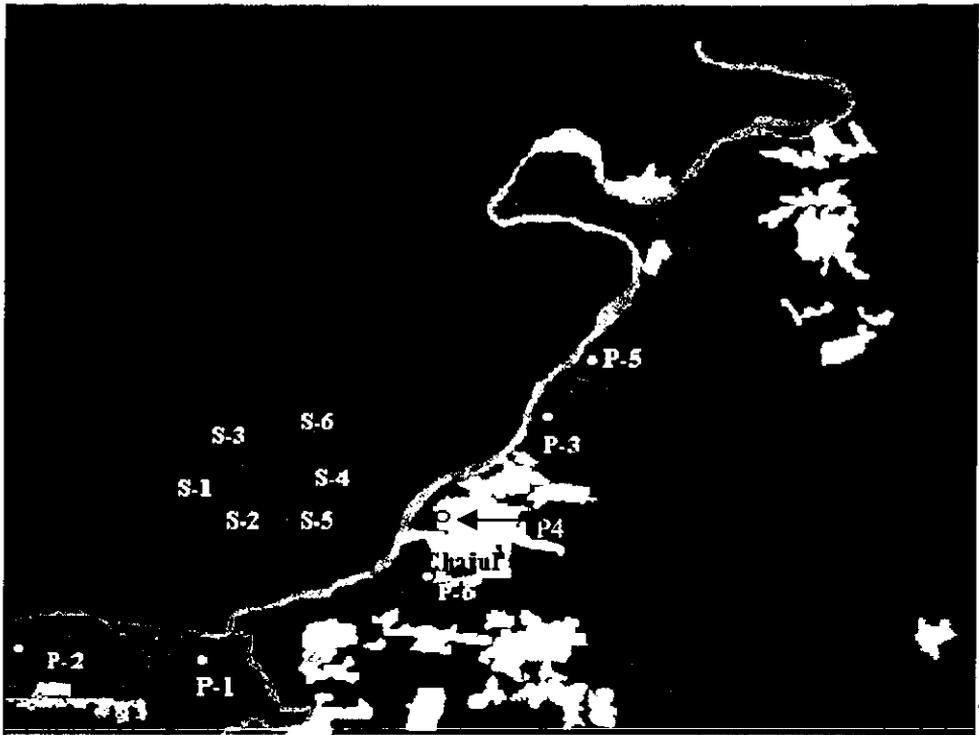
Cuadro 2.- Características de los pastizales ganaderos utilizados en el estudio. A. D. = Años desde el desmonte; U. I= Uso inmediato después del desmonte; U.P.= Años de uso agropecuario; Carga = Cabezas por hectárea; P.R. = Período de rotación de ganado; D.R. = Distancia (promedio) a los remanentes de selva; T.P. = Tamaño del pastizal ganadero. * 8 en época de lluvias y 6 en época de secas.

Potrero	A.D. (años)	U. I.	U. P. (años)	Carga (cab/ha)	P. R. (días)	D. R. (m)	T. P. (ha)
Chajul 1	18	Potrero	14	2	28-30	31	20
Chajul 2	≤ 19	Agricultura	15	1	10-12	40	60
Loma Bonita 1	18	Agricultura	13	2	15-18	243	10
Loma Bonita 2	16	Agricultura	11	8 y 6 *	30	248	10
Playón de la Gloria 1	≤ 18	Agricultura	12	5	28-30	85	10
Playón de la Gloria 2	14	Agricultura	9	2	18-30	47	10

5 Km

90° 59' 51" O

16°
14'
42"
N



16°
04'
18"
N

90° 49' 19" O

-  Agricultura y Pastizales Ganaderos
-  Agricultura de Temporal
-  Asentamientos Humanos
-  Bosque (sap, smsp y acahuales de diferentes edades)

Sitios de Estudio

-  Pastizales Ganaderos
-  Claros de Selva
-  Selva con Dosel Cerrado

Figura 3.- Ubicación de la Estación Biológica Chajul (EBCh) en la Región Sureste de la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA). Del lado derecho del Río Lacantum se encuentra la zona del Marqués de Comillas en donde se encuentra un mosaico de terrenos con diferentes usos de suelo, acahuales de edades y tamaños distintos rodeados principalmente por selva alta perennifolia (sap) y selva mediana subperennifolia (smsp) (Modificado de Suazo 1998).

Materiales y Métodos

Banco de semillas

Para la obtención de muestras de suelo se utilizó un nucleador de suelos de 5 cm de diámetro y 10 cm de profundidad, tomando en cada uno de los seis sitios (de cada ambiente) muestras de 0-5 cm (capa superficial) y de 5-10 cm (capa profunda). Al parecer, a mayor profundidad la densidad de semillas es muy baja ó nula (Benoit *et al.* 1989), por lo que se decidió muestrear sólo hasta los primeros 10 cm de la superficie. En total, para cada sitio se obtuvieron 30 muestras (15 por cada capa), siguiendo las recomendaciones de que el muestreo de suelo debe incluir muchas muestras pequeñas y no pocas muestras grandes, esto debido al carácter de distribución heterogénea de las semillas de la mayoría de las especies (Benoit *et al.* 1989).

La obtención de muestras de suelo se hizo bajo el siguiente protocolo. En los sitios de claro se estableció una línea central, sobre el eje principal del claro, indicado por la longitud del tronco del árbol caído. Posteriormente, al azar se determinaron 15 posiciones X-Y (en metros) considerando X al eje principal y Y's a ejes perpendiculares. En todos los casos se cubrió el área total del claro. En sitios de dosel cerrado se obtuvieron muestras de sitios encontrados por lo menos a 40 m o más de cada claro estudiado. Se establecieron al azar tres cuadros de 10 x 10 m tratando de muestrear una superficie igual a la del claro (alrededor de 300 m²). En cada cuadro se estableció una línea central escogida al azar y se siguió el mismo método utilizado en los claros, tomando cinco muestras en cada cuadro. Para el caso de los pastizales ganaderos, se establecieron al azar tres cuadros de 10 x 10 m tratando de cubrir toda el área y se siguió el método descrito para los sitios de selva con dosel cerrado (Fig. 4 y 5).

Las muestras de cada sitio se homogeneizaron por estrato y se repartieron en tres charolas germinadoras de 30 cm x 20 cm. Según Dalling *et al.* (1994), el grosor de la capa de suelo para una germinación óptima es de 0.5 cm, por lo que se expandieron las muestras de suelo a este grosor. Las charolas se pusieron en un invernadero de campo de 9 x 1 m, ubicándolas al azar para "homogeneizar" las condiciones ambientales. El invernadero estuvo cubierto por malla plástica y tela de horganza para evitar la posible contaminación con la lluvia local de semillas. El invernadero se ubicó en un área abierta de la Estación de Biología Chajul (EBCH), tratando de que recibiera luz de forma homogénea.

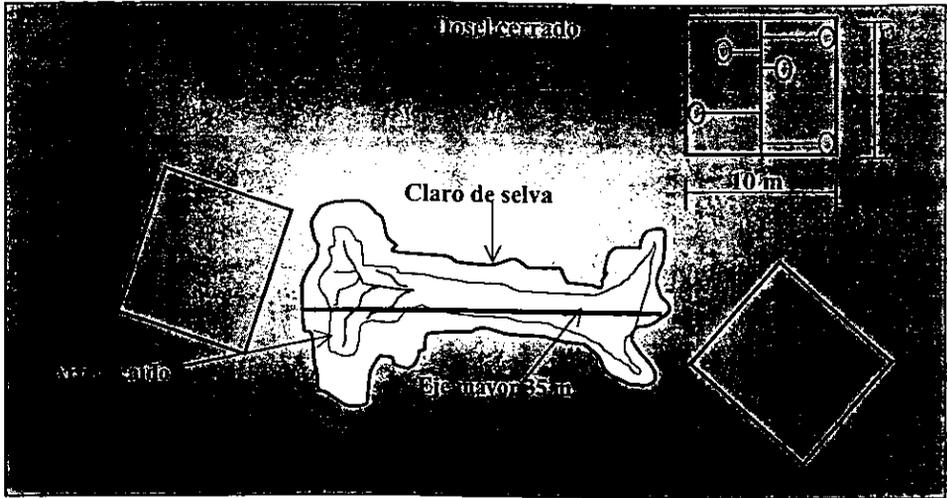


Figura 4.- Muestreo de suelo en los ambientes de selva (claro y dosel cerrado).

En los claros se trazó una línea a lo largo del claro y aleatoriamente se eligieron 15 puntos para la toma de suelo. El tamaño de los claros fue $\approx 300 \text{ m}^2$. El suelo de dosel cerrado se muestreo aprox. 40 m alrededor de los claros estableciendo tres cuadros (de $10 \times 10 \text{ m}$) escogidos aleatoriamente. En cada cuadro se tomaron cinco muestras superficiales y cinco profundas, escogiendo al azar la dirección y distancia.

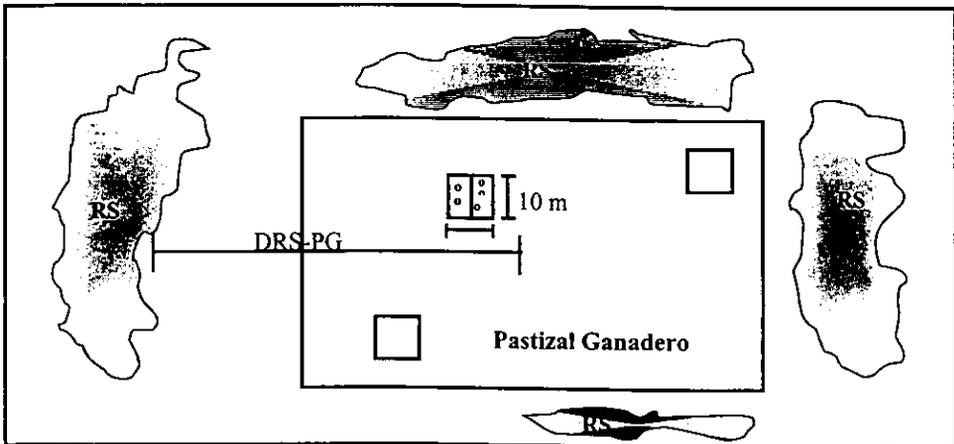


Figura 5.- En los pastizales ganaderos se establecieron tres cuadrantes de $10 \times 10 \text{ m}$ y se tomaron en cada uno al azar cinco muestras de suelo superficial (0-5 cm.) y 5 de suelo profundo (5.1-10 cm.), teniendo en total 30 muestras por cada sitio. La distancia a cada uno de los remanentes de selva (DRS-PG) fue estimada desde el centro del pastizal. RS= Remanentes de Selva.

Las muestras se sembraron el 2 de septiembre de 1998. Para inducir la germinación de las semillas se regó periódicamente y se registró la emergencia de plántulas durante 45 días. El registro de plántulas se interrumpió debido a la inundación que sufrió la Estación de Biología Chajul a principios del mes de noviembre de 1998, provocada por el Huracán Mitch, con lo cual se perdió la posibilidad de seguir el monitoreo de la emergencia de plántulas.

A partir del 5 de septiembre de 1998 se registró diariamente la emergencia de las diferentes morfoespecies de plántulas, contando el número de individuos de cada morfoespecie emergidos por día. Se caracterizó el tipo de germinación, forma de los cotiledones, tipo y tamaño de raíz, características importantes para la identificación de las morfoespecies. Las primeras plántulas emergidas de cada morfoespecie sirvieron como ejemplar de referencia, teniendo ejemplares vivos, y otros herborizados o fijados en una solución FAA (Formol-Ac. Acético-Alcohol) al 70 %.

El material fue identificado por expertos de campo y se clasificó en uno de los siguientes grupos ecológicos: 1) árboles pioneros y 2) arbustos pioneros, aquellos que solamente se establecen en claros de selva (Whitmore 1989); 3) hierbas de selva, plantas frecuentemente encontradas en el sotobosque de selva madura; 4) trepadoras, bejucos y lianas leñosas; 5) hierbas tipo (*t* de aquí en adelante) maleza; 6) arbustos tipo (*t* de aquí en adelante) maleza, plantas encontradas en áreas alteradas por actividades humanas y 7) "pastos", plantas gramíneas y ciperáceas que se encuentran en pastizales ganaderos. Los tres últimos grupos serán llamados indistintamente a lo largo del texto como plantas exóticas ó plantas tipo maleza.

Los ejemplares de referencia de las plántulas emergidas se encuentran en el acervo bibliográfico y de herbario del Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales (LEPyCT) del Instituto de Ecología (IE-UNAM).

La estimación del tamaño de los claros se hizo de la siguiente manera: se ubicó con la mayor precisión posible el centro del claro. A partir de este punto se proyectaron ocho radios (con el mismo ángulo entre ellos) hasta el borde del claro, reconociendo los sitios en los que la proyección vertical de la apertura en el dosel llega a una altura máxima de 2 m sobre el nivel del suelo (*sensu* Brokaw 1982). Los puntos de borde dibujados a escala en papel milimétrico, se unieron para definir la periferia del claro. El área del claro resultante se expresó en metros cuadrados. En el eje mayor del claro, que corresponde al árbol caído, (encontrado en los seis sitios) se midió cada cinco metros el ancho del claro y estos datos se graficaron a escala en papel milimétrico; posteriormente se obtuvo el área de cada polígono y se sumaron para obtener el área total de cada claro.

Análisis de Datos

Tasas de emergencia

La tasa de emergencia se calculó obteniéndose el porcentaje acumulado de emergencia de plántulas por día - hasta alcanzar el 100 % , considerando a 1) todos los registros de emergencia en conjunto por ambiente y 2) por grupo ecológico por ambiente. El cambio en la pendiente de la relación Logaritmo_{10} (porcentaje acumulado de emergencia) y el tiempo (en días) se usó para expresar cambios en la tasa de germinación de semillas.

Estructura del banco de semillas

Se clasificaron las morfoespecies identificadas en los 7 grupos antes descritos y se obtuvo la abundancia relativa para cada uno. Para evaluar diferencias estadísticas en la estructura del banco de semillas entre los hábitats se realizaron pruebas pareadas de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf 1996).

Riqueza y diversidad de especies

La riqueza de especies se evaluó mediante el conteo del número total de morfoespecies registradas en los seis sitios que representaron a cada ambiente. La diversidad en el banco de semillas se calculó mediante el índice de diversidad de Simpson y el de Shannon, siguiendo los lineamientos establecidos en Magurran (1988) . Para el cálculo de estos índices se empleó la abundancia de semillas germinadas por morfoespecie, para cada ambiente, es decir, considerando la abundancia total de las morfoespecies registradas en los seis sitios de cada ambiente. Mediante pruebas de t, modificadas para el caso de índices de diversidad de Shannon (Sokal & Rohlf 1996), se obtuvo la significancia estadística de las diferencias en la diversidad entre ambientes.

Se obtuvieron curvas de dominancia-diversidad para caracterizar la equitabilidad en la abundancia relativa entre las morfoespecies en cada ambiente. Para ello se graficó en el eje de las Y's la abundancia absoluta de las morfoespecies en escala de logaritmos naturales y en el eje de las X's el rango de abundancia de las especies desde la de mayor a la de menor abundancia.

Variación de la densidad del banco de semillas entre ambientes, estratos del suelo y grupo de plantas

Para evaluar diferencias significativas de la densidad del banco de semillas entre ambientes y estratos del suelo (superficial: 0-5 cm vs profundo: 5.1- 10 cm) se llevó a cabo un análisis de

devianza considerando un error tipo Poisson y una de función logarítmica en el programa GLIM ver 3.7 (Crawley 1993).

Este análisis se realizó para el banco de semillas total, para plantas pioneras (incluyendo árboles y arbustos), malezas (incluyendo árboles y arbustos), malezas (incluyendo hierbas y arbustos) y “pastos”, así como para las especies mas comunes. En estos análisis, se consideraron como réplicas a los seis sitios representativos de cada ambiente.

