UNIVERSIDAD VERACRUZANA
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA FORESTAL

# Banco de semillas del suelo y su importancia en la regeneración de un mosaico heterogéneo en el trópico seco de Veracruz

TESIS QUE PRESENTA **ADRIANA AQUINO ARREORTÚA**
PARA OBTENER EL TITULO DE **MAESTRA EN CIENCIAS**

Xalapa, Veracruz, México, octubre 2016

# ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN ……...3
1.1 Banco de semillas del suelo …….. 4
1.2 Banco de semillas en selvas …… 6
1.3 El trópico seco de la Mancha Veracruz …… 9

2. OBJETIVOS..... 13
2.1 Objetivo general..... 13
2.2 Objetivos particulares ..... 13
3. ÁREA DE ESTUDIO..... 14
3.1 Descripción de los hábitats de estudio……14
3.1.1 Selva mediana subcaducifolia..... 17
3.1.2 Matorral sobre dunas costeras..... 18
3.1.3 Acahual ……16
4. METODOLOGÍA ..... 20
4.1 Registro del Banco de Semillas del Suelo ..... 20
4.2 Registro de las variables microambientales ……..20
4.3 Registro de la vegetación adulta leñosa ..... 25
4.4 Análisis estadísticos ……22
4.4.1 Descripción del banco de semillas del suelo ..... 26
4.4.2 Análisis multivariados ……24
4.4.3 Relación del banco de semillas con la vegetación adulta leñosa ..... 29
5. RESULTADOS ..... 30
5.1 Variación de la abundancia en el banco de semillas..... 31
5.2 Variación de la riqueza en el banco de semillas..... 34
5.3 Diversidad de especies en el banco de semillas del suelo……30
5.3.1 Diversidad por individuos (individual-based)..... 36
5.3.2 Diversidad por muestras (sample-based)……...…31
5.4 Composición florística del banco de semillas ..... 38
5.4.1 Formas de vida de las especies del banco de semillas ……33
5.4.2 Análisis multivariado de la composición florística del BSS..... 44
5.5 Similitud florística entre el banco de semillas y la vegetación leñosa ……..38
6. DISCUSIÓN ……
6.1 Variación de la abundancia en el banco de semillas……

**6.2 Variación de la riqueza en el banco de semillas ……..**

**6.3 Composición florística del banco de semillas……...**

**6.4 Relación de la composición del banco de semillas del suelo con las variables micro-ambientales y la vegetación adulta leñosa…….**

**6.5 Similitud florística entre el banco de semillas y la vegetación leñosa ……..**

**7. CONCLUSIONES …….**

**8. LITERATURA DE REFERENCIA ……..**

**9. ANEXOS ……**

# 1. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas tropicales en las últimas décadas han sufrido una constante transformación a campos agropecuarios, mediante la fragmentación y resultante fragmentación del hábitat. Lo anterior se traduce en una pérdida total o parcial de la cobertura forestal y con ello la pérdida de biodiversidad (Guevara et al. 2004). Aunque disturbios naturales como los huracanes e incendios o la apertura natural de claros del dosel también provocan la perdida de cobertura forestal, en estos casos el disturbio no es permanente y al terminar se inicia la recuperación de la vegetación leñosa, rápidamente y mediante los siguientes tres mecanismos: rebrotes de tallos y tocones, banco de semillas del suelo y la lluvia de semillas (Capers et al. 2005). El proceso mediante el cual la vegetación leñosa vuelve a establecerse y desarrollarse en áreas deforestadas es la sucesión secundaria (Guariguata y Ostertag 2002), el tipo de disturbio o la actividad realizada en un sitio y su intensidad, sobre todo en el caso de los disturbios de origen humano que son más severos y duraderos, así como la composición de especies existentes previamente al disturbio determinan el proceso de regeneración natural y le añaden considerable complejidad a la sucesión secundaria (Guariguata y Ostertag 2002). En campos abandonados pueden desarrollarse, selvas secundarias que poseen parte de los atributos biológicos de las selvas maduras (Browny Lugo 1990, Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Sin embargo, muchas de las especies de las selvas tienen una nula o limitada capacidad de persistir en los campos degradados, lo que ocasiona que la estructura y función original tarde décadas en recuperarse (Guevara et al. 2004, del Moral et al. 2010), todo esto ocasionado por los efectos que el manejo agropecuario tuvo sobre las fuentes de regeneración, cuando se ha practicado la roza y quema la sucesión está condicionada por tres factores: las áreas por colonizar suelen ser pequeñas, las fuentes de semillas se encuentran relativamente próximas (o existen semillas latentes en el suelo) y la tierra se ha empleado con una intensidad baja. Sin embargo, la trayectoria sucesional y la tasa de recuperación de la estructura y composición florística de un bosque pueden ser muy diferentes cuando tienen lugar en un pastizal extenso y propenso al fuego, o

en un área sumamente degradada (Uhl et al. 1988), el uso dado a la tierra es un factor determinante de la trayectoria de la sucesión. Además la sucesión secundaria se ve influenciada por la biología de las especies, por su forma de interactuar con plantas y animales, y por los componentes bióticos (vegetación) y abióticos (tipo de suelo, clima) del lugar. Todos estos factores determinan que en una etapa de la sucesión se tenga determinada composición florística (trayectoria). Los procesos de regeneración natural, se encargan de recuperar la composición estructural y funcional de un sistema a un estado similar al que presentaba antes del disturbio (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). La regeneración natural es determinante en la conservación de un sistema y su estudio es básico para entender el reemplazo de especies en una comunidad (Vieira y Scariot 2006), existen tres fuentes esenciales para la regeneración natural: el rebrote de estructuras perennes aéreas o subterráneas (tocones y raíces que sobreviven al disturbio), las semillas incorporadas y almacenadas en el banco del suelo y la entrada de propágulos a través de la lluvia de semillas, posteriormente al disturbio (Young et al. 1987, Guariguata y Ostertag 2002). Tanto las semillas que se encuentran enterradas en el suelo ("banco de semillas") como las recién dispersadas contribuyen al surgimiento de la vegetación secundaria; sin embargo, la contribución del banco de semillas parece ser más significativa (Garwood 1989), si el sitio fue utilizado con una intensidad de baja a moderada, o incluso si el suelo fue quemado alguna vez (Young et al. 1987, Uhl et al. 1988). El aumento de la luminosidad y temperatura que impacta al sitio justo después de la deforestación estimula la germinación del banco de semillas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993) el cual esta generalmente compuesto por especies heliófilas, algunas más son especies arbóreas típicas de bosque secundario que pueden germinar en la sombra, sin embargo, en su fase de plántulas parecen requerir condiciones de luminosidad para poder sobrevivir en el corto y mediano plazo (Guariguata 200).

De esta forma el efecto del disturbio incidirá sobre estos tres mecanismos en la velocidad de recuperación y trayectoria sucesional, sitios severamente dañados frecuentemente tendrán un banco de semillas empobrecido con pocas posibilidades de reposición lo que ocasionará que el proceso de regeneración provenga de fuera del sitio (del Moral et al. 2010). En numerosas comunidades de plantas se ha reconocido la importancia del banco de semillas en la regeneración de la vegetación, además de proveer información fundamental sobre los limitantes para el éxito de esta; como podría ser la limitación en su germinación y posterior establecimiento, debido a condiciones no favorables, tales como depredación por granívoros, la falta de dispersión y la competencia con plantas de especies ruderales y heliófilas, cantidad de luz disponible y oscilaciones extremas de temperatura (Williams-Linera 1993, Holl et al. 2000). Esta respuesta del reclutamiento a la heterogeneidad medioambiental es la que finalmente influye en la diversidad de especies y en el patrón espacial observado en la vegetación (Peterson & Baldwin 2004, Leck & Simpson 1995, Van der Valk 1981).