Síndromes de dispersión de las especies

Los síndromes de dispersión de las morfoespecies identificadas se obtuvieron mediante una búsqueda bibliográfica (Ibarra-Manriquez & Sinaca-Colin 1995, 1996 a, 1996b) y en otros casos con ayuda del Dr. Guillermo Ibarra se dedujeron mediante el tipo de morfología de la semilla o fruto que presentan las diferentes especies.

Se clasificaron en cuatro síndromes de dispersión: gravedad (sin ningún atributo aparente de dispersión), endozoocoria (semillas con arilos o contenidos en frutos carnosos atractivos a animales frugívoros dispersores), epizoocoria (con estructuras tales como ganchos y espinas que sugieren adherencia a la piel de animales) y anemocoria (con estructuras que facilitan el movimiento de las diásporas a través del viento, tales como alas y plumaje). Para efecto de los análisis se incluyeron los registros de endozoocoria y epizoocoria como zoocoria. Se evaluaron las diferencias significativas mediante una prueba pareada de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf 1996).

Distancia de los remanentes de selva a los pastizales ganaderos (drs-pg)

Se estimó la distancia de los pastizales ganaderos a cada uno de los remanentes de selva que los estuvieran rodeando. Se correlacionó la densidad de semillas (de todas las plantas y de los diferentes grupos por separado): 1) contra la distancia más cercana y 2) contra la distancia media de cada pastizal.

Densidad del banco de semillas y tamaño de claros

El área total del claro se correlacionó con la densidad del banco de semillas total y por grupos.

Relación de la densidad del banco de semillas de sitios de selva con su distancia al límite de la reserva

Para obtener la distancia de cada uno de los sitios de selva (claros y dosel cerrado) al límite de la reserva (Río Lacantum) se marcaron los sitios en un mapa de la región obtenido por el Dr. Alfredo Cuarón y su equipo de investigación. En este mapa se obtuvieron las distancias en línea recta de cada uno de los sitios de selva al límite de la Reserva Montes Azules.

Esta relación se buscó para saber si existe algún efecto gradual de contaminación de semillas de plantas tipo maleza (hierbas, arbustos y "pastos") en los sitios de selva. Para buscar dicho efecto se correlacionó la densidad de semillas de los grupos mencionados con la distancia al Río Lacantum (considerando este como el límite ó la frontera entre los sitios de selva y los sitios manejados de Marqués de Comillas). Se esperaba encontrar mayor densidad de semillas de flora malezoide en sitios cercanos al límite de la reserva.

Finalmente, se obtuvo la densidad de semillas de cada grupo de tipo maleza (mencionados anteriormente) en cada ambiente y el porcentaje que representan respecto a los registros identificados.

Resultados

Tasas de emergencia de plántulas

En las muestras provenientes de los tres ambientes se observó la tasa máxima de emergencia de plántulas durante los primeros 20 días de registro y una tendencia asintótica hacia el día 35, cuando habían emergido cerca del 85% del total de plántulas registradas (Figura 6a y 7a). Este patrón general varió entre los grupos de plantas. Las plantas pioneras (Figura 6b y 7b) alcanzaron en menor tiempo el valor máximo de emergencia de plántulas que el grupo de pastos (Figura 6c y 7c) y de malezas (Figura 6d y 7d), aunque las semillas de pastos provenientes del suelo de pastizal emergieron tan rápido como las plantas pioneras. Los pastos tuvieron un comportamiento de velocidad de emergencia más variable dependiendo del origen de las semillas (Figura 6c y 7c).

Estructura del banco de semillas.

El banco de semillas en el ambiente de claro se encontró dominado por plantas pioneras arbóreas y arbustivas (Figura 8). En segundo lugar de abundancia relativa, se registraron semillas de plantas herbáceas del sotobosque de selva y semillas de plantas trepadoras, incluyendo una especie de bejuco y dos de lianas (Apéndice 1). Cerca de un 30% de las semillas identificadas correspondieron a plantas de tipo malezoide que se clasificaron en pastos, hierbas y arbustos.

En comparación con la estructura del banco en los claros, en los sitios de selva con dosel cerrado el grupo de pastos tuvo mayor representación en tanto que el de herbáceas de selva disminuyó en su frecuencia relativa (Figura 8). Sin embargo, de acuerdo con una prueba pareada de Kolmogorov-Smirnov, las diferencias entre ambas estructuras, no fueron estadísticamente significativas ($D_{\max} = 0.10$, $P > 0.40$). En el ambiente de pastizal el banco de semillas se encontró dominado por el grupo de los pastos y plantas de tipo maleza, cuyas semillas representaron más del 95% del total registrado, y las semillas de plantas pioneras fueron muy escasas; aunque no presentaron una abundancia importante, también se encontraron especies de trepadoras y hierbas de selva (Figura 8). La estructura del banco de semillas del ambiente de pastizal fue significativamente diferente a la encontrada en los ambientes de selva ($D_{\max} > 60.0$, $P < 0.0001$).

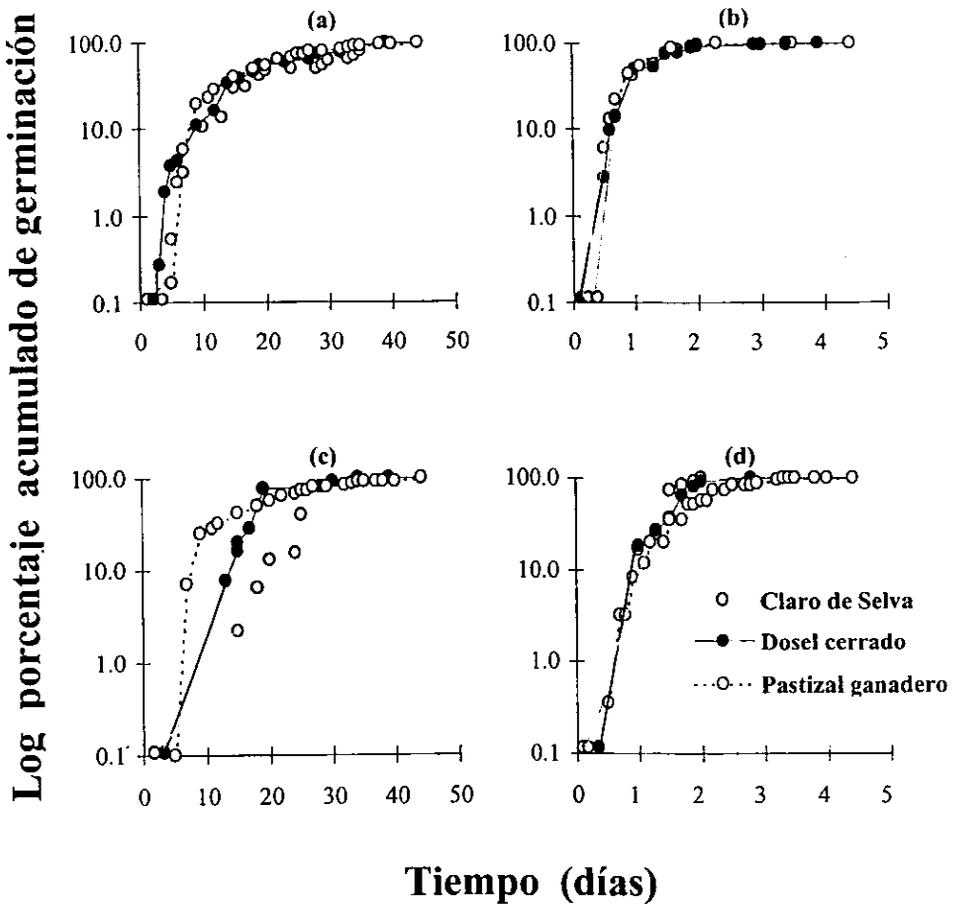
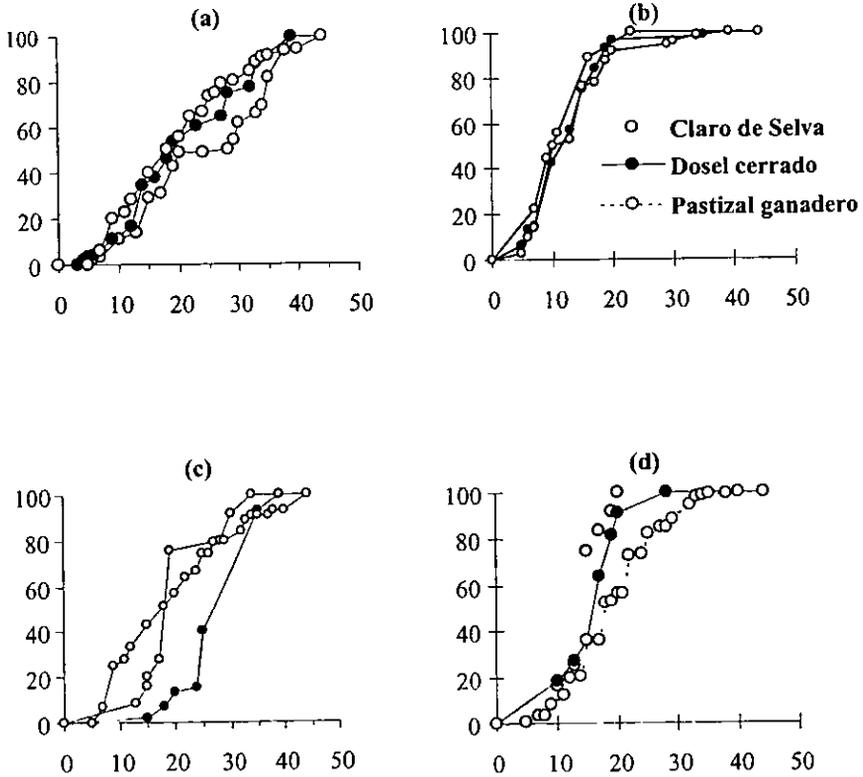


Figura 6.- Patrón temporal de emergencia de plántulas obtenidas de suelo de tres ambientes contrastantes en el sureste de la Selva Lacandona, Chiapas. (a) Comunidad total, incluyendo todos los registros, (b) plantas pioneras (árboles y arbustos), (c) pastos (plantas graminoides y ciperáceas), (d) malezas (hierbas y arbustos). Note que el porcentaje de emergencia acumulado en el eje Y se presenta en escala logarítmica.

Porcentaje de germinación acumulado



Tiempo (días)

Figura 7.- Patrón temporal de emergencia de plántulas provenientes del banco de semillas de suelo de tres ambientes contrastantes en el sureste de la selva Lacandona, Chiapas. A) Comunidad total b) plantas pioneras, c) "pastos" y d) malezas.

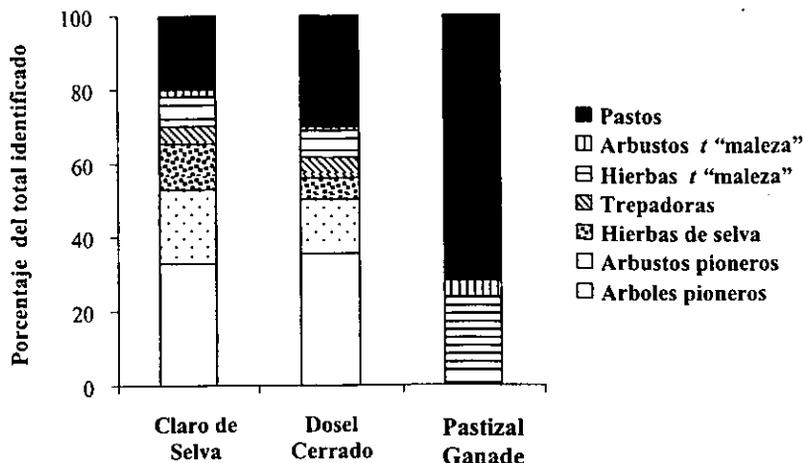


Figura 8- Estructura del banco de semillas registrado en el suelo de tres ambientes contrastantes de la región sureste de la selva Lacandona, Chiapas. La estructura se describe por el porcentaje de plántulas identificadas categorizadas por grupos de plantas.

Riqueza y diversidad de especies

En total se registraron 4,969 plántulas emergidas en 45 días de observación que corresponden a 74 morfoespecies. Las morfoespecies identificadas a nivel de género o especie se encuentran listadas en el Apéndice 1 junto con la abundancia de plántulas registradas y la densidad estimada en cada ambiente. La mayor riqueza de morfoespecies se encontró en los pastizales (Cuadro 3) pero tal diferencia no fue estadísticamente significativa ($\chi^2 = 1.3$, g.l. = 2, n.s.). El 85% (4103) de los registros se obtuvo de las muestras de suelo de pastizal y el resto del suelo colectado en los claros (372 = 7.6%) y en la selva con dosel cerrado (374 = 7.4%). Se identificó taxonómicamente (al nivel de especie, género o familia) al 43% de las morfoespecies y al 88% de las plántulas registradas; el mayor porcentaje de identificación se logró para los registros de pastizal y el menor para los obtenidos del suelo de los claros (Cuadro 3).

El banco de semillas mostró un valor de diversidad de Shannon-Winner (H') estadísticamente semejante ($t < 0.90$, n.s.) en los claros y los sitios cerrados de selva. El banco de semillas en los ambientes de selva fue significativamente más diverso que el de los pastizales ($t =$

14.7, g.l.= 49, $P < 0.0001$; Cuadro 4). De acuerdo con el índice de Simpson (D), el banco de semillas de los ambientes de selva tuvo cerca del doble de especies dominantes que el del ambiente de pastizal (Cuadro 4).

Cuadro 3.- Número de morfoespecies y plántulas emergidas registradas en muestras de suelo provenientes de tres ambientes contrastantes en la región sureste de la Selva Lacandona, Chiapas. T = Total de registros, I = Identificadas taxonómicamente, I (%) = Porcentaje identificado. Los valores están referidos a un área de 0.18 m² por ambiente.

Ambiente	Morfoespecies			Plántulas		
	T	I	I %	T	I	I %
Claro de Selva	39	14	35	372	130	35
Dosel Cerrado	38	17	44	374	162	44
Pastizal Ganadero	44	24	52	4223	4103	97
Total	74	32	43	4969	4395	88

La fuerte dominancia de los "pastos" *Fimbristyllis dichotoma* y *Axonopus compressus* determinó un valor bajo de diversidad en los pastizales (Figura 9). Por ejemplo, *F. dichotoma* representó por sí sola el 47 % del total de registros identificados en este ambiente. Entre las plantas herbáceas y malezas se encontró a *Rivina humulis* e *Iresine celosia* como las más comunes (Apéndice 1). Entre los arbustos tipo maleza más abundantes se encontró a *Sida collina* y *Conostegia* sp. En los ambientes de selva, las especies pioneras ocuparon los primeros lugares de dominancia y se encontraron entre las especies de menor importancia en el ambiente de pastizal. *Scleria* sp, una maleza, fue la octava especie en abundancia en los claros de selva y *F. dichotoma* se encontró entre las cinco especies más abundantes en la selva con dosel cerrado (Figura 9). Otras especies de "pastos" en los ambientes de selva también ocuparon un lugar importante (Apéndice 1).

Cuadro 4.- Diversidad de morfoespecies encontrada en el banco de semillas en tres ambientes de la región sureste de la Selva Lacandona, Chiapas. D = Índice de Simpson. H' = Índice de Shannon, Var (H') = Varianza del índice de Shannon.