## 1.1 Banco de semillas del suelo

El banco de semillas del suelo (BSS) está conformado por las semillas que permanecen latentes en el suelo, siendo un reservorio de especies, principalmente pioneras, que germinan en el momento en que se presenta una perturbación, se forme un claro o las condiciones ambientales cambien para iniciar de este modo un proceso de sucesión secundaria (Garwood 1989, Thompson y Grime 1979) por lo cual es un tema de gran relevancia en ecosistemas sometidos a procesos de conversión intensos, el BSS es la principal fuente de propágulos, que funciona como un almacén o agregado de semillas viables que potencialmente son capaces de germinar y establecerse en la vegetación (Cano-Salgado et al. 2012, Cronk & Fennesy 2001). Particularmente, Henderson et al. (1988) se refiere al BSS como el conjunto de semillas que representan el potencial regenerativo de las comunidades vegetales. Al respecto Cook (1980) sostiene que la presencia de

semillas en cantidad y tipo en un área específica resulta dependiente de la historia de la cobertura de la vegetación y de la edad de la flora en el suelo. En relación a ello, se deduce que el BSS es un componente importante de la dinámica vegetal y una estrategia de sobrevivencia de las especies a lo largo del tiempo (Maia et al. 2003 y 2004). La composición y densidad del banco de semillas puede variar a escala de unos pocos metros cuadrados (Lortie y Turkington, 2002) y esta variación espacial parece estar asociada con factores tales como la topografía y la distribución espacial de las especies actuales o del pasado, y sus patrones de dispersión de semillas (Garwood, 1998).

La formación del BSS se inicia con la dispersión y finaliza con la germinación o muerte de las semillas, su dispersión alrededor de la planta que le dio origen, establece una distribución determinada en la superficie del suelo (Jeffrey 2005), la agregación de las semillas que caen en un área particular depende de varios factores tales como la altura, la distancia y la distribución de la fuente de semillas, de los agentes de dispersión y la capacidad de dispersión de las semillas (Harper, 1977). Respecto a ello, según Gle-Lewin et al. (1992), el éxito de la dispersión depende de 5 factores estrictamente vinculados a las semillas: cantidad producida, forma de transporte, periodo y distancia de dispersión e índice de semillas dispersas. Además de las estrategias de dispersión, otro mecanismo que contribuye a la sobrevivencia de las especies y el establecimiento de bancos de semillas, es la distribución de la germinación en el tiempo. Las semillas del BSS a menudo entran en un periodo de latencia una vez que son liberadas de la planta parental; esta estrategia les permite tolerar la variación climática, las fluctuaciones en la disponibilidad de nutrientes y sobrevivir a periodos desfavorables prolongados (Bliss & Zedler 1998, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). La persistencia que presentan las semillas de algunas especies en un determinado ambiente está asociada, entre otros factores, a su estrategia de colonización (Miles, 2006). Así mismo la dormición en la persistencia es solamente el de regular la época del año en la cual una semilla puede responder a los estímulos, desencadenando el proceso de germinación o bien inhibiéndolo después de la dispersión (Fenner y Thompson, 2005).

En cuanto al tipo de BSS que presenta cada especie, éste puede ser transitorio o persistente. El primero se caracteriza por poseer una viabilidad de las semillas inferior a un año (Thompson & Grime 1979), presentar un único evento de germinación (Baskin & Baskin 2001) y encontrarse en la vegetación o en el nivel superior del suelo (Thompson et al. 1997). Por su parte, el BS tipo persistente presenta semillas con viabilidad por mucho tiempo e incluso siglos (Thompson & Grime 1979), más de un evento de germinación (Baskin & Baskin 2001) y se encuentra en los niveles intermedios del suelo –persistentes a corto plazo- o predominando en el nivel inferior del suelo -persistentes a largo plazo- (Thompson et al. 1997). La combinación de viabilidad y latencia de las semillas determina la capacidad de cada especie y población para descubrir y colonizar nuevos hábitats. La viabilidad les confiere la capacidad de permanecer durante un determinado periodo y la latencia asegura que existan las condiciones adecuadas para su germinación y establecimiento. La diferencia entre la viabilidad y la latencia a escala de individuos, poblaciones y especies, hace que la composición de especies y la abundancia de semillas en el banco varíen espacial y temporalmente (Caballero et al., 2005, Moreno-Casasola, 1996).

## 1.2 Banco de semillas en selvas

Los estudios sobre los procesos de regeneración y en particular del banco de semillas en su mayoría se han centrado en los bosques húmedos tropicales (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Martínez-Ramos et al. 2012, Sánchez-Gallen et al. 2010). Entre las zonas más estudiadas se tienen a la selva Lacandona y la de Los Tuxtlas, los estudios en estas zonas han evaluado el efecto que tiene el aumento de las presiones antropogénicas en la estructura y composición de las selvas (Martínez-Ramos y García- Orth 2007, Martínez-Ramos *et al.* 2012). Los resultados de estos trabajos han permitido reconocer que entre las fuentes de regeneración más afectadas por los disturbios se encuentran los bancos de semillas y de plántulas, así como también han identificado que las

características del suelo pueden determinar la composición vegetal en sucesión y que son las especies pioneras y exóticas las que se favorecen por las nuevas condiciones (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Martínez-Ramos *et al.* 2012). Las malas hierbas (invasoras-oportunistas) y las especies leñosas heliófilas pioneras, suelen ser los componentes más abundantes del banco de semillas del suelo (Garwood 1989, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984). De esta forma las plantas que se establecen en el suelo del bosque perturbado tienen mecanismos más complejos de latencia que las establecidas en los bosques conservados o en los claros del dosel (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). Ramírez-Marcial et al. (1992) compararon la composición florística y la riqueza del BS y de la lluvia de semillas en 8 comunidades sucesionales, en un área de bosque de pino-encino de los altos de Chiapas. No encontraron relación entre la composición florística del banco de semillas y la de la vegetación. La mayoría de las semillas en los bosques húmedos tropicales tienden a germinar rápido y simultáneamente después de su dispersión, careciendo de cualquier periodo de latencia (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993), alcanzando la turgencia necesaria solo en el suelo húmedo del bosque, donde inicia inmediatamente la germinación rápida después de su dispersión, esta es probablemente la característica más común de las semillas en las selvas tropicales (Garwood 1983, Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993). Así como también la germinación rápida de poblaciones de la misma edad durante la temporada de lluvias (Martínez-Ramos 1992). WIliams-Linera et al. 2016, evaluó el papel del BSS en tres etapas sucesionales y como la presencia de pastos exóticos representan un obstáculo para el proceso de regeneración natural en la recuperación de un bosque con diferentes etapas de sucesión en Veracruz, México; determinando que técnicas de eliminación de hierba son una estrategia que mejora la aparición temprana y el establecimiento de especies leñosas presentes en el banco de semillas.

El banco se semillas del suelo se ha estudiado en menor medida en selvas secas, algunos trabajos realizados En México por, Miranda y Hernández (1963), Sarukhán (1968), Trejo y Dirzo (2000), Romero-Duque et al. (2007) han hecho descripciones y estudios sobre características físicas y distribución de este tipo de vegetación, su clima (temperatura, niveles de precipitación, y estacionalidad), incluyendo niveles de distribución global y de degradación de bosques conservados, encontrando que la variación ambiental influye en sus características fisonómicas y estructurales. Actualmente existen pocos estudios publicados en selvas secas sobre los bancos de semillas en campos que difieren en la edad de sucesión (González-Rivas et al. 2009, Lemenih y Teketay 2006, Miller 1999, Rico-Gray & García-Franco 1992, Vieira y Scariot 2006). Mencionan que plantas herbáceas colonizadoras son altamente dependientes de luz para producir abundantes semillas, que por lo general son capaces de permanecer latentes en el suelo durante largos períodos (Fenner 1985), la densidad del banco de semillas de plantas herbáceas disminuyen a medida que avanza la sucesión, en contraste la mayoría de las semilla de especies leñosas carecen de latencia prolongada y sufren alta tasas de depredación (Briones-Salas et al. 2006, Garwood1989, Janzen 1981, Khurana y Singh 2001), la abundancia en el suelo depende en gran medida de la lluvia de semillas locales (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990, Dalling y Denslow 1998). Lott et al. (1987) encontró que, en Chamela, Jalisco, la presencia, número y germinación de semillas es similar a otros bosques secos en la costa de esta región, donde la diversidad florística es también variable y heterogénea, pero con mayor número de especies de lianas y árboles. Las familias con más especies fueron: Fabaceae, Euphorbiaceae, Rubiaceae y Bignoniaceae, así mismo en Chamela Maza-Villalobos (2010) estudio la tendencia de sucesión en bancos de semillas de pastizales abandonados, encontrando que el banco de semillas reduce su densidad, la diversidad de mantiene constante y las semillas de especies herbáceas son reemplazadas por especies leñosas a medida que avanza la sucesión del bosque.