Hábitat	Diversidad		
	D	H	Var (H')
Claro de Selva	2.37	2.75 a	0.0036
Dosel Cerrado	2.45	2.82 a	0.0033
Pastizal Ganadero	1.36	2.01 b	0.0005

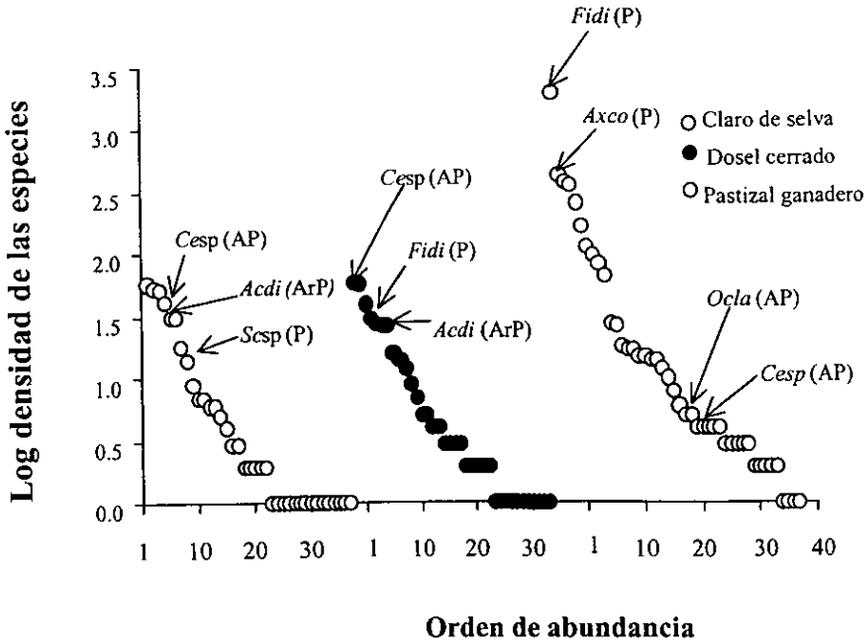


Figura 9.- Curvas de dominancia-diversidad del banco de semillas en tres ambientes contrastantes de la región sureste de la selva Lacandona, Chiapas. El eje X muestra el orden de abundancia de las especies en secuencia decreciente. El eje Y, muestra la densidad de las especies (semillas en 0.18 m²) en escala logarítmica. Las letras entre paréntesis se refieren al grupo: AP = Árboles Pioneros. ArP = Arbusto pioneros. P = Pastos. Cesp = *Cecropia* sp, Acdi = *Acalypha diversifolia*, Scsp = *Scleria* sp, Fidi = *Fymbristillis dichotoma*, Axco = *Axonopus compressus*, Ocla = *Ochroma lagopus*.

Variación de la densidad del banco de semillas entre ambientes y grupos de plantas

La densidad de semillas en el pastizal fue muy elevada, un orden de magnitud mayor que la encontrada en los ambientes de selva. Esta diferencia fue estadísticamente significativa ($\chi^2 = 49.1$, g.l. = 2, $P < 0.001$). Los sitios de selva (claro de selva y dosel cerrado) no mostraron diferencias significativas en este parámetro (Figura 10). De acuerdo con el coeficiente de variación, la heterogeneidad espacial (variación entre sitios dentro de un mismo ambiente) de la densidad del banco de semillas fue casi tres veces más variable en el ambiente de pastizal que en los ambientes de selva (Figura 10).

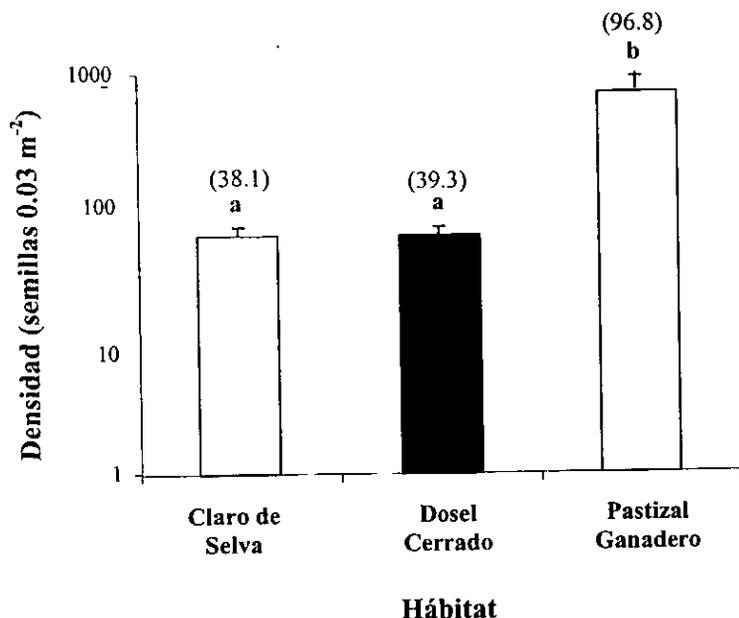


Figura 10.-Variación de la densidad del banco de semillas entre tres ambientes contrastantes de la región sureste de la selva Lacandona, Chiapas. La escala del eje Y aparece en logaritmos debido a la diferencia de un orden de magnitud entre los pastizales y los sitios de selva. Ambientes que no comparten la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las líneas verticales indican un error estándar. En paréntesis se muestra el coeficiente de variación por ambiente.

En el ambiente de pastizal no se encontraron semillas de arbustos pioneros, Este grupo se presentó en los ambientes de selva y estuvo representado por el arbusto *Acalypha diversifolia*. Esta especie presentó una densidad de semillas similar entre los dos ambientes de selva (Cuadro 5). Los árboles pioneros, representados por *Cecropia* sp, presentaron mayor densidad de semillas en el ambiente de selva con dosel cerrado, encontrándose diferencias significativas respecto a la densidad registrada en los claros de selva y en el ambiente de pastizal. También se encontraron diferencias significativas en la densidad de semillas de árboles pioneros entre los claros y el ambiente de pastizal (Cuadro 5).

La densidad de semillas de plantas herbáceas de selva fue significativamente mayor en los claros y menor en el ambiente de pastizal. Por el contrario, la densidad de semillas de hierbas tipo maleza fue significativamente menor en los ambientes de selva y muy elevada en el ambiente de pastizal. Un patrón similar se encontró con la densidad de semillas de arbustos tipo maleza (Cuadro 5).

La densidad de semillas de plantas trepadoras fue significativamente mayor en los pastizales que en los ambientes de selva. La mayor densidad de trepadoras en los pastizales se debió a la gran abundancia de semillas de *Hiraea* sp (Malpighiaceae). La densidad de semillas de plantas trepadoras también difirió entre los ambientes de selva, encontrándose la menor densidad en los claros.

Cuadro 5.- Variación de la densidad de semillas/m² de diferentes grupos de plantas entre tres ambientes contrastantes en la región sureste de la Selva Lacandona, Chiapas. De acuerdo con análisis de devianza, los ambientes que no comparten letras iguales en un mismo renglón son significativamente diferentes (P < 0.05). e.e. = error estándar. c.v. = coeficiente de variación.

Grupo	Claro de Selva			Dosel Cerrado			Pastizal Ganadero		
	Media	e.e.	c.v.	Media	e.e.	c.v.	Media	e.e.	c.v.
Árboles pioneros	232 <i>b</i>	60	63	323 <i>c</i>	50	37	23 <i>a</i>	1	122
Arbustos pioneros	142 <i>a</i>	46	79	130 <i>a</i>	28	53	--	--	--
Hierbas de selva	85 <i>c</i>	40	115	51 <i>b</i>	21	101	11 <i>a</i>	7	154
Hierbas (malezas)	57 <i>a</i>	11	48	68 <i>a</i>	20	70	5362 <i>b</i>	2474	113
Arbustos (malezas)	11 <i>a</i>	7	154	6 <i>a</i>	5	244	1054 <i>b</i>	498	115
Trepadoras	23 <i>a</i>	11	122	45 <i>b</i>	19	102	102 <i>c</i>	58	140
Pastos	141 <i>a</i>	54	94	272 <i>b</i>	94	85	16678 <i>c</i>	6817	100

La densidad de semillas de pastos en el ambiente de pastizal fue sumamente alta, alcanzando ca. 17, 000 semillas por metro cuadrado. En el interior de la selva también se encontraron semillas de estas plantas pero su densidad fue de dos a tres ordenes de magnitud menor que en los pastizales, presentándose la menor densidad en los claros. Sin embargo, la densidad de semillas de “pastos” encontrada en los ambientes de selva fue semejante o aún mayor que la de algunos de los grupos de especies nativos de este ambiente (Cuadro 5).

Variación de la densidad de semillas respecto a la profundidad del suelo

En los tres ambientes estudiados, la capa superficial de suelo (0 a 5 cm de profundidad) presentó una densidad de semillas significativamente mayor ($\chi^2 = 12.1$, g.l. = 1, P < 0.01) que la capa profunda (5.1 a 10 cm), sin que hubiese un efecto interactivo ($\chi^2 = 0.48$, g.l. = 2, n.s) entre el tipo de ambiente y la profundidad del suelo sobre la densidad de semillas (Figura 11). La ausencia de interacción entre estos dos factores implica que la diferencia entre estratos se mantuvo similar entre los tres ambientes estudiados.

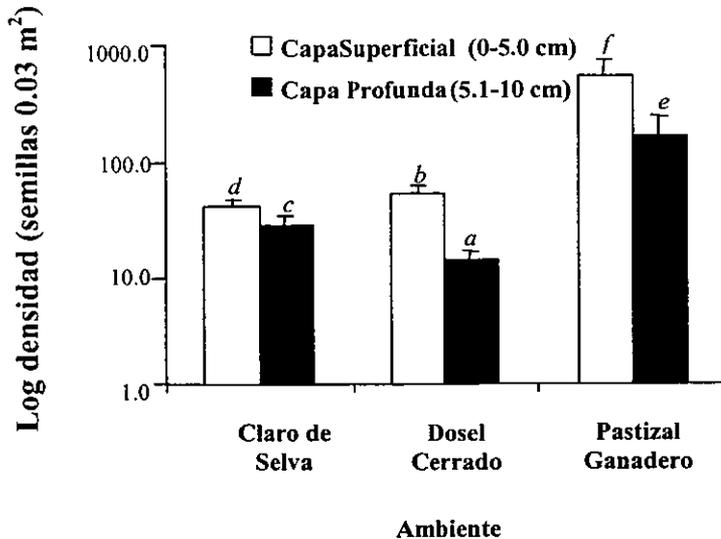


Figura 11.- Variación de la densidad del banco de semillas entre tres ambientes contrastantes entre dos niveles de profundidad del suelo en la región de Chajul, Chiapas. Las barras con letras diferentes son estadísticamente diferentes ($P < 0.05$).

Para el grupo de plantas pioneras (árboles y arbustos), la densidad difirió entre los ambientes de selva y el pastizal ($\chi^2 = 32.2$, g.l. = 2, $P < 0.0001$) y entre los estratos de suelo ($\chi^2 = 16.3$, g.l. = 1, $P < 0.001$; Fig. 12a), pero no existió una interacción del ambiente y los estratos ($\chi^2 = 1.84$, g.l. = 2, n.s.; Figura 12a). La capa superficial de suelo mostró una densidad significativamente mayor de semillas viables, sobre todo en el hábitat de selva con el dosel cerrado, mientras que en las muestras de suelo profundo provenientes del pastizal no se obtuvieron plántulas de especies pioneras. Este patrón se debió en gran medida a *Cecropia* sp (Figura 12b), especie que mostró los mismos resultados respecto a los ambientes ($\chi^2 = 40.1$, g.l. = 2, $P < 0.001$), y los estratos ($\chi^2 = 21.1$, g.l. = 1, $P < 0.001$). *Acalypha diversifolia* (Figura 12c) no mostró diferencias significativas entre los ambientes de selva ($\chi^2 = 0.083$, g.l. = 1, n.s.) pero sí entre estratos ($\chi^2 = 4.14$ g.l. = 1, $P < 0.05$), siendo la capa de suelo superficial la de mayor densidad. Para el caso de *Ochroma lagopus* (Figura 12d) sólo se presentó en la capa de suelo superficial de un solo sitio de pastizal, lo que explica la gran barra del error estándar.

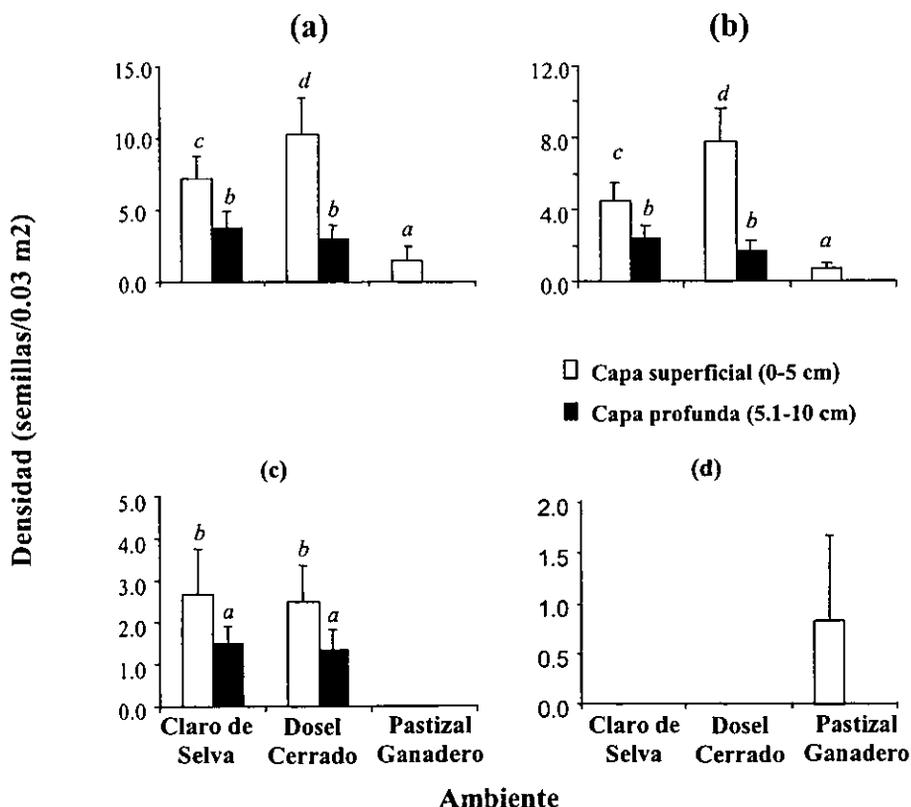


Figura 12.- Variación de la densidad del banco de semillas de especies pioneras entre tres ambientes y dos estratos de suelo en la región de Chajul, Chiapas. a) Pioneros (árboles y arbustos), b) *Cecropia* sp., c) *Acalypha diversifolia*, d) *Ochroma lagopus*. De acuerdo a análisis de devianza, las barras que no comparten letras iguales son significativamente diferentes ($P < 0.05$); las líneas verticales indican un error estándar. Nótese la diferencia de escala entre gráficas.

La densidad del banco de semillas del grupo de plantas *t* malezas mostró diferencias significativas entre los ambientes ($\chi^2 = 65.19$ g.l. = 2, $P < 0.001$), siendo el pastizal el ambiente con mayor densidad (Figura 13a). Sólo en el ambiente de pastizal la capa superficial de suelo mostró mayor densidad de semillas que la profunda ($\chi^2 = 7.10$ g.l. = 1, $P < 0.025$). Algunas especies de malezas fueron exclusivas de los pastizales, tales como: *Euphorbia* sp., *Iresine* sp., *I. celosia*, *Mellampodium* sp., *Phyllanthus niruri*, *Sida acuta*, *S. collina* y *Licanthes* sp (Apéndice

1). *Rivina humilis* (Figura 13d), *Desmodium* sp, *Conostegia* sp, y *Eupatorium* sp se presentaron, además de en los pastizales, en alguno de los ambientes de selva.

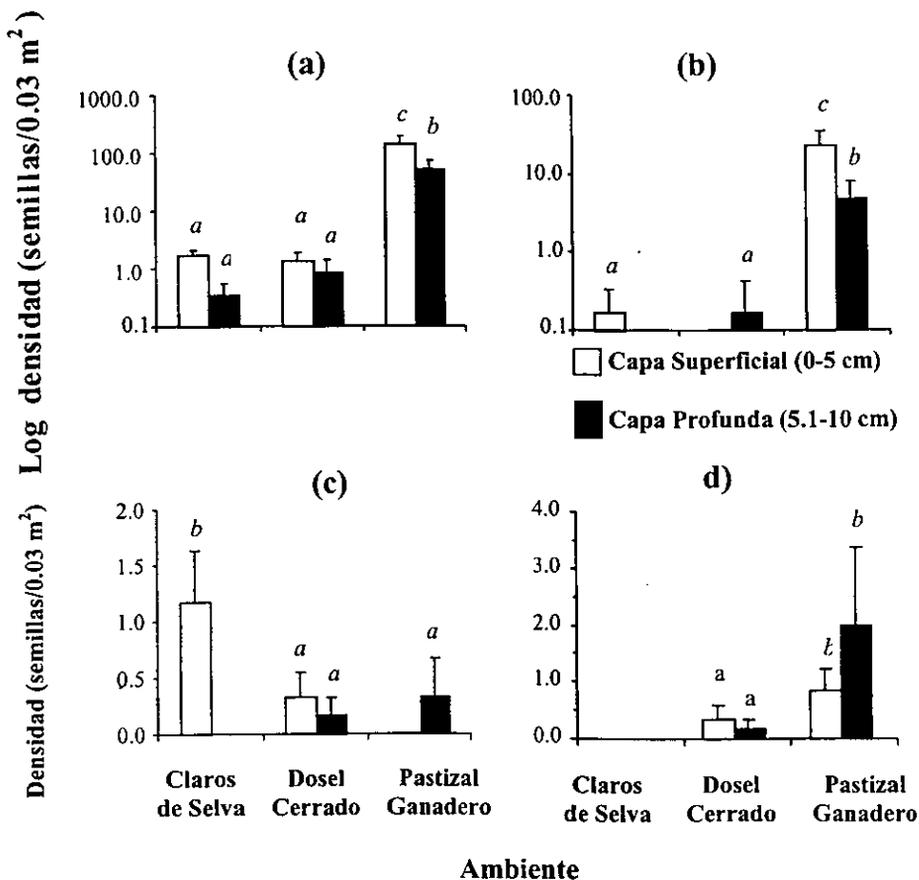


Figura 13.- Variación de la densidad del banco de semillas de plantas *i* malezas en tres ambientes de la región de Chajul, Chiapas. (a) Todas las especies, (b) *Eupatorium* sp, (c) *Calyptocarpus* sp, (d) *Rivina humilis*. De acuerdo a análisis de devianza, las barras con letras diferentes son estadísticamente distintas ($P < 0.05$). Las líneas verticales indican un error estándar. Nótese la diferencia de escala entre gráficas.

Algunas especies de malezas se presentaron en los tres ambientes, tales como Amaranthaceae 1, Asteraceae 1 y *Calyptocarpus* sp (Apéndice 1). Con excepción de esta última especie, que se presentó con mayor densidad en la capa de suelo superficial en los claros de

selva (Figura 13c), las especies de malezas presentaron mayor densidad de semillas en los pastizales ganaderos (Apéndice 1, Figuras 13c y 13c). Sin embargo, *Calytocalpus* sp. no se presentó en la capa superficial de suelo de los pastizales y su densidad en la capa profunda fue similar a aquella registrada en el suelo de la selva con dosel cerrado. *Eupatorium* sp. (Figura 13b) se encontró en los tres ambientes, aunque en los claros de selva solo se encontró en la capa superficial y en los sitios de selva con dosel cerrado sólo en la capa profunda de suelo. *Rivina humilis* no se encontró en los claros de selva, su densidad fue significativamente mayor en los pastizales y la densidad de semillas no varió significativamente con la profundidad del suelo en ninguno de estos ambientes (Figura 13d).

Como un todo, el grupo de “pastos” mostró diferencias significativas entre ambientes ($\chi^2 = 46.45$ g.l. = 2, $P < 0.0001$) y estratos ($\chi^2 = 8.44$ g.l. = 1, $P < 0.025$), siendo el ambiente de pastizal el de mayor densidad, sobre todo en la capa superficial del suelo superficial la cuál fue dos ordenes de magnitud mayor que en los sitios de selva. En la selva, la densidad de semillas de pastos fue similar entre los ambientes y entre las capas de suelo (Figura 14a).

El patrón anterior mostró algunas variantes entre las especies de pastos. *Fimbristylis dichotoma*, la especie que comprendió la mayor densidad de semillas de los pastos en los pastizales (el 47% del total de registros identificados), mostró diferencias significativas entre ambientes ($\chi^2 = 20.4$ g.l. = 2, $P < 0.001$) y entre estratos ($\chi^2 = 6.296$ g.l. = 1, $P < 0.025$). La mayor densidad de semillas de esta especie se encontró en la capa superficial del suelo en los pastizales y en la selva se registró sólo en los sitios de dosel cerrado con una densidad similar en ambas capas (Figura 14b). Para *Axonopus compressus* (Gramineae), quién fue también muy abundante en pastizales, se encontraron diferencias significativas entre ambientes ($\chi^2 = 7.8$ g.l. = 2, $P < 0.025$) pero no entre estratos ($\chi^2 = 1.796$ g.l. = 1, n.s.). Esta especie se registró en los sitios de claros de selva en muy baja densidad (Figura 14c). Por otro lado, *Scleria* sp (Cyperaceae) fue la única especie de los “pastos” que se registró en los tres ambientes estudiados (Figura 14d). Su mayor densidad se presentó en la capa superficial del suelo del ambiente de pastizal ($\chi^2 = 11.0$ g.l. = 2, $P < 0.01$). En los sitios de selva la densidad de esta especie fue similar entre ambientes y capas.

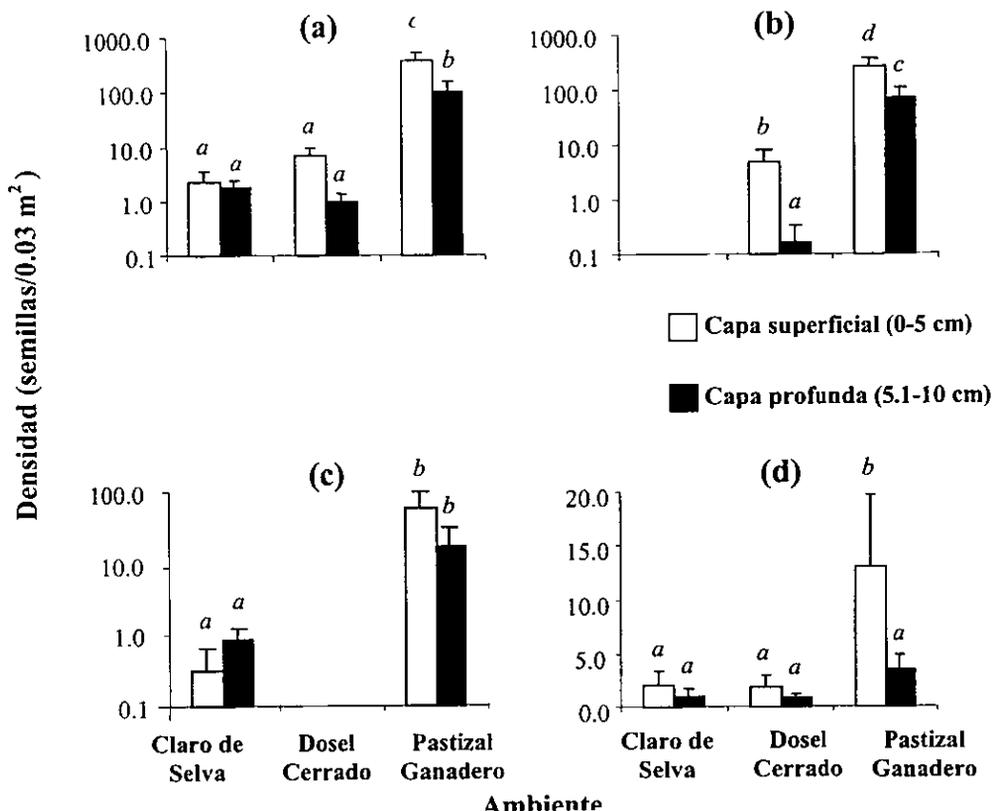


Figura 14.-Variación de la densidad del banco de semillas del grupo de “pastos” entre tres ambientes de la región de Chajul, Chiapas. (a) Todas las especies, incluyendo gramíneas y ciperáceas; (b) *Fimbristyllis dichotoma*, (c) *Axonopus compressus*, (d) *Scleria* sp. De acuerdo a análisis de devianza, las barras con letras diferentes son estadísticamente distintas ($P < 0.05$). Las líneas verticales indican un error estándar. La fig a, b y c están en escala logarítmica. La fig d es escala lineal.

Síndromes de Dispersión

En las semillas identificadas se reconocieron cuatro síndromes de dispersión: gravedad, zoocoría (endozoocoría y epizoocoría) y anemocoría. El Cuadro 6 muestra la frecuencia de morfoespecies identificadas por síndrome de dispersión. En los tres ambientes la anemocoría fue la más frecuente y la frecuencia relativa de morfoespecies por síndrome de dispersión fue estadísticamente la misma entre los tres ambientes ($\chi^2 = 1.4$, g.l. = 4, n.s.).

El patrón anterior se modificó al considerar la frecuencia de semillas por síndromes de dispersión. De acuerdo a una prueba pareada de Kolmogorov-Smirnov, la frecuencia de los síndromes de dispersión fue similar entre los ambientes de selva ($D_{max} = 0.128$ $p > 0.1$) y significativamente distinta de aquella observada en el pastizal (Fig. 15). En los sitios de selva la zoocoría representó el síndrome más común, seguido por la dispersión por gravedad y la anemocoría. Esta relación se invirtió en los sitios de pastizal, ya que la anemocoría fue el tipo predominante con alrededor del 95 % del total de semillas registradas en ese ambiente. La zoocoría y anemocoría representan un porcentaje casi insignificante (Fig. 15)

Cuadro 6.- Frecuencia absoluta y relativa (porcentaje en paréntesis) de morfoespecies por síndromes de dispersión, encontrada en el banco de semillas de ambientes en tres ambientes de la región de Chajul, Chiapas.

	Ambiente		
	Claro de selva	Dosel cerrado	Pastizal ganadero
Anemocoría	8 (57.1)	8 (47.1)	13 (54.2)
Zoocoría	4 (28.6)	4 (23.5)	7 (29.2)
Gravedad	2 (14.3)	5 (29.4)	4 (16.7)
Total	14 (100)	17 (100)	24 (100)

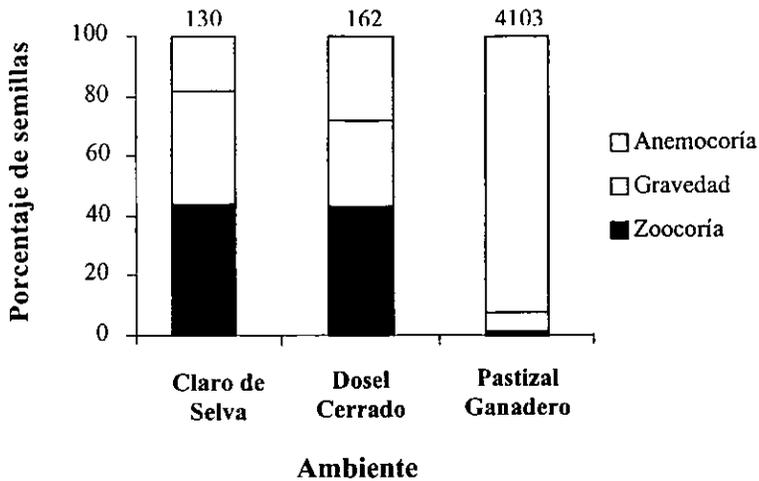


Figura 15.- Espectro de síndromes de dispersión en el banco de semillas de tres ambientes de la región de Chajul, Chiapas. Los número por encima de las barras indican el número absoluto de semillas clasificadas por ambiente.

Distancia de los remanentes de selva a los pastizales ganaderos

El número de especies y la densidad de semillas de plantas de selva encontrada en el suelo de los sitios de pastizal no se correlacionó ($P > 0.20$) con la distancia promedio a los remanentes de selva. Para otros grupos de plantas se presentó una relación positiva entre la densidad del banco de semillas y la distancia media a los fragmentos de selva (Figura 16), pero sólo en el grupo de malezas herbáceas tal relación fue estadísticamente significativa a $P < 0.05$ (Figura 16c).

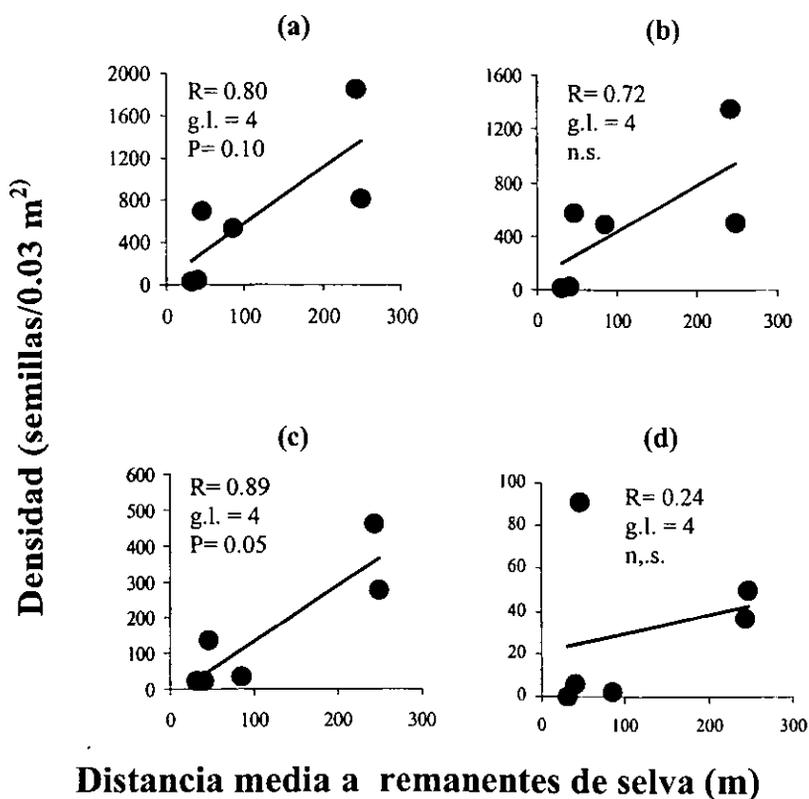
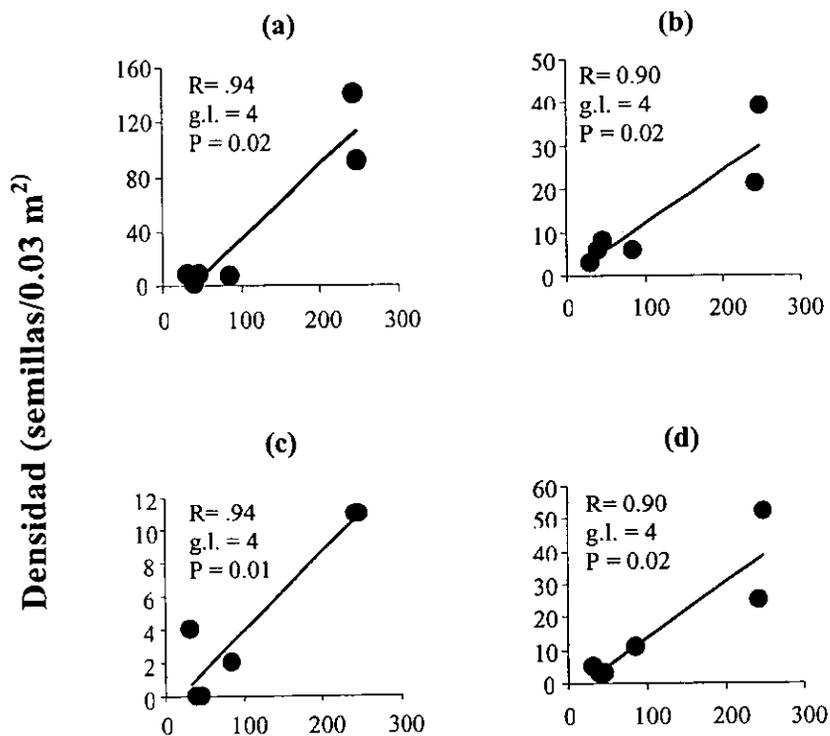


Figura 16.- Variación de la densidad de semillas en función de la distancia a fragmentos de selva en el ambiente de pastizal en la zona Marques de Comillas, Chiapas. (a) Todo el grupo de malezas, (b) "pastos", (c) malezas herbáceas, (d) malezas arbustivas.