De los pocos trabajos disponibles es difícil establecer principios generales relativos a la composición y el funcionamiento de los bancos de semillas en ecosistemas tropicales secos de zonas degradadas, lo que hace importante el estudio de las barreras o limitantes de la sucesión (Duncan y Duncan, 2000), así como para el reclutamiento de nuevos individuos; obtuvieron que en suelos de agricultura abandonados predomina las presencia de pastos, y como los pastos interfieren en la recuperación de especies nativas (Aragón y Morales, 2003) los remanentes de selva son fuentes potenciales de semillas que podrían mejorar los niveles de sucesión de los sitios cercanos al bosque. Hupp (1983), realizó un estudio sobre establecimiento de plántulas en suelos con diferentes etapas de sucesión, los índices de sobrevivencia y desarrollo, así como la propagación de semillas de acuerdo a la distancia de su procedencia; concluye que las características del banco de semillas, como, disponibilidad de luz y modo de dispersión son factores importantes para conocer los procesos de sucesión.

### 1.3 El trópico seco de la Mancha Veracruz

México posee grandes extensiones de selva estacional, al sur de Tamaulipas, en el centro de Veracruz y el norte de la Península de Yucatán (Rzedowski 1978, Trejo y Dirzo 2000). Las selvas estacionales se han estudiado sobre todo en el lado del Pacífico y en la península de Yucatán, pero poco se sabe acerca de estas a lo largo de la costa del Golfo de México, sobre todo en el centro de Veracruz. Hasta hace poco, se ha considerado que las SE del centro de Veracruz han sido prácticamente destruidas a causa de la sobreexplotación y la conversión a tierras agrícolas (Rzedowski 1978, Trejo et al. 2007). Sin embargo, algunos remanentes de SE persisten y pueden contribuir a la biodiversidad de México (Williams-Linera *et al*. 2011). En Veracruz en una selva baja, Álvarez-Aquino (2014) determino la estructura de la vegetación y la composición de especies del banco de semillas del suelo en 5 acahuales y dos selvas, evaluando los efectos de la heterogeneidad ambiental y el impacto de las actividades humanas, obtuvieron que la historia del sitio si tiene un efecto sobre la

composición y el tamaño del banco, las familias Fabaceae y Euphorbiaceae fueron las más diversas en estos paisajes, los cuales presentan una composición heterogénea que reúne hábitats con diferentes características. Un ejemplo de estos hábitats se observa en el mosaico de vegetación "La Mancha" (Actopan, Veracruz), compuesto por diferentes hábitats como selva mediana sub-caducifolia, dunas costeras, acahual, entre otros (Moreno-Casasola 2006) y sus procesos de regeneración difieren tanto temporal como espacialmente, aun cuando se reconoce que existen procesos de regeneración natural en cada uno de ellos y una dinámica compleja, se desconoce de qué forma sus historias de vida han definido la regeneración en cada uno de estos hábitats y sus trayectorias sucesionales. En la Mancha, Veracruz en el mismo sitio de estudio que el nuestro, se han realizado solo estudios de banco de semillas sobre las dunas costeras por Guevara (1982) y Pérez (1993) y en potreros abandonados de este mismo hábitat Romero-García (2015), quienes proponen que los cambios de composición y estructura se han explicado a partir de varios procesos de sucesión (primaria y secundaria), regeneración, colonización, etc. Así mismo se detienen a observar los cambios temporales para describir el desarrollo direccional de la misma, interpretándose de acuerdo a su dinámica. Pérez (1993) evaluó las dunas costeras en la reserva de CICOLMA, concluyeron que entre pastizales y matorrales existe un flujo de semillas de especies herbáceas hacia estados sucesionales avanzados (matorrales y selva), siendo mayor que el de especies arbóreas hacia ambientes sucesionales iniciales (pastizales).

La creciente deforestación y fragmentación de los ecosistemas y los paisajes, como ocurre en el centro de Veracruz, hace necesario recurrir a distintos métodos que permitan evaluar la situación de la biodiversidad, y estimar la capacidad de regeneración natural de las comunidades vegetales. En este sentido el presente estudio se centró en describir la composición florística y densidad del banco de semillas del suelo, para entender cómo este proceso contribuye en la dinámica de regeneración de las selvas secas, además es un aspecto

indispensable para el diseño de técnicas adecuadas para la implementación de prácticas de manejo y conservación.

# 2. OBJETIVOS

## 2.1 Objetivo general

Describir la composición florística y los atributos de la comunidad del banco de semillas del suelo y determinar su importancia en la regeneración forestal en distintos estadíos sucesionales (selva mediana sub-caducifolia sin disturbio humano aparente, acahual de 19 años y matorral sobre dunas) en la zona costera del centro de Veracruz.

## 2.2 Objetivos particulares

- Caracterizar los atributos de la comunidad (abundancia, riqueza, diversidad y composición florística) del banco de semillas de los tres hábitats estudiados y determinar su variación espacial entre hábitats y al interior de cada uno.

- Describir la variación temporal de los atributos del banco de semillas entre la época de secas y la época de lluvias para cada uno de los hábitats estudiados.

- Determinar si la variación espacial de los atributos del banco de semillas está relacionada con la variación espacial de los atributos de la vegetación leñosa adulta y de las variables micro-ambientales (pendiente del terreno, ambiente lumínico y humedad) de los hábitats estudiados.

## 3. ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en el Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) del INECOL. CICOLMA se ubica a 19º 35" lat. N y 96º 22" long. W, sobre la planicie costera del Golfo de México al centro de Veracruz, en el municipio de Actopan. La reserva de CICOLMA tiene una superficie de 83 ha con distintos tipos de vegetación. Se trata de un mosaico heterogéneo y dinámico, en el que parches de vegetación en distintas fases de sucesión (primaria y secundaria) crecen muy cerca uno de otro, en sitios con condiciones edáficas y micro-ambientales contrastantes (Moreno-Casasola 2006) (Fig. 1). Este mosaico se caracteriza por albergar una alta diversidad de especies de flora y fauna, donde se pueden encontrar los últimos relictos de selva mediana sub-caducifolia desarrollada sobre suelos arenosos en la costa del Golfo de México.

La riqueza florística de la zona se concentra mayormente en la selva baja caducifolia, las dunas costeras, la selva mediana sub-caducifolia y en los acahuales. La riqueza de plantas vasculares registrada para la zona consiste en un total de 118 familias con 465 géneros y 837 especies (Castillo-Campos y Travieso-Bello, 2006). Aun cuando la riqueza para cada hábitat es muy variable se reconoce que la selva baja caducifolia se destaca por tener más del 50% de las especies, seguido por la riqueza en las dunas costeras con aproximadamente 25% y por la selva mediana sub-caducifolia, con el 25% cada hábitat (Castillo-Campos y Travieso-Bello, 2006).

**Figura 1.** Localización del área de estudio (INEGI 2006), la línea punteada amarilla delimita la superficie de la reserva de CICOLMA.