Dentro del grupo de malezas herbáceas, se encontró una correlación muy estrecha entre la densidad del banco de semillas y la distancia a remanentes de selva para la especie *Amaranthaceae 1* (Fig 17a), para *Melampodium* sp (Figura 17b), para *Sida acuta* (Figura 17c) y para la ciperácea *Scleria* sp (Figura 17d)



Distancia media a remanentes de selva (m)

Figura 17.- Relación entre la densidad del banco de semillas en sitios de pastizal y la distancia promedio a los fragmentos de selva para plantas maleza herbáceas en la región Marqués de Comillas, Chiapas. A) *Amaranthaceae 1*, b) *Melampodium* sp, c) *Sida acuta*, d) *Scleria* sp. Cada punto representa un sitio distinto. Nótese la diferencia de escalas entre gráficas

Tamaño de los claros y la densidad del banco de semillas

La densidad del banco de semillas de los diferentes grupos de plantas y especies no varió dependiendo del tamaño de los claros. En la figura 18 se muestran las relaciones obtenidas en este aspecto.

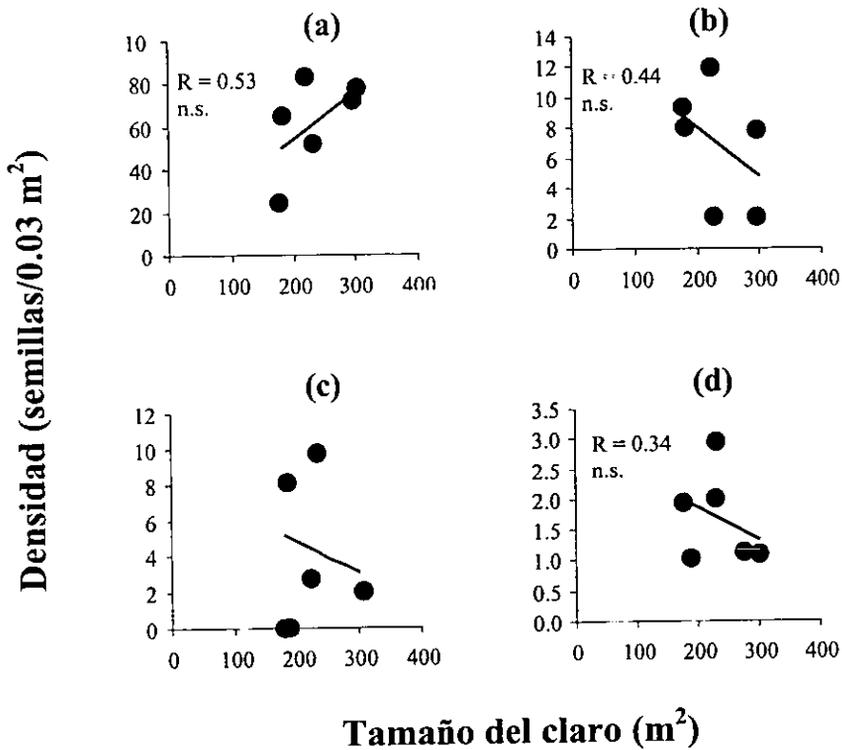


Figura 18.- Variación de la densidad del banco de semillas con el tamaño de claros de selva en la región de Chajul Chiapas. (a) Todas las semillas, (b) árboles pioneros, (c) "pastos", (d) malezas herbáceas. Se indican valores del coeficiente de correlación (R) y su significancia estadística (en todos los casos los grados de libertad fueron igual a cuatro). Nótese la diferencia de escalas entre gráficas.

Relación de la densidad del banco de semillas con la distancia al borde de la selva

Como se esperaba, la densidad del banco de semillas de hierbas *i* maleza (Figura 19a) encontrada en los sitios de selva con dosel cerrado disminuyó significativamente con la distancia al límite de la reserva. Inesperadamente, sin embargo, la densidad de semillas de estas plantas en los claros de la selva mostró la tendencia contraria (Figura 19a). Ningún otro grupo presentó una relación significativa entre estas variables. En la Figura 19b se muestra que la variación en la densidad de semillas de todas las plantas tipo malezas no se relacionó con la distancia al borde de la reserva.

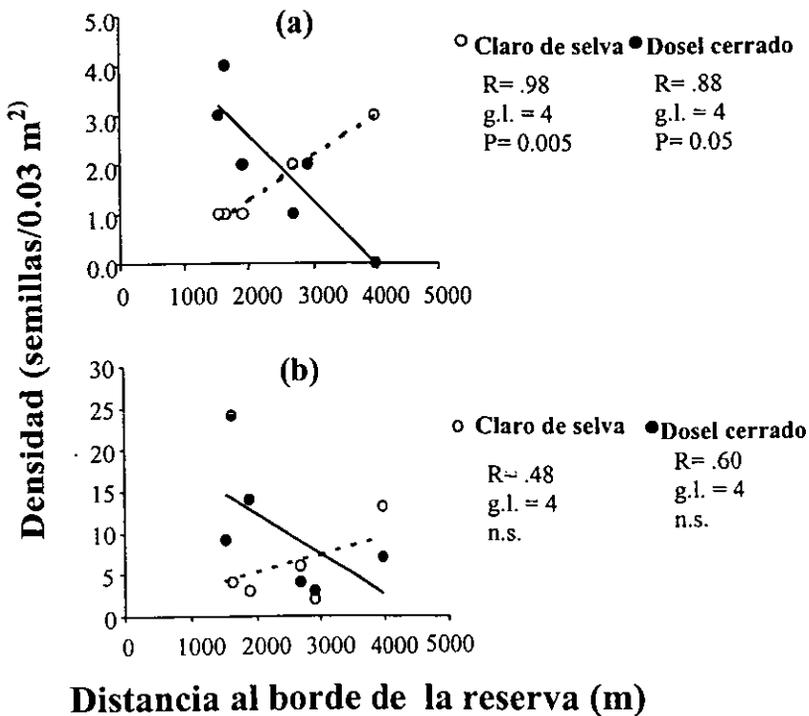


Figura 20.- Variación de la densidad del banco de semillas en sitios de selva con relación a la distancia al borde de la reserva de Montes Azules en la región de Chajul, Chiapas. a) hierbas *i* maleza y en b) el total de malezas.

Las semillas de malezas como un total representan un porcentaje importante en el banco de los sitios de selva, ya que tienen una abundancia relativa de entre un 30 y 38 % (claro de selva y dosel cerrado respectivamente) de los registros identificados. De ellos el grupo de los “pastos” es el más abundante en los dos ambientes. En este grupo se encuentran *Axonopus compressus*, *Fymbristillis dichotoma*, *Scleria* sp etc. El grupo menos abundante fue el de los Arbustos *t* maleza (Cuadro 7 y Apéndice 1).

Cuadro 7. Densidad (D) de semillas de grupos de malezas registradas en .18 m². % T se refiere al porcentaje que representa cada grupo respecto al total de registros en los ambiente de selva.

Grupo	Claro de Selva		Dosel Cerrado	
	D	% T	D	% T
Hierbas <i>t</i> maleza	10	8.06	12	7.55
Arbustos <i>t</i> maleza	2	1.61	1	0.63
Pastos	25	20.19	48	30.2
Total	37	29.79	61	38.4

Discusión

Tasas de Emergencia

La inundación provocada por el Huracán Mitch en Noviembre de 1998 en la Estación Chajul, impidió seguir la curva de emergencia hasta obtener una tasa de emergencia de cero. Sin embargo, las curvas de emergencia de plántulas obtenidas (Figura 6) podrían indicar que se obtuvo la germinación de la mayoría de las semilla viables presentes en el suelo colectado después de 45 días de registro. Sin embargo, no se puede descartar que hayan quedado semillas que podrían haber tardado más tiempo en germinar. Por ejemplo, en las muestras de suelo se detectaron semillas de árboles primarios de testa dura (e.g., *Dialium guianenese*) que no germinaron hasta el momento de la inundación.

También es posible que al finalizar el periodo de registro, aun quedaron sin germinar semillas del grupo de "pastos" provenientes del suelo de la selva; por un lado, las plántulas empezaron a emerger hasta el día 13 y 16 y, por el otro, la curva de germinación no llegó a un valor asintótico, sobre todo las semillas provenientes del ambiente de claro de selva, como ocurrió con las muestras de suelo de pastizal para este mismo grupo de plantas (cf. Figura 6c y 7c). Desconocemos si estas diferencias en el patrón de germinación de semillas de pastos respondan a diferencias fisiológicas (edad de las semillas, estados y tipos de latencia distintas) propias de las semillas, a la operación diferencial de factores que regulan la germinación en los ambientes de suelo contrastantes, o ambas razones. Ningún otro grupo de plantas mostró este tipo de tasas de germinación entre los ambientes estudiados. Las semillas de malezas germinadas en los sitios de selva parecen haber sido todas las viables presentes en el suelo colectado, ya que después del día 20 no se registró una germinación más en este grupo de plantas. Esto mismo sucedió para las semillas provenientes del suelo de los pastizales ganaderos al día 32 (Figura 6d y 7d).

Banco de semillas y la regeneración de selvas en campos abandonados

La tala y el desmonte de la selva en la región Lacandona ha traído como resultado el aumento de áreas de cultivo y de ganadería que con el tiempo se transforman en áreas degradadas de poca productividad o en el mejor de los casos en áreas con vegetación secundaria muy diferente a la original, en donde es muy difícil que se lleven a cabo los procesos naturales

de regeneración, debido a la alteración de la llegada de las fuentes de propágulos (Lazcano-Barrero *et al* 1992, Arreola 1996, Quintana-Ascencio *et al.* 1996, Méndez-Bahena 1999).

Los resultados encontrados en este estudio indican que el banco de semillas presente en los pastizales ganaderos al momento de ser abandonados es muy diferente al que se presenta en el suelo del interior de la selva. En especial, el manejo de la tierra, en este caso como pastizales ganaderos, abate el banco de semillas de especies pioneras y aumenta la incidencia de semillas de pastos y malezas.

En este estudio se encontró que, a un momento dado, existe una disminución del 90% en la densidad del banco de semillas de árboles pioneros en el suelo de pastizales abandonados respecto a aquella que existe en el suelo de la selva. Tal disminución puede tener efectos importantes sobre la capacidad regenerativa de la selva en potreros abandonados si consideramos que las especies pioneras son importantes para dar inicio a la regeneración natural (Martínez-Ramos, 1985, Brokaw 1985, Martínez Ramos, 1991, 1994). Esta misma relación se ha encontrado en otros estudios (Cuadro 8) en donde se comparan los bancos de semillas de sitios de selva y de sitios de áreas manejadas tales como campos agrícolas y pastizales ganaderos, en donde las semillas de especies pioneras representa entre un bajo porcentaje (1-8 %) pero que pueden aumentar con la edad de abandono. Además parece ser que las áreas agrícolas son más fáciles de recuperarse que los pastizales, pues como se ve en el cuadro 8 en una parcela agrícola aumentó la densidad de semillas pioneras después de 5 años de abandono (Uhl *et al.* 1987).

En los pastizales ganaderos se encontró una gran abundancia de semillas viables, en su mayoría provenientes de flora malezoide o de ambientes alterados. La densidad de semillas de este tipo de plantas fue un orden de magnitud más grande que en los sitios de selva. La gran disponibilidad de estos propágulos puede dar como resultado que al ser abandonado un pastizal ganadero se ve de un crecimiento abundante de malezas que podrían jugar un papel inhibitorio en la regeneración de la vegetación de selva en el campo abandonado. A su vez, las plantas malezas maduran rápidamente y producen abundantes lluvias de semillas que pueden renovar y aumentar las poblaciones de plantas establecidas y el banco de semillas.

La reducida presencia de semillas de especies pioneras en el suelo de los pastizales ganaderos puede deberse a varios factores. Primero, la actividad de animales frugívoros, que actúan como agentes de dispersión de semillas de las plantas de selva, disminuye en los campos abiertos (Guevara y Laborde 1993). Por lo tanto, la lluvia de semillas de plantas de selva de dispersión zoócora tiende también a disminuir en áreas abiertas respecto a aquella que ocurre en

la selva (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla 1986, Medellín & Gaona 1999, Martínez-Garza & González-Montagut 1999). Igualmente, se ha encontrado que la lluvia de semillas por anemocoría es menor en los campos abiertos que en la selva (Martínez 1996, Holl 1999). Segundo aunque se ha encontrado que los árboles remanentes en pastizales pueden ser una fuente local de regeneración muy importante (Guevara y Laborde 1993), la lluvia local de semillas (producida por las plantas de selva remanentes) dentro de los pastizales es reducida. Aunque en los pastizales de estudio no se encontraron muchos árboles maduros, este fenómeno se pudo observar en el sitio de pastizal Loma Bonita 1 (Fig. 3) en cuyo suelo se encontraron semillas del árbol pionero *Ochroma lagopus* asociadas a la presencia en el sitio de un árbol adulto reproductivo. Tercero, las semillas de plantas de selva que llegan a los pastizales se enfrentan a varios factores adversos a su sobrevivencia y germinación. Por ejemplo, entre estos factores se han detectado condiciones ambientales desfavorables (elevada radiación solar y consecuente pérdida de agua en las semillas) y un alto riesgo de depredación (Nepstad et al 1990, Nepstad et al. 1996, Nepstad et al. 1998, Moutinho 1998, Vasconcelos & Cherret 1998, Holl 1999). Además, las plántulas que logran emerger y crecer tienden a ser pisadas ó depredadas por el ganado (Nepstad et al. 1990, Nepstad et al. 1996), de manera que la posibilidad que tiene una semilla de llegar a la etapa reproductiva es prácticamente nula. Todos estos factores determinan que la densidad de plantas pioneras en potreros activos sea muy escasa.

La historia de manejo de un campo abandonado puede determinar la posibilidad de regeneración de la selva. Se ha observado que en campos de cultivo (milpas) abandonados la densidad de semillas de plantas pioneras aumenta con la edad de abandono, disminuyendo la densidad de semillas de flora malezoide (Quintana-Ascencio et al. 1996). En contraste, en los pastizales ganaderos las severas modificaciones físicas y químicas que sufre el suelo con el manejo ganadero parecen impedir o retardar este proceso (Buschbacher et al. 1988, Holl 1999). En la misma área del presente estudio se ha encontrado que en campos abandonados que fueron sujetos a manejo agropecuario (manejos mixtos de milpa y ganadería) ocurre un proceso sucesional, aumentando la diversidad de especies y la biomasa vegetal con el tiempo de abandono. En este proceso parece ocurrir un reemplazamiento de plantas no nativas de selva por especies nativas de selva (Méndez-Bahena 1999). Esto nos está indicando que con el paso del tiempo aumenta la disponibilidad de propágulos de plantas de selva en estos pastizales abandonados.

En varias localidades se ha encontrado la presencia abundante y diversa de especies de plantas pioneras en el banco de semillas de sitios de selva (Cuadro 8; Guevara & Gómez-Pompa 1972, Putz 1983, Uhl 1987, Hopkins *et al* 1990, Nepstad *et al.* 1996); en algunos casos, se han identificado hasta 12 especies. En otros estudios este grupo representaron hasta el 95 % de la abundancia total del banco de semillas. En este estudio, sin embargo, sólo se identificaron dos especies de plantas pioneras en los sitios de selva. La densidad de estas plantas no fue tan grande pues del total de los registros identificados representaron el 54 y 50% en el suelo de los claros y sitios de selva con dosel cerrado respectivamente (11 % y 15 % de los registros totales respectivamente). Esto se debió quizás a: (i) que no se pudieron identificar (por su pequeño tamaño) todas las morfoespecies; al parecer, algunas de estas pudieron haber sido especies de plantas pioneras pues tuvieron el mismo ó similar comportamiento de emergencia que los registros identificados como especies pioneras, (ii) las muestras de suelo extraídas con la barraña de 0.5 cm de diámetro discriminó especies de abundancia baja; en otros estudios el banco de semillas se analiza a partir de muestras de suelo en unidades superficie mucho mayores, por ejemplo en parcelas de 15 x 15 cm (Putz & Appanah 1987), 30 x 30 cm (Quintana-Ascencio *et al.* 1996) y hasta 50 x 25 cm (Hopkins & Graham 1984).

En los estudios que han comparado el banco de semillas de sitios de selva en claros y con el dosel cerrado han encontrado diferencias significativas en la densidad de semillas de plantas pioneras (Cuadro 8), como también fue el caso en el presente estudio (cf. Figura 12). Estas diferencias se han explicado como un efecto de las condiciones ambientales que disparan la germinación de semillas en los claros (Chandrashekara y Ramakrishna 1993, Vázquez-Yanez & Smith 1982, Vázquez-Yanez & Orozco Segovia 1985, Vázquez-Yanez & Orozco-Segovia 1993, Orozco Segovia *et al.* 1993), lo cual puede producir una disminución de la densidad de semillas de estas especies. Esta relación se ha comprobado con la mayor densidad de plántulas de especies pioneras en los claros de selva.

Cuadro 8.- Densidad por metro cuadrado del banco de semillas de claros de selva, dosel cerrado y de áreas manejadas en diversas selvas húmedas del mundo. Se indican la localidad en la que se hizo el estudio (LT = Los Tuxtlas, Veracruz; IBC = Isla Barro Colorado, Panamá; PA = Pasoh, Malasia; RN = Río Negro, Venezuela; NQ = North Quesland, Australia; PB = Paragominas, Brasil y CH = Chajul, Chiapas, México), el tipo de bosque (TRF = Tropical Rain Forest; LDF = Lowland Dipterocarpan Forest; TF = Bosque de Terra Firme; CMVF = Complex Mesophyll Vine Forest; CNVF = Complex Notophyll Vine Forest), la profundidad del suelo (Prof.), la densidad (D), número de especies totales (NS) y de especies pioneras (SP). *En algunos casos no se indica el número de especies sino el porcentaje aportado por este grupo de especies. α = Parcela agrícola de tres años de uso; β = Parcela agrícola con 5 años de abandono. λ = Pastizal de tres años; π = Pastizal de seis años. La tabla está referida a tres condiciones ambientales: Selva con dosel cerrado, claros de selva, y ambientes manejados. En la última columna se encuentran las referencias fuente de esta información.

Localidad	T. B.	Prof. (cm)	Dosel Cerrado			Claro de Selva			Áreas manejadas			Referencias
			sem/ m ²	# sp	SP	sem/m ²	# sp	SP	sem/m ²	# sp	SP	
L. T.	TRF	0-12	344-862	26	8							Guevara & Gómez 1972
L. T.	TRF	0-12	175-869	13	6							Guevara & Gómez 1972
I. B. C.	TRF	0-10	742	48	--							Putz 1983
PA.	LDF	0-5	131	30	4	64	28	3				Putz & Appanah 1987
R. N.	TF	0-5	177	--	*95 %				α 581	--	*8%	Uhl 1987
R. N.	TF	0-5							β 9000	--	*43%	Uhl 1987
R. N.	TF	0-5	200	--	*98%				λ 580	--	*8%	Uhl & Clark 1983
R. N.	TF	0-5							π 1250	--	*1%	Uhl & Clark 1983
N. Q.	CMVF	0-5	434	40	8							Hopkins <i>et al</i> 1990
N. Q.	CNVF	0-5	537	52	6							Hopkins <i>et al</i> 1990
P. B.	TF	0-3	700	30	12				7200	24	3	Nepstad <i>et al</i> 1996
CH.	TRF	0-10	2104	736	2	2215	37	2	23889	44	2	Este estudio

Otro factor que influye en que la densidad del banco de semillas de los claros sea menor que los sitios de dosel cerrado, es que la lluvia de semillas en los claros disminuye debido entre otras cosas a que no existen árboles pioneros productores de semillas al interior del claro y a que muchos de los animales que transportan estas semillas, al parecer, evitan estos sitios (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla 1986, Gorchoff *et al.* 1993).

La presencia de semillas en el suelo de sitios de dosel cerrado indica que existe una fuente de propágulos disponible para que al abrirse un hueco en el dosel cerrado de la selva se dispare la germinación de estas semillas, iniciándose el proceso de la regeneración natural de la selva (Álvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990, Álvarez-Buylla 1997). Las semillas de plantas pioneras se encuentran en el suelo de la selva debido a la gran producción de semillas por los árboles adultos y no a su longevidad como se pudiera pensar, ya que aunque poseen gran viabilidad fisiológica su viabilidad ecológica es muy corta. (Álvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990, Álvarez-Buylla 1997).

Respecto a la ausencia de semillas de especies primarias en los registros, probablemente se podría explicar por las razones anteriormente señaladas, pues estas semillas presentan menos tiempo de latencia (en caso de presentarla) (Garwood 1989, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993) lo que en términos de tiempo de este estudio (45 días) indicaría que potencialmente pudieron haber germinado y registrado especies de este tipo, pero por la pérdida del material biológico no se pudieran haber identificado. Otra razón que explicaría esta ausencia es que por los mismos períodos cortos de latencia (\leq tres meses), no se hayan presentado semillas al momento de muestrearse el suelo, y además a diferencia de las especies pioneras las primarias presentan un solo pico de producción de frutos (semillas) y generalmente presentan distribución heterogénea ó aparchonada sobre todo bajo las copas de árboles progenitores, (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993, Martínez-Ramos 1994) lo que disminuye aún mas la probabilidad de poder "capturarlas" en un muestreo aleatorio, como el utilizado en este estudio.

La similitud en la densidad de *Acalypha diversifolia* entre los sitios de selva quizá sea debida a que esta especie es un arbusto pionero tardío (Martínez-Ramos *com. per.*) y los cambios en las condiciones ambientales de los claros no disparan inmediatamente la germinación de semillas. Quizá también por ser un arbusto de poca altura pueda sobrevivir a la caída de árboles. Alternativamente, puede pensarse que su maduración rápida (en uno o dos años, observaciones personales) produce un ingreso local de semillas en claros jóvenes.

Bajo la sombra del dosel cerrado los adultos también podrían mantenerse por algunos años bajo la sombra del dosel del bosque (observaciones personales), alimentando el banco de semillas de estos sitios.

Al momento de ser abandonado un pastizal ganadero, el banco de semillas está dominado por pastos y especies ruderales (Guevara *et al.* 1993, Nepstad *et al.* 1996, Guevara 1997). En los sitios estudiados, el pasto *Fimbristillis dichotoma* representó el 48% de todas las semillas detectadas en este ambiente, siendo la especie más abundante. La pobre densidad de semillas de especies pioneras (y de vegetación primaria, para la cual no se encontraron semillas en este estudio) indica que el uso del suelo como pastizales ganaderos está alterando de manera importante el banco "original" de semillas encontrado en la selva. En el caso particular de especies pioneras, este tipo de manejo abate la densidad "original" de semillas hasta en un 90%. Las plantas pioneras representaron sólo el 0.22% del registro total del banco de semillas de los pastizales ganaderos. Este resultado se ha encontrado en otras localidades del mundo. En pastizales ganaderos de la Amazonia Brasileña se encontró que la densidad de especies pioneras alcanza apenas un 2% y las malezas rebasan el 95% (Nepstad *et al.* 1996).

Un banco empobrecido a tales niveles podría ser insuficiente para contribuir al inicio de la regeneración natural de la selva en un pastizal abandonado, dada la baja probabilidad que tienen las semillas de establecerse como árboles maduros en condiciones naturales. Por ejemplo, para *Cecropia obtusifolia* se ha estimado que solo una semilla en 10 millones llega exitosamente a la etapa reproductiva (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1995). Así, si se aplica esta probabilidad de transición al caso de las semillas de *Cecropia* sp encontradas en los pastizales de estudio (23 semillas por m⁻²), se puede estimar que a partir de este banco se establecería un árbol adulto por cada 44 ha. Esta densidad, sin embargo, puede variar si los riesgos de muerte que enfrentan estos árboles durante las fases pre-reproductivas son diferentes en el pastizal que en la selva. Dado este pobre reclutamiento, la llegada de semillas por dispersión a los campos abandonados se vuelve primordial para el proceso regenerativo de la selva en ambientes alterados.

Además del escenario anterior, el actual manejo de la tierra como pastizales ganaderos es responsable de la gran cantidad de semillas de malezas. De persistir estas condiciones pueden indicar que de persistir y aumentar los pastizales, puede provocar un severo empobrecimiento de la flora de regiones tropicales, modificando las características

del banco de semillas y alterando negativamente los procesos de sucesión secundaria (Quintana-Ascencio *et al.* 1996).

En el banco de semillas de los pastizales ganaderos se registró una especie de árbol pionero anemócoro (*Ochroma lagopus*) que en los sitios de selva no se registró. Esta ausencia puede deberse a la escasa ó nula ocurrencia de adultos en estos sitios (Martínez-Ramos *et al.* datos no publicados), y debido a su dispersión anemócora es difícil su llegada hasta los sitios de selva, desde las áreas sucesionales de la zona del Marqués de Comillas, que es donde sí tiene una mejor representación de adultos (Méndez-Bahena, 1999). Como se mencionó anteriormente, la presencia de *Ochroma lagopus* en los pastizales ganaderos se debió a la ocurrencia de un árbol adulto en uno de los sitios de estudio.

Variación de la densidad de semillas respecto a la profundidad del suelo

En los tres ambientes la capa superficial (0-5 cm) de suelo contuvo la mayor densidad de semillas viables. Aún así, la densidad de la capa profunda de los sitios de selva también es muy importante sobre todo en pequeños eventos de perturbación (por ejemplo, con la caída natural de árboles con raíces expuestas) en donde se exponen incluso semillas viables de capas más profundas a las aquí estudiadas (Putz 1983, Martínez-Ramos 1985)

Para el caso de los pastizales ganaderos, la densidad del banco de semillas de malezas y "pastos" fue notablemente elevada incluso hasta 10 cm de profundidad; inclusive, para algunas de estas especies el banco profundo fue más denso que el superficial (cf. Figura 13 y 14). Muy probablemente, las semillas de estas plantas se extienden hasta niveles más profundos del suelo. Se han reportado casos de semillas viables de malezas encontradas hasta 12 ó más cm. Así cuando un potrero es abandonado la eliminación de estas plantas no nativas es una tarea difícil (Kellman 1974). De este banco rico emergen poblaciones vigorosas de plantas que pueden impedir o disminuir el proceso natural de regeneración de la selva en campos abandonados (Quintana-Ascencio *et al.* 1996).

Síndromes de dispersión

En los tres ambientes estudiados la anemocoría fue el síndrome más frecuente, representando entre el 50 y el 60% de las morfoespecies identificadas para los tres ambientes. Este resultado contrasta con los estudios de fenología de selvas y de sucesión secundaria en campos abandonados que reportan a la presencia de este síndrome en

alrededor de un 20% de las especies (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991; Méndez-Bahena 1999). Esta diferencia se debe a que en los bancos de semillas estudiados todos los "pastos" y muchas de las malezas registradas se dispersan por el viento. Estas plantas fueron un componente importante de la estructura del banco de semillas, aún de aquel encontrado en el suelo de la selva. En contraste, los estudios fenológicos y de estructura de la comunidad sucesional vegetal excluye a estas formas de vida.

La zoocoría fue el síndrome mas representado en los ambientes de selva en términos de abundancia de semillas, debido principalmente al alto porcentaje representado por las semillas de *Cecropia* sp, las cuales son dispersadas por un amplio espectro de animales frugívoros (Holthuijzen & Boerboom 1982, Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla 1986 Álvarez Buylla & Martínez Ramos 1992, Martínez Ramos & Álvarez-Buylla 1995, Álvarez-Buylla 1997) . Esto indica que los vectores de dispersión animal son muy importantes para la formación del banco de semillas. La zoocoría no presentó un porcentaje de abundancia importante en los pastizales ganaderos pero sí la anemocoría (92%). Estos resultados sugieren que en los pastizales la dispersión por animales es nula o escasa. En este sentido sería importante llevar a cabo acciones pára inducir la regeneración (por ejemplo, establecimiento de perchas, introducción de árboles que producen frutos atractivos múltiples especies de dispersores potenciales, tales como del género *Ficus* y *Cecropia*) en los pastizales abandonados que potencialmente permitirían atraer la actividad de animales frugívoros que durante su estancia en depositen semillas de plantas nativas de selva. También es posible que las especies pioneras de dispersión anemocóra puedan jugar un papel importante en la inducción de la regeneración en ausencia de animales dispersores de especies zoocoras.

Distancia de los remanentes de selva a los pastizales ganaderos

El hecho de que la densidad del banco de semillas de plantas de selva en pastizales no disminuyó con la distancia a los remanentes de selva puede sugerir varias de los siguientes posibilidades. Primero, en otros estudios se ha encontrado que en los potreros la abundancia de la lluvia y el banco de semillas de plantas de selva se abate notablemente, respecto a aquella que ocurre en la selva, a distancias muy cortas (< 10 m) del borde de la selva para luego mantenerse sin cambios notables a distancias mayores (Aide y Cavalier 1994, Martínez 1996, Martínez-Garza y González-Montagut, 1999). Dado que los sitios de

pastizal (y los puntos de muestreo del banco de semillas dentro de ellos) utilizados en este estudio se encontraron a distancias de 100 m o más del borde de los remanentes de selva, puede pensarse que con este ámbito de distancias no fue posible detectar el cambio de densidad más importante relacionado a la cercanía de la fuente de propágulos. Segundo, otros factores pueden eliminar la posible relación. Por ejemplo, si la depredación de semillas en el suelo es más intensa en los lugares donde se depositan más semillas (presumiblemente, cerca de los remanentes de selva) que en los que reciben menos semillas (lejos de los remanentes) entonces puede desaparecer la relación negativa que se pudiera esperar entre densidad de semillas de especies nativas de selva en pastizales y la distancia al borde de selva. Tercero, variación en la historia de manejo y estructura vegetal de los pastizales (por ejemplo, edad del pastizal, intensidad de manejo del pastizal, manejo que se le dio al terreno antes de la introducción del pastizal, variación en la abundancia de árboles remanentes de selva entre los pastizales), pueden crear una fuente de variación en la densidad del banco de semillas más importante que la producida por la distancia a la fuente de propágulos.