En la zona el clima es del tipo Aw cálido sub-húmedo acorde al sistema de clasificación climática de Köeppen, modificado por García (García, 1981). Existen dos épocas claramente diferenciadas: una lluviosa, de junio a septiembre, donde cae alrededor del 78% de la precipitación total anual y otra seca, de octubre a mayo. La precipitación total anual oscila de 899 a 1829 mm, con un valor medio de 1,156 mm y el mes más lluvioso varía de un año a otro, entre junio y septiembre (con promedios superiores a 180 mm por mes). La temperatura media anual oscila entre 21.1°C en enero y 27.3°C en junio. Los valores máximo y mínimo de temperatura extrema registrados en la zona son 40.5°C y 6°C respectivamente (Moreno-Casasola 2006). En la Reserva de CICOLMA, los suelos están poco desarrollados, correspondiendo principalmente a dunas arenosas cuya edad varía enormemente. En las dunas más estabilizadas donde se ha establecido la cubierta vegetal arbórea (selva), los suelos son rojizos, areno-arcillosos y profundos. Los mejor desarrollados se encuentran en la selva mediana subcaducifolia y los menos

desarrollados, en las dunas parabólicas con vegetación de dunas costeras (Geissert y Dubroeucq, 1995).

En cuanto a la fauna, la región cuenta con un listado de 100 especies de vertebrados (12 anfibios, 36 reptiles y 52 mamíferos; González-Romero y Lara-López, 2006). Cabe mencionar que en cuanto a la fauna que puede afectar o interactuar con el establecimiento del banco de semillas del suelo, ya sea por dispersión o remoción se tienen roedores como *Mus musculus, Rattus norvegicus*, así como *Bassariscus astutus* (Gonzáles-Romero y Lara-López, 2006). En este ecosistema se ha encontrado estrechamente ligada la dinámica ecológica a los cangrejos rojos terrestres (*Gecarcinus lateralis*). Décadas antes las poblaciones de este cangrejo eran muy numerosas, lo que tenía un efecto marcado en el éxito del establecimiento de plántulas, removían y consumían las semillas (Kellman y Delfosse 1993; Capistrán-Barradas *et al.* 2003).

### 3.1 Descripción de los hábitats de estudio

Este estudio se realizó en tres tipos de vegetación:

1.- Selva mediana subcaducifolia
2.- Matorral sobre dunas costeras
3.- Acahual (con 19 años de regeneración)

Los tres tipos de vegetación estudiados están ubicados dentro de los terrenos de CICOLMA y relativamente cerca entre sí. Todos difieren en composición florística y estructura forestal, así como en su estadío sucesional. En cada tipo de vegetación se estableció una parcela de 6 ha (aproximadamente de 300×200 m), cubriendo un área total de muestreo de 18 ha entre las tres (Fig. 2). Estas parcelas forman parte de un estudio a largo plazo de la vegetación y dinámica de regeneración del paisaje, del proyecto: “Estructura de la vegetación y

dinámica de la regeneración forestal en un mosaico heterogéneo en el trópico seco del centro de Veracruz" (CONACyT CB2010/152457).

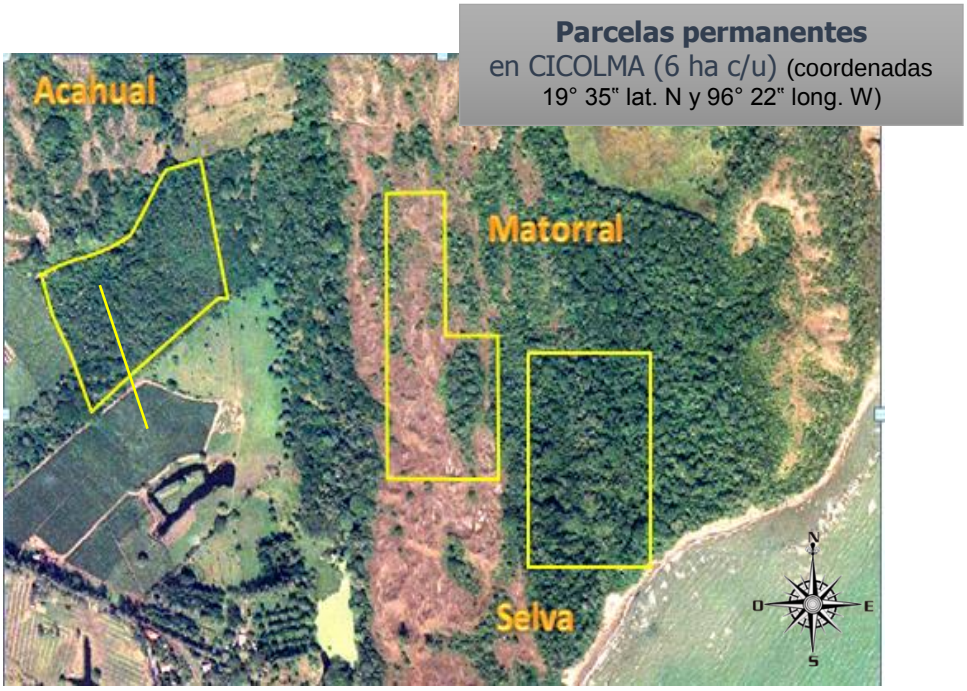


**Figura 2**. Mapa de las tres parcelas de estudio (selva, acahual y matorral) sobre imagen de satélite del 2007.

### 3.1.1 Selva mediana subcaducifolia

Este tipo de vegetación está protegida desde 1979, cubre 32 ha dentro de CICOLMA, y se encuentra en la hondonada más plana de la reserva, en un sustrato de suelo pardo-rojizo de los cordones de las dunas más antiguas dentro de CICOLMA. Se encuentra en buen estado de conservación y representa el manchón más extenso y mejor conservado de este tipo de selva estacional sobre la costa del Golfo de México (Moreno-Casasola 2006). Esta selva mediana subcaducifolia tiene un dosel arbóreo que sobrepasa los 20 m de altura. Entre las especies arbóreas de mayor altura, sin ser las más abundantes, se pueden mencionar a *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Ficus cotinifolia*, *Cedrela odorata, Enterolobium cyclocarpum*, *Ehretia tinifolia.* Entre las especies arbóreas

que no llegan al dosel superior porque la altura máxima de sus adultos varía entre los 6 y 15 m, podemos mencionar como las más características de la zona a *Coccoloba humboldtii*, *Casearia corymbosa*, *Erythroxylum havanense*, *Diospyros verae-crucis y Nectandra salicifolia*. Los arbustos más comunes son *Crossopetalum uragoga*, *Schaefferia frutescens*, e *Hippocratea celastroides,* también son muy frecuentes las lianas y bejucos que regularmente llegan hasta las copas de los árboles del dosel superior entre las cuales podemos mencionar a *Paullinia tomentosa*, *Vitis bourgaeana* y *Cydista aequinoctialis* (Castillo-Campos y Medina-Abreo, 2005).

### 3.1.2 Matorral sobre dunas costeras

La vegetación de dunas costeras está representada por manchones de matorral formados por árboles y arbustos de 5 a 10 m de altura y rodeados por arena desnuda o pastizal natural creciendo sobre la arena. Se localiza entre la selva mediana subcaducifolia, la selva baja perennifolia inundable y el tular, está sobre una duna semi-móvil con orientación norte a sur, protegido también desde 1979 dentro de la actual reserva de CICOLMA. Entre las especies arbóreas del matorral destacan: *Bumelia celastrina, Diphysa robinoides, Gliricidia sepium, Piscidia piscipula* y *Pithecelobium lanceolatum*. Los arbustos más característicos en estas dunas costeras son: *Dalbergia brownei, Randia aculeata, Schaefferia frutescens, Tecoma stans* y *Verbesina persicifolia*. Las herbáceas están representadas por *Heliotropium ternatum, Hydrocotyle bonariensis, Opuntia stricta* y *Tournefortia hirsutissima* (Castillo-Campos y Medina-Abreo, 2005), son también muy abundantes los pastos de especies nativas *Schizachyrium scoparium*, *Muhlenbergia robusta y Cenchrus tribuloides.*

### 3.1.3 Acahual

El acahual es una selva secundaria o bosque tropical secundario que está ubicado dentro de los terrenos de CICOLMA corresponde a un terreno de aproximadamente 6 ha, que estuvo dedicado a la cría de ganado bovino durante más de 20 años (Laborde y Corrales 2012) antes de su abandono en 1996, fecha en la que se incorporó a CICOLMA y se sacó al ganado del sitio. Este terreno representa un sitio único para entender el proceso de regeneración en un bosque secundario, pues en la zona no se encuentran o son extremadamente raros los potreros abandonados por más de 5 o 10 años. El potrero estaba dominado por el pasto africano *Panicum maximum* y contaba con 10 árboles aislados mientras estaba en uso, la vegetación secundaria que se observa actualmente, presenta un dosel arbóreo cerrado en la mayor parte del sitio con algunas partes muy densas, llegando a superar los 10 m de altura (Laborde y Corrales 2012).