En contraste, la fuerte relación positiva entre la densidad de semillas del total de malezas y malezas herbáceas y con la distancia a los remanentes de selva sugiere un proceso de desarrollo de las poblaciones de estas plantas a medida que pasa el tiempo y se reduce cada vez más la cobertura de selva. Es probable que los sitios de pastizal más alejados tengan mayor edad que los más cercanos al frente de selva y por lo tanto un uso mas prolongado. A medida que aumenta el tiempo de uso se favorece el almacenamiento de una mayor cantidad de semillas de malezas en el suelo. De esta manera, es posible que al momento de ser abandonado un pastizal mas alejado de los remanentes de selva (y por lo tanto de mas edad de uso y con mayor densidad de semillas de malezas) sea mas difícil la regeneración natural de la selva en estos sitios, que en los sitios que tienen menos tiempo de uso y por lo tanto menor densidad de semillas de malezas. No se conocen estudios que hayan encontrado esta relación, pero es muy probable que los remanentes de selva si puedan tener un efecto pues esta relación se ha encontrado con la lluvia de semillas disminuyendo la densidad de los remanentes hacia los pastizales (Martínez 1996, Holl 1999)

Tamaño de claros y densidad del banco de semillas

No se encontró relación entre el tamaño de los claros y la densidad del banco de semillas. Quizás debido a que la diferencia entre los tamaños de claros no es muy grande,

pues apenas va de entre los 190 y 300 m². Esta relación ha sido encontrada en tamaños de claros muy diferentes que van desde claros pequeños de 50 y 200 m² hasta claros de 1 hectárea (Hopkins & Graham 1984, Garwood 1989). Esta diferencia está explicada debido a la diferencia en las condiciones medioambientales (Garwood 1989) y que al parecer estas diferencias no determinan diferencias entre los bancos de semillas de estos sitios.

Contaminación de los ambientes de selva con semillas de especies malezas

Algunas especies de pastos y ruderales tales como *Rivina humilis*, *Iresine celosia*, *Scleria* sp, *Fimbristyllis dichotoma* se presentaron al interior de la selva. Estas especies presentan amplia distribución geográfica y son típicas de ambientes alterados (Espinosa y Sarukhán 1998). Las semillas de este tipo de plantas representaron hasta un 38 % de la abundancia del banco en el suelo de la selva. Tal situación indica que las áreas manejadas ó alteradas presentes en la zona de Marqués de Comillas actúan como una fuente de contaminación de propágulos de malezas hacia el interior de la selva a por lo menos 4 km (detectados en este estudio). Tal tipo de contaminación se ha reportado también para otras localidades (ver por ejemplo, Quintana-Ascencio *et al.* 1996). En el presente caso, la presencia de semillas de malezas ocurrió hasta distancias de cuando menos 4.0 km respecto al límite de la Reserva de Montes Azules (demarcado por el río Lacantúm; Figura 3 y 20). Aunque el registro es sólo de semillas y no de individuos adultos, aún así puede ser preocupante si consideramos la latencia de semillas de especies maleza (Kellman 1974), pues al presentarse la apertura de un claro podría disparar la germinación masiva e impedir o retardar el proceso de regeneración natural. Además de que estas muchas de estas especies tienen la capacidad de germinar aún en condiciones de sombra.

Tal contaminación biológica puede tener un efecto negativo sobre los procesos ecológicos que ocurren al interior de la selva (Quintana-Ascencio *et al.* 1996). Por ejemplo, se ha documentado dentro de este bosque la presencia de parches monotípicos del helecho maleza *Pteridium aquilinum* en los cuales se ha perdido totalmente la diversidad biológica original (Suazo 1998).

Conclusiones

En este estudio se describió la composición, riqueza y abundancia de especies de los bancos de semillas de claros de selva, dosel cerrado de selva y pastizales ganaderos. Se llegó a las siguientes conclusiones puntuales:

1. El banco de semillas de los sitios de selva se encontró dominado por semillas de plantas pioneras tales como *Cecropia* sp y *Acalypha diversifolia*, siendo la primera más abundante en sitios de dosel cerrado alcanzando una densidad de 323 sem./ m².
2. La estructura del banco de semillas de sitios de selva fue similar entre claros y sitios con el dosel cerrado, encontrándose a *Cecropia* sp. como especie dominante. El banco de semillas de los sitios de pastizal ganadero fue muy diferente al encontrado en la selva en composición, riqueza y abundancia de especies. El banco de semillas de pastizales ganaderos se encontró dominado por semillas de flora malezoide de las cuales *Frimbristillys dichotoma* fue la especie más abundante, representando alrededor del 47% de total de registros. En este ambiente, la presencia de especies pioneras fue virtualmente nula, representando sólo el 0.2% de los registros totales.
3. La riqueza de morfoespecies fue mayor en los pastizales ganaderos pero la mayoría de éstas correspondieron a plantas de hábito malezoide. En contraste, la diversidad de especies, medida a través del índice de Shannon-Winner, fue mayor en el banco de semillas de los sitios de selva.
4. En el banco de semillas total y por grupos de plantas la capa superficial es la que mayor densidad presenta, aunque la densidad en la capa profunda de los pastizales ganaderos no es muy insignificante.
5. La anemocoría representó el mayor porcentaje de morfoespecies en el banco de semillas de la selva y los pastizales ganaderos, debido a la mayor ocurrencia de especies de pastos y malezas que dispersan sus semillas a través del viento. En términos de abundancia de semillas, la zoocoría predominó en en los sitios de selva (más del 40% del total de semillas) y la anemocoría en los pastizales ganaderos (cerca del 95%).
6. La densidad del banco de semillas de plantas de selva en los pastizales no varió con la distancia del pastizal a los remanentes de selva. Al parecer, el banco (y la lluvia)

de semillas se reduce de manera importante a unos cuantos metros fuera de la selva y se mantiene a niveles reducidos a través de grandes extensiones de terreno abierto.

7. En los pastizales ganaderos, la densidad del banco de semillas de algunas especies maleza aumentó con la distancia a los fragmentos de selva. Al parecer, los potreros más alejados han tenido un tiempo de manejo más prolongado, acumulando una mayor cantidad las semillas de pastos y plantas ruderales que los pastizales recién establecidos (más cercanos a los fragmentos de selva).
8. No existió ninguna relación entre la densidad del banco de semillas en los claros de la selva y el área de los claros.
9. Semillas de especies de flora malezoide se presentaron al interior de la selva hasta 4 km del borde de la reserva de Montes Azules que colinda con las áreas de manejo de la región de Marqués de Comillas.

Perspectivas

De acuerdo a los resultados obtenidos en este y otros estudios puede decirse que la regeneración natural de la selva en pastizales ganaderos puede ser un proceso difícil de iniciarse al momento en que éstos son abandonados. Quizás se podría dar más fácilmente el inicio de la regeneración si artificialmente igualásemos la composición y estructura de algunas de las fuentes de propágulos (tales como banco de semillas, banco de plántulas, lluvia de semillas) con aquella presente en los sitios de selva, mediante su introducción. Igualmente se podrían transplantar individuos juveniles de algunas especies de frutos carnosos que puedan servir 1) a manera de percha y 2) que al madurar y fructificar pudieran potencialmente atraer animales que durante su estancia puedan dejar semillas de especies nativas de selva.

También se deberían explorar capas mas profundas de suelo en los pastizales para conocer hasta que profundidad se pueden encontrar semillas viables de malezas y con ello buscar los mecanismos de eliminación de estos propágulos así como las vías adecuadas para enriquecer los bancos de semillas de estos sitios con especies de grupos pioneros.

Igualmente es importante buscar los mecanismos para eliminar las barreras bióticas y/o abióticas que afectan la sobrevivencia de las semillas y estadios de desarrollo subsiguientes.

Respecto a la contaminación del banco de semillas de los sitios de selva, sería importante llevar a cabo los estudios necesarios que indiquen cual es la dinámica de estas semillas una vez que se han incorporado al banco, es decir si alcanzan estadios de vida tales como plántulas, juveniles o adultos y si llegan a fructificar o simplemente se presentan como semillas

Así mismo es necesario conocer los efectos que puedan tener los pastizales ganaderos sobre los remanentes de selva en términos de las fuentes de propágulos, ya que estas áreas son potencialmente las que en mayor riesgo de contaminación pueden estar. Esto si consideramos que en sitios encontrados a 4 km dentro de la reserva se pueden encontrar semillas de malezas. Igualmente importante sería evaluar los potenciales efectos que pueden tener los remanentes de selva sobre los pastizales ganaderos respecto a la regeneración de selva en ellos.

Son necesarios más estudios acerca del banco de semillas y de otras fuentes de propágulos que permitan encontrar medios que aseguren la regeneración natural de la selva en áreas manejadas abandonadas. Este procedimiento podría evitar que estas tierras se conviertan en áreas improductivas de sucesión arrestada ó en el mejor de los casos en áreas con vegetación secundaria muy diferente a la original.

Literatura Citada

- Aide, M. T. & Cavelier, J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. **Rest. Ecol** 2: 219-229.
- Alvarez-Buylla, E. & M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. **Oecologia (Berlin)** 84: 314-325.
- Alvarez-Buylla, E. & M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. **J. Ecol.** 80, 275-290
- Alvarez-Buylla, E. 1997. *Cecropia obtusifolia*. En: González E., Dirzo, R. & R. Vögt (Eds). **Historia Natural de Los Tuxtlas**. IBUNAM-IEUNAM-CONABIO. México. 109-144.
- Arreola, A. 1996. **Marginación y uso de suelo en Marqués de Comillas, Chiapas**. UAChapingo. México. pp 33 (Manuscrito).
- Baskin, J.M. & C. Baskin. 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. In: Leck, M., Parker, V. & R. Simpson. **Ecology of soil seed banks**. Academic Press. San Diego. 53-66.
- Benitez-Malvido, J. 1995. **The ecology of seedlings in Central Amazonian forest fragments**. Ph. D. University of Cambridge. Cambridge.U.K.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. **Cons. Biol.** 12: 380-389.
- Benoit D.C. Kenkel N.C. & P.B. Cavers. 1989. Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. **Can. J. Bot.** 67: 2833-2840.
- Bosch, R. & C. Vázquez-Yanez. 1985. Estudio preliminar de la viabilidad natural de las semillas de *Cecropia obtusifolia* y de los factores ambientales que la modifican. En : Gómez-Pompa, A. y S. del Amo. (Eds). **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas perennifolias en el Estado de Veracruz, México, II**. Alhambra Mexicana-INIREB. México. 255-266.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of trefall gap and its effect on measures of forest dynamics. **Biotropica** 14 (2): 158-160.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. **Ecology** 66: 682-687.
- Buschbacher, R., Uhl, C., & E.A.S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. **J. Ecol.** 76 (3): 682-699.
- CastilloC., G. & H. Narave. Contribución al conocimiento de la vegetación de las Reserva de la Biosfera Montes Azules, selva Lacandona, Chiapas, México. En: Vásquez S, M.A. y M.A. Ramos O. (Eds). **Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación**

- para su conservación.** Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp 1. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas. 51-85.
- Chandrashekara U.M. & P.S. Ramakrishnan. 1993. Germinable soil seeds bank dynamics during the gap phase of a humid tropical rain forest in Western Ghats of Kerala, India. **J. Trop. Ecol.** 9: 455-467.
 - Cuarón, O. A. 1997. **Land-cover changes and mammal conservation in Mesoamerica.** Ph. D. University of Cambridge. Cambridge. pp. 327.
 - Crawley, M. J. 1993. **Glim for Ecologist.** Blackwell Science. pp. 379
 - Dalling, J. W., Swaine M.D. & N.C. Garwood. 1994. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical seed bank investigations. **Funct. Ecol.** 9: 119-121.
 - Dalling, J.W., Swaine M.D. & N.C. Garwood. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. **Ecology** 79 (2). 564-578.
 - De Vos, J. 1992. Una selva herida de muerte, historia reciente de la Selva Lacandona. En: Vásquez S, M.A. y M.A. Ramos O. (Eds). **Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación.** Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp 1. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas. 51-85.
 - De Vos, J. 1994. **Oro verde. La conquista de la Selva Lacandona por los madereros tabasqueños 1822-1949.** FCE-ICT. México. pp 330
 - Ditchl, S. 1988. **Cae una estrella. Desarrollo y destrucción de la Selva Lacandona.** SEP. México. pp 118.
 - Espinoza G. F. J. & J. Sarukhán. 1997. **Manual de malezas del Valle de México.** UNAM-FCE. México. pp 408
 - Fenner, M. 1985. **Seed Ecology.** Chapman and Hall. London. pp. 151.
 - FAO-UNESCO. 1975. **Soil maps of the world Vol III México and Central América.** FAO-UNESCO, Paris.
 - García E. 1973. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana.** UNAM. México. pp 246.
 - García G, G. & J. Lugo. 1992. Las formas de relieve y los tipos de vegetación en la selva Lacandona. En: Vásquez S, M.A. y M.A. Ramos O. (Eds). **Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación.** Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp 1. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas 39-50.
 - Garwood, N.C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. In: Leck M., Parker V. & R. Simpson. (Eds). **Ecology of soil seed banks.** Academic Press, San Diego. 149-209.

- Gobierno del Estado de Chiapas. 1990. **Propuesta de plan de manejo para la Reserva Integral de la Biosfera de Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México.** Gob. del Edo. de Chiapas. Tuxtla Gutierrez, Chiapas. pp 187.
- Gómez-Pompa, A. 1990. Una visión sobre el manejo del trópico húmedo de México. **Revista de Difusión Científica, Tecnológica y Humanística** Oct-Dic. 1990 1(2):3-10.
- González-Montagut, R. 1996. **Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, México.** PhD Thesis. Harvard University. Massachusetts. pp 503.
- Gorchoy, D.L., F. Cornejo, C. Ascorra, M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain-forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. **Vegetatio** 108: 339-349.
- Guevara, S. & A. Gómez-Pompa. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. **J. Arnold Arb.** 53: 312-335.
- Guevara, S. & J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in pasture: consequences for local species availability. **Vegetatio** 108: 319-338.
- Guevara, S., Laborde J., Liesenfeld, D., & O. Barrera. 1997. **Potreros y Ganadería.** En: **Historia Natural de Los Tuxtlas.** En: González E., Dirzo, R. & R. Vogt (eds). Historia Natural de Los Tuxtlas. IBUNAM-IEUNAM-CONABIO. México. 43-58.
- Harper, J.L. 1977. **Population Biology of Plants.** Academic Press. London. pp 476
- Herrera-MacBryde, O. & R. Medellín. 1997. Lacandon rain forest region, México. In: Davis, D., Heywood V., Herrera-MacBryde, O., Villa-Lobos, J., & A. C. Hamilton. (eds). **Centres of Plant Diversity.** WWF-IUCN. Vol. 3 The Americas:125-130.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. **Biotropica** 31 (2): 229-242.
- Holthuijzen, A.M. & J.H.A. Boerboom. 1982. The *Cecropia* seedbank in the Surinam lowland rain forest. **Biotropica** 14 (1): 62-68.
- Hopkins S., M. & A. Graham. 1984. The role of soil seed banks in regeneration in canopy gaps in australian tropical lowland rainforest. Preliminary field experiments. **Malays. For.** 47(2): 146-158.
- Ibarra-Manríquez G., B. Sánchez-Garfías & L. González-García . 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida-húmeda de México. **Biotropica** 23: 242-254.
- Ibarra-Manríquez G. & S. Sinaca-Colín. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. **Rev. Biol. Trop.** 43 (1-3): 75-115.