Las especies arbóreas y arbustivas más comunes en los acahuales de entre 5 y 15 años de abandono en la región son: *Guazuma ulmifolia*, *Acacia cornigera*, *Bauhinia divaricata*, *Pithecellobium lanceolatum*, *Gliricidia sepium*, *Bursera simaruba*, *Diospyros veraecrucis*, *Jacquinia macrocarpa*, entre otras, mientras que el estrato herbáceo suele estar formado por *Solanum rudepanum*, *S. tridynamum*, *Commelina erecta* y *Bromelia pinguin*, principalmente. Son muy comunes las especies trepadoras como *Cardiospermum halicacabum*, *Clematis grossa*, *Paullinia tomentosa*, *Serjania racemosa*, las cuales le dan un aspecto muy particular a esta comunidad (Castillo-Campos y Medina-Abreo, 2005).

# 4. METODOLOGÍA

## 4.1 Registro del Banco de Semillas del Suelo

Las colectas del banco de semillas del suelo se realizaron en el transcurso del año 2015, al inicio de la época de secas entre marzo y abril y durante la época de lluvias en los meses de agosto y septiembre, para comparar la variación entre las dos épocas más contrastantes de la zona. La ubicación de los puntos de muestreo se efectuó mediante un muestreo aleatorio estratificado subdividiendo la parcela de 6 ha en 6 sub-cuadros contiguos de 1 ha cada uno, donde se ubicaron al azar 5 puntos por sub-cuadro de 1 ha (de 100 × 100 m), manteniendo una separación mínima de 25 metros entre cada punto de muestreo, lo que da un total de 30 muestras por parcela y un gran total de 90 muestras por época en las tres parcelas, lo que equivale a 8.1m$^2$ de superficie de muestreo.

Las muestras de la superficie del suelo de cada sitio se extrajeron usando un cuadro de metal de 30 cm × 30 cm a 5 cm de profundidad (sensu metodología de Alvarez-Aquino *et al*. 2014), con un rastrillo y en caso de ser necesario una tijera de podar, se eliminaba la hojarasca, algunas raíces y pastos, finalmente con la ayuda de una pala se realizó el levantamiento de la muestra de suelo y se depositó en bolsas negras con su respectiva etiqueta, ubicando un banderín en el sitio exacto de la extracción (Fig. 3a) la extracción de la siguiente muestra (época de lluvias) se realizó aproximadamente a un metro del banderín. Las muestras fueron transportadas al invernadero ubicado en la estación CICOLMA, para que las semillas germinen a las mismas condiciones ambientales del sitio. Cada una de las muestras fue procesada mediante un tamizado para eliminar hojas, piedras, ramas y restos grandes que no eran semillas, seguido de ubicarlas en charolas de plástico las cuales mantuvieron las dimensiones de la muestra obtenida en campo (30×30×5 cm) y de esta manera permitir la entrada de luz y oxígeno y dar la oportunidad de germinar a todas las semillas, incluyendo las que estén en la parte más profunda de la charola (Fig. 3b). Cada una de las charolas fue debidamente

etiquetada con el número de muestra (sitio) y el hábitat en donde fue colectada, ubicando las 90 muestras al azar dentro del invernadero y cada dos meses aproximadamente se modificaba nuevamente su ubicación. Además, en campo se tomaron 8 muestras de suelo extra, que fueron esterilizadas en autoclave y cuyas charolas se ubicaron aleatoriamente entre el resto de las muestras del banco de semillas para ser usadas como control y así detectar la contaminación de semillas dispersadas por viento o cualquier otro medio que pudiesen llegar de zonas cercanas y penetrar al invernadero. El invernadero rústico de CICOLMA está rodeado de malla mosquitero y tiene techo translúcido de policarbonato, aunque su puerta se mantiene cerrada no es totalmente hermética y por ello la necesidad de controlar posibles contaminaciones por semillas provenientes del exterior. Las charolas fueron regadas cada tercer día, durante 6 meses, manteniendo húmedo el suelo y favorecer así la germinación de las semillas contenidas en la muestra.

A) B)

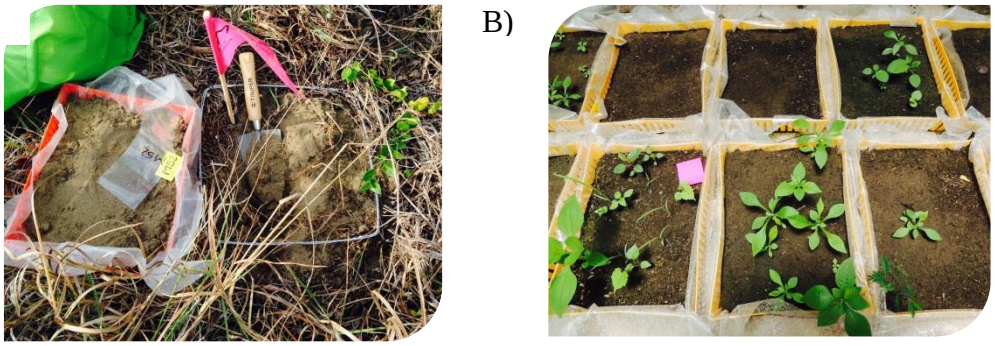

**Figura 3.** Representación de la toma de muestra del suelo para el banco de semillas A) y de la localización de las charolas dentro del invernadero B).

Las charolas se revisaron cada 15 días, durante los primeros 2 a 3 meses y luego cada 30 días por aproximadamente 5 o 6 meses hasta no observar germinación. Las plántulas emergidas de semillas germinadas se contaron e identificaron, una vez registradas las plántulas se removieron de la charola de la que emergieron para evitar la sombra y la limitación de crecimiento y éxito de

germinación del resto de las semillas presentes, cuando no fue posible identificar la especie de las plantas recién germinadas, éstas se numeraron como morfoespecies y se trasplantaron a bolsas de plástico con tierra para que pudieran desarrollarse y de esta manera esperar a que presentaran más características para su identificación. Las bolsas con las plántulas se colocaron dentro del mismo invernadero pero en mesas separadas de las charolas y se regaron continuamente, una vez que producían flores se sacaban del invernadero y se prensaron para su identificación.

Para la identificación de las especies se utilizó el libro: “Árboles y Arbustos de la reserva natural de La Mancha. Veracruz” (Castillo-Campos y Medina 2005) y con ayuda de los ejemplares del Herbario XAL, del INECOL. También se contó con la ayuda de pobladores locales que conocen muy bien la flora del sitio, especialmente con la ayuda de Don David Díaz Romero, eco-guía de La Mancha que ha trabajado por varios años con botánicos y ecólogos de plantas. Las especies identificadas fueron categorizadas en 6 categorías de forma de vida: 1) pastos; 2) hierbas dicotiledóneas; 3) trepadoras; 4) árboles altos (sus adultos superan los 15 m de altura); 5) árboles medianos (la talla máxima de sus adultos alcanza entre 8 y 15 m de altura); y 6) arbustos o arbolitos (árboles que no superan los 8 m de altura), con base en consultas bibliográficas y las descripciones de Castillo-Campos y Medina (2005) y de los fascículos de la Flora de Veracruz (INECOL 2016). Además para la identificación de las plántulas germinadas se realizó una base fotográfica de referencia durante el transcurso del trabajo de campo y que estará disponible como apéndice de esta tesis y en el sitio de internet de CICOLMA en la página del INECOL, para consulta de investigaciones posteriores. Esta colección de referencia se realizó directamente con un ejemplar retirado de la charola y fotografiado al instante para cada una de las especies que germinaron del banco (Fig. 4).

**Figura. 4** Ejemplo de la base fotográfica de referencia de las plántulas que emergieron de las muestras del banco de semillas durante el transcurso de la investigación, como apoyo para su identificación taxonómica.

## 4.2 Registro de las variables micro-ambientales

Por encima de cada uno de los sitios en los que se extrajeron las muestras del banco de semillas del suelo, se registró el porcentaje de cobertura del dosel arbóreo, determinada mediante fotos hemi-esféricas tomadas con el "Digital Plant Canopy Imager CI-110" de la compañía BioScience y procesadas empleando su respectivo software (ver: http://www.cid-inc.com/ci-110.php). Este aparato cuenta con una cámara digital integrada que tiene una lente hemiesférica de ojo de pescado (180°; que puede cerrarse a 150° o menos si así se desea) y que además se nivela automáticamente con respecto a la horizontal del suelo, así como sensores de luz fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés) ubicados a un lado de la cámara y que estiman la radiación PAR del sitio al momento de tomar la foto. En la tableta digital integrada se muestra una imagen en directo del dosel arbóreo para la recolección de datos precisos y también incluye software especializado de edición de imágenes relativamente fácil de manipular en campo, para optimizar la calidad de la imagen tomada, permitiendo distinguir la porción que no tiene dosel o follaje (i.e. cielo azul o con nubes) de la que sí tiene follaje o

sombra en cada toma. El software del aparato utiliza la imagen digital tomada para estimar el porcentaje de cobertura o sombra del dosel arbóreo o arbustivo que crece directamente por encima de cada sitio de muestreo, además estima de manera indirecta el índice de área foliar (L.A.I. por sus siglas en inglés) por encima del sitio de donde se tomó la foto (en $m^2$ de hoja por $m^2$ de terreno) y otros parámetros relacionados con la disponibilidad lumínica del sitio. La imagen se capturó a 1 metro del suelo, apuntando la cámara directamente por encima del punto de extracción de la muestra del banco de semillas del suelo. La captura de las 90 fotografías (30 por cada hábitat) se realizó en las dos épocas de muestreo del banco de semillas, la primera captura de fotos fue en el mes de mayo del 2015 correspondiente a la época de secas y la segunda fue en el mes de octubre.

También se estimó la humedad del suelo a partir de muestras de suelo colectadas a un lado del sitio de obtención de muestras del banco de semillas, estas muestras fueron transportadas en bolsas de plástico bien selladas para evitar pérdida de humedad. De cada una de estas muestras se obtuvo su peso inicial (fresco) y después de meterlas al horno durante 48 horas a 70° se obtuvo su peso final (seco), obteniendo así la humedad relativa del suelo (Gardner y Klute, 1986). Además se midió la pendiente del terreno estableciendo tres intervalos o categorías que permitieran describir la topografía del terreno. Para crear estas categorías se empleó un clinómetro (marca Suunto; con resolución de 0.5º) obteniendo la pendiente en cada sitio de muestreo, las categorías empleadas fueron: sitio o terreno plano (1 -13º), con pendiente moderada (14 – 20º) y con pendiente pronunciada (21 – 38º).

### 4.3 Registro de la vegetación adulta leñosa

La estructura y composición florística de la vegetación leñosa directamente por encima del sitio de colecta del banco de semillas, se obtuvo muestreando cuadros centrados en cada uno de los sitios de muestreo. Un cuadro de 10×10 m para los troncos con DAP (diámetro a la altura del pecho) mayor o igual a 5 cm. Para cada individuo con DAP >= 5 cm y enraizado dentro del cuadro de 10×10 m se identificó la especie, se midió su DAP y fue etiquetado con clave única. Cabe mencionar que para el caso de árboles grandes que estaban enraizados por fuera del cuadro de 10×10 m, pero cuyas ramas estaban directamente por encima del sitio de colecta del BSS, también fueron identificados y medidos como los anteriores, anotando además su localización con respecto al colector (i.e. distancia y orientación con brújula de la base del tronco con respecto al colector y al norte), para cada cuadro de 100 $m^2$ se obtuvo la abundancia y riqueza por cuadro, así como el área basal total por cuadro.

Dentro del cuadro de 5×5 m también centrado en el sitio de colecta, se registró a toda planta (leñosa o herbácea) que tuviera una altura mayor a 1 m y DAP < 5 cm (en el caso de leñosas), enraizada dentro de este sub-cuadro, estimando la cobertura de la copa o follaje en porcentaje del total ocupado dentro del cuadro de 5×5 m por especie. Dentro de este sub-cuadro de 5×5 m también se estimó a nivel del suelo, el porcentaje de cobertura de pastos, de herbáceas dicotiledóneas menores a 1 m de altura, de hojarasca y de suelo desnudo. La identificación de todas las especies se realizó en campo con la ayuda del Dr. Gonzalo Castillo- Campos (botánico Director de la Flora de Veracruz del INECOL y experto conocedor de la flora de la región) y mediante consulta a los ejemplares del Herbario XAL, del INECOL, así como con la ayuda de Don David Díaz.

## 4.4 Análisis estadísticos

### 4.4.1 Descripción del banco de semillas del suelo

Para cada uno de los hábitats (selva, matorral y acahual), se obtuvieron los valores de riqueza y abundancia de semillas por muestra y por parcela, así como por época de muestreo. Para cada una de las especies registradas se estimó un índice de valor de importancia (IVI) de Curtis (estimación ponderada) de las plántulas que emergieron del banco de semillas, siguiendo la fórmula (modificada de Muller-Dombois y Ellenberg, 1974):

$$\boldsymbol{IVI} = \frac{Densidad\ relativa + Frecuencia\ relativa}{2}$$

Donde:

*Densidad relativa* = número de individuos de la especie entre el número total de individuos por 100.

*Frecuencia relativa* = número de muestras en que se repite la especie entre el número total de muestras por 100.

El cálculo del IVI involucra la suma de la densidad relativa y la frecuencia relativa, dividido entre ambos datos (2); en este cálculo fue omitida la biomasa relativa, ya que no se obtuvo este parámetro. Así mismo a partir de la riqueza y abundancia de las especies en cada hábitat se construyeron curvas de rango-abundancia y se compararon visualmente (Feinsinger 2001).

Para la comparación de la diversidad de especies entre hábitats se realizó un perfil de diversidad (números de Hill), estos permiten determinar los números efectivos de especies en diferentes órdenes de q. Donde q= 0 representa la riqueza de especies observadas, q= 1 el número de las especies comunes

(exponencial del índice de entropía de Shannon) y q= 2 las especies dominantes (inverso del índice de concentración de Simpson) (Jost, 2006; Moreno et al., 2011). Para realizar comparaciones precisas de los números de Hill entre los ambientes, se calculó la cobertura de la muestra (Cs, por sus siglas en inglés) para cada hábitat siguiendo la fórmula:

$$\boldsymbol{Cs} = 1 - \frac{f1}{n}$$

Donde:

f1 = número de singletons (especies con un solo individuo).

n = tamaño de la muestra, es decir la abundancia de cada ambiente.

La cobertura de la muestra puede variar entre 0 (completitud mínima) y 100% (completitud máxima). Cuando la cobertura de la muestra es cercana al 100% y similar entre las muestras, se puede realizar la comparación con los valores observados (Chao y Jost, 2012). Para evaluar si existen diferencias en la diversidad, se calcularon los intervalos de confianza al 95% de cada uno de los números de Hill. Cuando los IC 95% no se traslapan indican diferencia significativa entre los ambientes (Chao y Jost, 2012). Los números de Hill, la cobertura de la muestra y los intervalos de confianza, fueron calculados en el paquete iNEXT de R versión 2.0.9 (Hsieh et al. 2016).