- Ibarra-Manriquez, G. & S. Sinaca-Colín. 1996a. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: Lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44 (1) 41-60.
- Ibarra-Manriquez, G. & S. Sinaca-Colín. 1996b. Lista comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: (Violaceae-Zingiberaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44 (2) 427-447.
- Kellman, M.C. 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. *J Appl. Ecol.* 11: 669-677.
- Lazcano-Barrero, M.A., March I.J. & M.A. Vásquez S. 1992. Importancia, situación actual y perspectivas de conservación en la Selva Lacandona. En: Vásquez S, M.A. & M.A. Ramos O. (Eds). **Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación.** Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp I. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas. 393-436.
- Levin A., D. 1990. The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *Amer. Nat.* 135 (4): 563-572.
- Laurance, W., Ferreira, L., Rankin-De Merona, J., & S. Laurance. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of amazonian tree communities. *Ecology* 79 (6): 2032-2040.
- Martínez, E., C. Ramos. & F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 54: 99-177.
- Martínez G, C. 1996. **Lluvia de semillas en pastizales: Potencial florístico para la regeneración de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias-UNAM. México. pp 54.
- Martínez-Garza, C. & González-Montagut, R. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecol.* 145: 255-265.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En : Gómez-Pompa, A. y S. del Amo. (Eds). **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas perennifolias en el estado de Veracruz, México, II.** Alhambra Mexicana-INIREB. México. 191-239.
- Martínez-Ramos M. & E. Alvarez-Buylla. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. In: Estrada A. & T.H. Fleming (Eds). **Frugivores and seed dispersal.** Dr. Junk, The Hague, The Netherlands. 333-346
- Martínez-Ramos, M. 1991. **Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical.** Tesis doctoral. UNAM. México. 154 pp.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 54:179-224.

- Martínez-Ramos, M. & A. Soto-Castro. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107-108: 299-318.
- Martínez-Ramos, M. & Alvarez-Buylla, E., 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 56: 121-153.
- Medellín, R. & O. Gaona. 1999. seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, México. *Biotropica* 31(3): 478-485.
- Mendez-Bahena, A. 1999. **Sucesión secundaria de la selva húmeda y conservación de recursos naturales en Marqués de Comillas, Chiapas.** Tesis M. en C. UMSNH. Morelia. pp 130.
- Miranda, F & Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su descripción. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28: 29-178.
- Moreno-Casasola, P. 1976. Viabilidad de semillas de árboles tropicales y templados: Una revisión bibliográfica. En : Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanez, S. del Amo y a. Butanda. (Eds). *Regeneración de Selvas.* CECSA. México.
- Mostacedo, C. B. 1997. **Dispersión y banco de semillas de *Heliocarpus appendiculatus* Turcz, especie pionera de bosques neotropicales.** Tesis M. en C. UNAM. México. pp 98.
- Moutinho, P. 1998. Impactos da formação de pastagens sobre a fauna de formigas: conseqüências para a recuperação florestal na Amazônia Oriental. Em: Gascon C. & P. Moutinho (Eds). *Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo.* MCT-INPA. Manaus, Brasil. 155-170.
- Murdoch, A.J. & R. Ellis. 1992. Longevity, viability and dormancy. In: Fenner M. (ed). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities.** CAB International. Wallingford. U.K.
- Myers, N. 1983. Conversion rates in tropical moist forest. In: Golley, F.B. (ed). **Tropical rain forest ecosystem. Structure and function.** Oxford. U.K. 14 A: 289-300.
- Nepstad, D., Uhl, C. & A.E. Serrao. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brasil. In: Anderson A.B. (ed). **Alternatives to deforestation steps toward sustainable use of the Amazonas.** Columbia University Press. New York.
- Nepstad, D., Uhl, C., Pereira, C. & J.M.C. Da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76 (1):25-39.
- Nepstad, D., Uhl, C., Pereira, C., & J.M. C. Da Silva. 1998. Barreiras ao estabelecimento de árvores em pastos abandonados na Amazonia: banco de sementes, predação de sementes, herbivoria e seca. Em: Gascon C. & P. Moutinho (Eds). **Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo.** MCT-INPA. Manaus, Brasil. 191-219.

- Pérez G., R. 1991. Lacandonia controvertida y amenazada. En: Robles-Gil P. y F. Eccardi. **Lacandonia el último refugio**. Agrupación sierra Madre-UNAM. México. 126-138.
- Putz, F.E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. **Ecology** 64: 1069-1074.
- Putz, F.E. & S. Apannah. 1987. Buried seeds, newly dispersed and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. **Biotropica** 19: 326-333.
- Orozco-Segovia, A. Sánchez-Coronado, M.E. & C. Vázquez-Yanez. 1993. Light environment and phytochrome-controlled germination in *Piper auritum*. **Funct Ecol.** 7 (5): 585-590.
- Quintana-Ascencio, P.I., González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Domínguez-Vázquez G. & M. Martínez-Ico. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas. México. **Biotropica** 28 (2):192-209.
- Raich J.W. & G. W. Khoon. 1990. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. **J. Trop. Ecol.** 6 (2): 203-217.
- Rodríguez-Velazquez, J. E. 1994. **Efecto del mosaico de regeneración y la densidad sobre la remoción post-dispersión de las diásporas de la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* (Liebm)**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias-UNAM. pp 73.
- Rodríguez-Velázquez, J. & M. Martínez-Ramos. 1998. Diferenciación regional de la comunidad arbórea de la Selva Lacandona en Chajul, Chiapas. En: **VII Congreso Latinoamericano de Botánica**. México. p. 80.
- Rzedowsky, J. 1978. **Vegetación de México**. Limusa. México.
- Sarukhán, J. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. **J. Ecol.** 62: 675-716.
- Sarukhán, J. 1991. Introducción el último refugio. En: Robles-Gil P. y F. Eccardi. **Lacandonia el último refugio**. Agrupación sierra Madre-UNAM. México. 17-21.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J. & S. Sánchez-Beltrán. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, southeast Mexico. In: **Proceedings of International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems**. Indonesia. 40-58.
- Silvertown, J.W. 1982. **Introduction to plant population ecology**. Longman, London. pp 209.
- Simpson., R.L. 1989. Seed Banks: General concepts and methodological issues. In: Leck, M., Parker, V. & R. Simpson (eds). **Ecology of soil seed banks**. Academic Press. San Diego. 3-8.
- Sokal, R.F. & G. Rohlf. 1996. **Biometry**. W.H. Freeman. San Francisco. pp 776
- Suazo O., I. 1998. **Aspectos ecológicos de la especie invasora *Peridium aquilinum* (L.) Kuhn (Polypodiaceae) en una selva húmeda de la región de Chajul, Chiapas, México**. Tesis M. en C. UMSNH. Morclia. pp 114.

- Thompson, K. & J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893-921.
- Thompson, K. 1992. The functional ecology of seed banks. In: Fenner M. (ed). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International. Wallingford. U.K. 231-258.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash and burn agriculture in Amazonia. *J. Ecol.* 75: 377-407.
- Uhl, C., Clark, K., Clark, H., & P. Murphy. 1981. Early Plant Succession After Cutting and Burning in the Upper Rio Negro Region of the Amazon Basin. *J. Ecol.* 69 (2): 631-649.
- Uhl, C., Jordan, C., Clark, K., Clark, H. & R. Herrera. 1982. Ecosystem recovery in Amazon Caatinga forest after cutting and burning, and bulldozer clearing treatments. *Oikos* 38 (3): 313-320.
- Uhl C. & K. Clark. 1983. Seed ecology of selected amazon basin successional species. *Bot. Gaz.* 144 (3): 419-425
- Uhl, C. & C.F. Jordan. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. *Ecology* 65 (5): 1476-1490.
- Uhl, C. & R. Buschbacher. 1985. A disturbing synergism between cattle ranch burning practices and selective tree harvesting in the eastern Amazon. *Biotropica* 17 (4): 265-268.
- Valverde V., T.M. 1988. *Germinación de algunas especies pioneras de dunas costeras*. Tesis Profesional. FC-UNAM. 93 p.
- Vasconcelos H. & M. Cherret. 1998. Efeitos da herbivoria por saúvas (*Atta laevigata*) sobre a regeneração florestal em uma área agrícola abandonado da Amazonia Central. Em: Gascon C. & P. Moulinho (Eds). *Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo*. MCT-INPA. Manaus. 171-178.
- Vázquez S, M.A. 1992. La Reserva de la Biosfera Montes Azules : Antecedentes. En: Vázquez S, M.A. y M.A. Ramos O. (Eds). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp 1. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas. 19-38.
- Vázquez-Yanez, C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Trop. Ecol.* 21: 103-112.
- Vázquez-Yanez, C. Y H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* y *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytol.* 92: 477-485.
- Vázquez-Yanez, C. & A. Orozco-Segovia. 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros: *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus donnell-smithii* y *Piper auritum*. En: Gómez-Pompa, A y S. Del Amo (Eds).

Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, II. Alhambra Mexicana-INIREB. México. 241-254.

- Vázquez-Yanez, C & A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 24: 69-87.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology** 70(3): 536-538.
- Whitmore, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance and species loss. In: Laurance, W.F. & R.O. Bierregaard (eds). **Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities.** University of Chicago Press. Chicago.

Apéndice 1.- Densidad de semillas registradas en .18 m² y entre paréntesis la estimada en 1 m² para cada morfoespecie identificada en el banco de semillas de sitios de selva (claro y dosel cerrado) y pastizales ganaderos. AP = Árboles pioneros, ArP = Arbustos pioneros, HS = Hierbas de selva, T = Trepadoras, HtM = Hierbas tipo maleza, ArrM = Arbustos tipo maleza, P= Pastos, NI = No identificadas. S. de D. = Síndromes de dispersión : Zo = Zoocoria, An = Anemocoria, Gr = Gravedad

Especie	Familia	Grupo	S. de D.	Claro de Selva	Dosel Cerrado	Pastizal Ganadero	Total
<i>Cecropia</i> sp	Moraceae	AP	Zo	41 (232)	57 (323)	4 (23)	102 (578)
<i>Ochroma lagopus</i>	Bombacaceae	AP	An	-- (--)	--(--)	5 (28)	5 (28)
<i>Acalypha diversifolia</i>	Euphorbiaceae	ArP	Gr	31 (176)	26 (147)	-- (--)	57 (323)
<i>Tradescantia</i> sp	Commelinaceae	HS	Zo	14 (79)	9 (51)	1 (6)	24 (136)
<i>Xiphidium coeruleum</i>	Haemodoraceae	HS	Zo	1 (6)	-- (--)	1 (6)	2 (12)
<i>Acacia hayesii</i>	Mimosaceae	T	An	2 (11)	4 (23)	-- (--)	6 (34)
<i>Gouania</i> sp	Rhamnaceae	T	An	2 (11)	3 (17)	-- (--)	5 (28)
<i>Hiraea</i> sp	Malpighiaceae	T	An	2 (11)	1 (6)	18 (102)	21 (119)
<i>Sicydium</i> sp	Cucurbitaceae	T	Zo	-- (--)	1 (6)	-- (--)	1 (6)
Amaranthaceae 1	Amaranthaceae	HtM	An	1 (6)	2 (11)	255 (1444)	258 (1461)
Asteraceae 1	Asteraceae	HtM	An	2 (11)	1 (6)	114 (645)	117 (662)
<i>Calyptocarpus</i> sp	Asteraceae	HtM	An	7 (40)	3 (17)	2 (11)	12 (68)
<i>Desmodium</i> sp	Fabaceae	HtM	Gr	-- (--)	1 (6)	3 (17)	4 (23)
<i>Euphorbia</i> sp	Euphorbiaceae	HtM	Gr	-- (--)	2 (11)	-- (--)	2 (11)

Continuación del apéndice 1

Especie	Familia	Grupo	S. de D.	Claro de Selva	Dosel Cerrado	Pastizal Ganadero	Total
<i>Iresine celosia</i>	Amaranthaceae	HtM	An	-- (--)	-- (--)	15 (84)	15 (84)
<i>Iresine sp</i>	Amaranthaceae	HtM	An	-- (--)	-- (--)	361 (2044)	361 (2044)
<i>Melampodium sp</i>	Asteraceae	HtM	Gr	-- (--)	-- (--)	83 (470)	83 (470)
<i>Phyllanthus niruri</i>	Euphorbiaceae	HtM	Gr	-- (--)	-- (--)	68 (365)	68 (365)
<i>Rivina humilis</i>	Phytolaccaceae	HtM	Zo	-- (--)		17 (96)	20 (113)
<i>Sida acuta</i>	Malvaceae	HtM	Zo	-- (--)	-- (--)	28 (159)	28 (159)
<i>Conostegia sp</i>	Melastomataceae	ArtM	Zo	1 (6)	-- (--)	14 (79)	15 (85)
<i>Eupatorium sp</i>	Asteraceae	ArtM	An	1 (6)		169 (946)	171 (958)
<i>Lycianthes sp</i>	Solanaceae	ArtM	Zo	-- (--)	-- (--)	1 (6)	1 (6)
<i>Sida collina</i>	Malvaceae	ArtM	An	-- (--)	-- (--)	4 (23)	4 (23)
<i>Axonopus compressus</i>	Poaceae	P	An	7 (40)	-- (--)	437 (2474)	444 (2514)
<i>Axonopus purpusii</i>	Poaceae	P	An	-- (--)	-- (--)	26 (147)	26 (147)
<i>Cyperus sp</i>	Cyperaceae	P	Gr	-- (--)	2 (11)	-- (--)	2 (11)
<i>Eleusine indica</i>	Poaceae	P	An	-- (--)	-- (--)	386 (2185)	386 (2185)
<i>Fimbristyllis dichotoma</i>	Cyperaceae	P	An	-- (--)	30 (170)	1994 (11289)	2024 (11459)
<i>Scleria sp</i>	Cyperaceae	P	Gr	18 (102)	16 (91)	99 (561)	133 (754)
No Identificadas	No identificada	NI	--	242 (1370)	21 (917)	120 (679)	574 (3249)
Total				372 (2106)	374 (2117)	4223 (23909)	4969 (28132)

Apéndice 2.- Algunos resultados de los análisis de devianza para evaluar el efecto de hábitat, el estrato y en algunos casos la interacción entre ellos. Estos análisis se hicieron con el programa Glim for ecologist ver 3.7. Se muestran los grados de libertad (g.l.), los valores de X^2 , la proporción de devianza explicada por el modelo de Glim y la probabilidad. Tabla 1: Comunidad total, Tabla 2. Grupos pioneros (árboles y arbustos), Tabla 3: *Cecropia* sp, Tabla 4: Malezas, Tabla 5: "Pastos".

Tabla 1.- Análisis para la comunidad total (incluye todo los registros en cada ambiente).

	g.l.	X^2	r^2	P
Hábitat (H)	2	49.12	.52	<0.001
Estrato (Es)	1	12.1	.12	<0.01
Todo el modelo	3	61.22	.64	<0.001
Error		32.99		
Total		94.21		

Tabla 2.- Grupos pioneros (incluye árboles y arbustos).

	g.l.	X^2	r^2	P
Hábitat (H)	2	18.21	.38	<0.001
Estrato (Es)	1	9.201	.19	<0.01
H x Es	2	2.172	.04	<0.05
Todo el modelo	5	29.58	.61	<0.001
Error		17.41		
Total		47.14		

Tabla 3.- *Cecropia* sp.

	g.l.	X^2	r^2	P
Hábitat (H)	2	18.21	.38	<0.001
Estrato (Es)	1	9.201	.19	0.01
H x Es	2	2.172	.04	0.05
Todo el modelo	5	29.583	.61	
Error		17.41		
Total		47.14		

Tabla 4.- Malezas (incluyendo hierbas, arbustos y "pastos").

	g.l.	X ²	r ²	P
Hábitat (H)	2	50.63	.62	<0.001
Estrato (Es)	1	5.52	.07	<0.01
Todo el modelo	3	56.15	.69	<0.001
Error		24.88		
Total		81.04		

Tabla 5.- "Pastos (incluye registros de gramíneas y ciperáceas).

	g.l.	X ²	r ²	P
Hábitat (H)	2	46.45	.59	<0.001
Estrato (Es)	1	8.44	.10	<0.01
Todo el modelo	3	54.89	.69	<0.001
Error		22.57		
Total		77.47		