Para describir la variación espacial intra- e inter-hábitats se empleó un análisis exploratorio de datos, mediante gráficas denominadas de “cajas y bigotes” mostrando la mediana e intervalo de variación de la riqueza y abundancia de semillas por sitio de muestreo (i.e. por muestra de suelo). Adicionalmente, se realizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM) para determinar si las diferencias que se observaron entre la riqueza por muestra, así como la abundancia por muestra son estadísticamente diferentes entre los tres hábitats y entre épocas

(secas y lluvias), utilizando un modelo de distribución Quasipoisson. Al detectar diferencias significativas, se realizó una prueba de contrastes (Tukey) para identificar entre qué hábitats y épocas se presentaron las diferencias. Los análisis estadísticos se realizaron en el programa R (2.14.1).

### 4.4.2 Análisis multivariados

Para determinar la similitud florística entre todas las muestras de los tres hábitats, se empleó una ordenación multivariada mediante el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA por sus siglas en inglés) determinando además cuáles variables ambientales de las registradas por muestra, explican mejor el arreglo espacial de las muestras obtenidas mediante la ordenación. Lo anterior se realizó sumando los datos de la época de lluvias y la de secas por muestra de suelo (90 muestras). Este análisis se realizó utilizando el programa PC-Ord (6.0; McCune y Grace 2002; Peck 2010). Para optimizar el análisis CCA se omitió una muestra que estaba vacía (i.e. solo contenía ceros pues no germinó ninguna semilla en ella), se obtuvieron los puntajes de eje centrado y normalizado a la unidad de varianza, el escalamiento se realizó optimizando la representación de las “muestras” que permite obtener la ordenación de las distancias (chi-cuadradas) para minimizar la variación entre las muestras, además se eliminaron las especies “singletons” de la matriz primaria (es decir especies con una sola semilla germinada; en todas las muestras), quedando una matriz de 57 especies y 89 muestras (sin vacíos).

El análisis CCA fue complementado por la matriz secundaria de las variables micro- ambientales (pendiente, humedad, cobertura del dosel, LAI y coberturas del suelo por pastos, plantas herbáceas, hojarasca y suelo desnudo) de cada uno de los sitios de muestreo, así como de las variables de la vegetación adulta leñosa (área basal, abundancia y riqueza), para determinar cuáles de estas variables aportaban mayor explicación a la variación en la composición florística

del banco de semillas mediante la comparación de los valores obtenidos en la ordenación de las muestras en el CCA con los valores de las variables ambientales y de la vegetación de cada muestra (McCune y Grace 2002; Peck 2010).

### 4.4.3 Relación del banco de semillas con la vegetación adulta leñosa

Se estimó el índice de similitud de especies leñosas registradas en el banco de semillas del suelo y la vegetación adulta para los tres hábitats de estudio, mediante el cálculo del índice de Jaccard que utiliza las incidencias (i.e. presencia-ausencia) de las especies, entre pares de sitios (Moreno 2001; Villareal 2006), a partir de la siguiente formula:

$$\boldsymbol{I_j} = \frac{c}{a + b - c}$$

Donde

a = número de especies en el hábitat A.

b = número de especies en el hábitat B.

c = número de especies presentes en ambos hábitats (especies compartidas).

Los valores resultantes van de 0 a 1.0 (entre más cercano a 1; mayor será la similitud) y se compararon los resultados obtenidos tanto para el banco de semillas como para la vegetación adulta, de par en par y entre todos ellos (i.e. seis comparaciones), con el fin de determinar entre que sitios y tipo de muestreo (banco o vegetación) había mayor similitud y entre cuáles mayor disimilitud florística. Este análisis solo se realizó para las especies leñosas y de esta forma determinar la posible contribución del BSS a la regeneración forestal en el mosaico sucesional estudiado.

# 5. RESULTADOS

De las 90 muestras de suelo, germinaron un total de 1,715 individuos (i.e semillas), 78 especies y 41 familias (Anexo 1). De las 78 especies encontradas, 52 fueron identificadas hasta nivel de especie que corresponden al 70% del total de las semillas germinadas durante el estudio, 7 especies fueron identificadas a nivel de género, 6 a nivel de familia y para 13 de ellas (6%) no se logró su identificación, aunque cada una de ellas correspondía a morfo-especies claramente distintas. Estas morfo-especies no identificadas fueron incluidas únicamente en los análisis a nivel de riqueza y abundancia por sitio, en los análisis donde se requiere identificar la especie en cuestión o familia fueron omitidas. En las muestras de suelo estéril, utilizadas como control dentro del invernadero se registró una nula germinación, lo que indica que no existió contaminación y que toda plántula germinada provino directamente del BSS.

Las familias mejor representadas en el BSS por el número de individuos germinados se muestran en el Cuadro 1, destaca Poaceae por ser la familia con mayor abundancia tanto en el acahual como en el matorral y por estar ausente en la selva. En el acahual también destacaron Acanthaceae y Flacourticace por su abundancia, mientras que en la selva destacan Moraceae y Piperacea. Las familias mejor representadas por el número de especies para la selva fueron: Asteraceae (4 spp.), Moraceae (3) y Rubiaceae (2), para el acahual fueron: Fabaceae (4), Poaceae (3) y Rubiaceae (3), finalmente en el matorral fueron: Asteraceae (6), Fabaceae (5) y Poaceae (3).

**Cuadro 1.** Familias mejor representadas en el banco de semillas del suelo en cada uno de los tres hábitats estudiados, solamente se muestran las familias más abundantes o más ricas por hábitat.

| Selva | | | Acahual | | | Matorral | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | No. Especies | No. Individuos | | No. Especies | No. Individuos | | No. Especies | No. Individuos |
| **Moraceae** | 3 | 155 | **Poaceae** | 3 | 172 | **Poaceae** | 3 | 96 |
| **Piperaceae** | 1 | 62 | **Acanthaceace** | 1 | 171 | **Amaranthaceae** | 1 | 44 |
| **Rubiaceae** | 2 | 50 | **Flacourtiaceae** | 1 | 102 | **Asteraceae** | 6 | 32 |
| **Flacourtiaceae** | 1 | 34 | **Phytolaccaceae** | 2 | 83 | **Fabaceae** | 5 | 30 |

## 5.1 Variación de la abundancia en el banco de semillas

El número de individuos registrado en el acahual fue notablemente mayor al de los otros dos hábitats, tanto durante las secas como durante las lluvias (Fig. 5). Al acahual le sigue en abundancia la selva y por último el matorral con mucho menos individuos.

El número de semillas que germinaron del total de las muestras del suelo fue ligeramente mayor durante las lluvias (899 individuos) que durante las secas (816); la variación de la abundancia para el acahual fue similar entre ambas épocas, sin embargo, existió mayor variación en la selva donde la época de lluvias resulto mucho más alta en abundancia, caso contrario al matorral donde fue mayor durante las secas (Fig. 5).

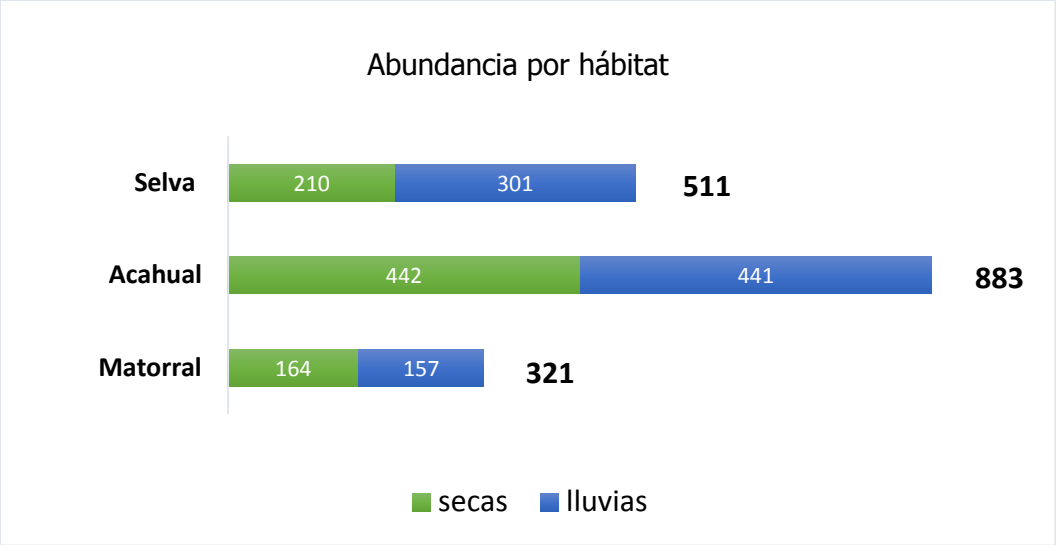


**Figura 5.** Número de semillas germinadas por época de muestreo en cada uno de los tres hábitats estudiados.

La variación de la abundancia por sitio (n= 30 muestras/sitio), fue mayor para el hábitat del acahual, (intervalo considerablemente mayor a los otros dos hábitats), siendo mucho más amplia esta variación en la época de secas, con un dato extremo de 61 individuos en uno de los sitios del acahual (equivalente a una densidad de 677.8 semillas/m²), aunque el promedio por sitio para ambas épocas en el acahual fue muy similar (14.7 individuos/sitio, respectivamente en cada época; Fig. 6). La selva presentó una variación menor en cuanto al acahual y similar durante ambas épocas, con un máximo de 24 individuos por sitio. El matorral tuvo los valores más bajos, con un promedio inferior a 6 individuos por sitio y similar entre ambas épocas (5.2 y 5.5, respectivamente), los datos extremos obtenidos en el sitio 35 y 34 del matorral son tan abundantes como los valores del cuartil superior de la selva (Fig. 6). También se observa que hubo muestras de los tres hábitats en las cuales no germinó ninguna semilla.

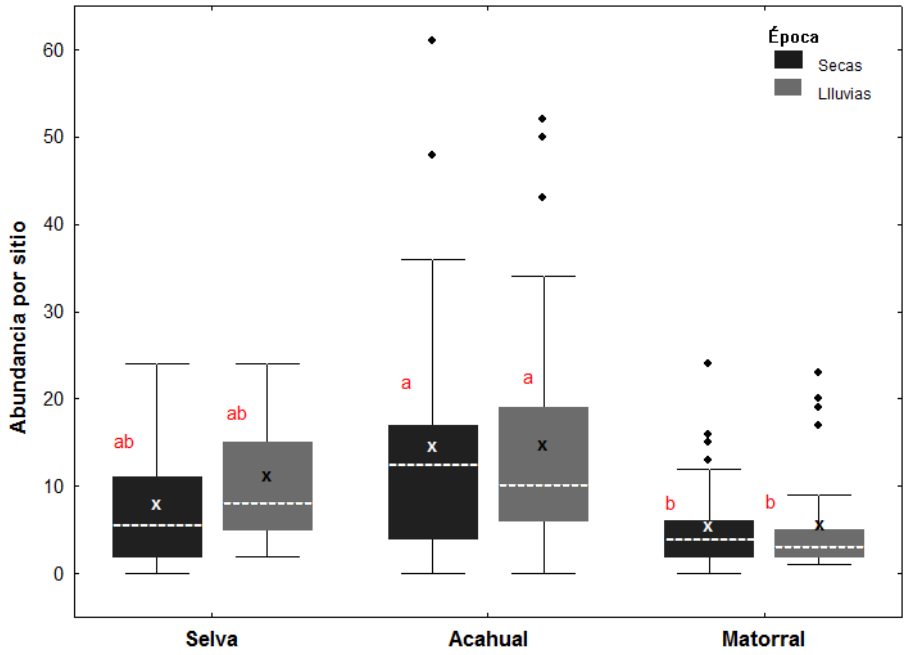


**Figura 6**. Abundancia por sitio (i.e. número de individuos en 0.09 $m^2$) en cada uno de los tres hábitats (n= 30 sitios por hábitat), durante ambas épocas de muestreo. Cada caja representa los dos cuartiles más cercanos a la mediana (línea blanca punteada), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes), además están representados los sitios con valores "outlier" (datos demasiado alejados de la mediana) y la abundancia promedio para cada hábitat (cruz). Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey $p<0.05$).

Se encontraron diferencias significativas en la abundancia promedio por sitio entre los hábitats ($F_{(2,174)}= 13.74$; $p< 0.001$), pero no hubo diferencias entre las épocas de muestreo ($F_{(1,174)}= 1.49$; $p= 0.224$), ni tampoco las hubo en la interacción ($F_{(2,174)}= 1.65$; $p= 0.194$) entre hábitat y época. Las pruebas de comparación de medias (Tukey; $p <0.05$) mostraron que la abundancia promedio por sitio fue significativamente menor en el matorral en comparación con el acahual durante ambas épocas, mientras que la selva tuvo valores intermedios que no fueron significativamente distintos ni al matorral ni al acahual

## 5.2 Variación de la riqueza en el banco de semillas

El acahual fue el hábitat con más especies (57), seguido por la selva y por último el matorral (Fig. 7). El número de especies que germinaron en las muestras del suelo del acahual fue igual durante la época de lluvias y la de secas (40 especies); sin embargo, esto varió entre hábitats, siendo mayor la riqueza durante las secas en la selva, pero menor durante las secas en el matorral.

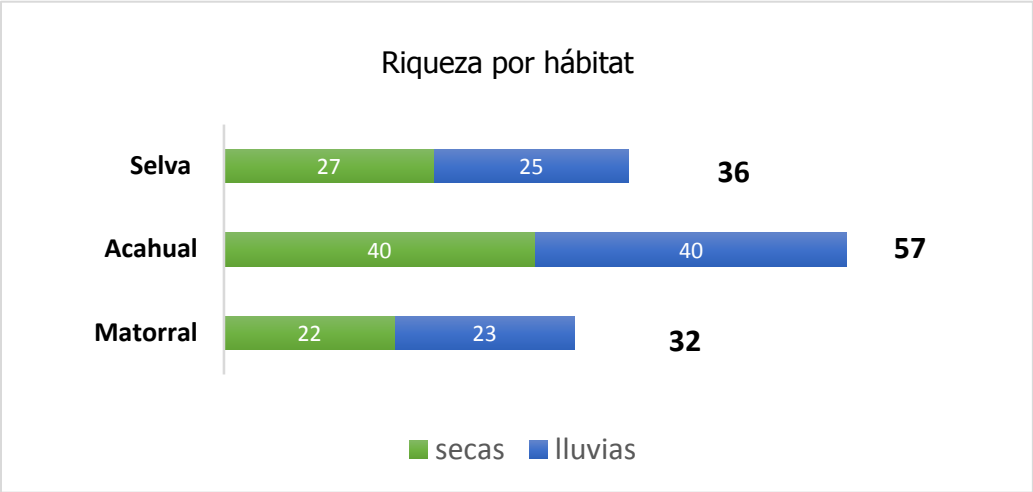


**Figura 7.** Número de especies por época de muestreo en cada uno de los tres hábitats estudiados.

En cuanto a la riqueza registrada por sitio durante las dos épocas de muestreo y en cada uno de los tres hábitats, la variación intra-hábitat en la selva fue muy similar a la registrada en el acahual, con un intervalo que va de 0 a 8 especies/sitio con medianas de 3 a 4 especies/sitio, siendo comparativamente menor la riqueza por sitio registrada en el matorral. En el acahual se registraron tres casos con valores atípicos (outliers) con más de 11 especies por sitio, dos de ellos durante las lluvias y uno durante las secas, siendo este último el sitio más rico de todo el muestreo, con 14 especies (Fig. 8). En el caso del matorral se registraron dos sitios atípicos con 7 especies cada uno (uno durante las lluvias y

otro en las secas), puesto que en este hábitat tres cuartas partes de los sitios registraron 3 o menos especies por sitio, con una mediana de solo 2 especies por sitio (Fig. 8).

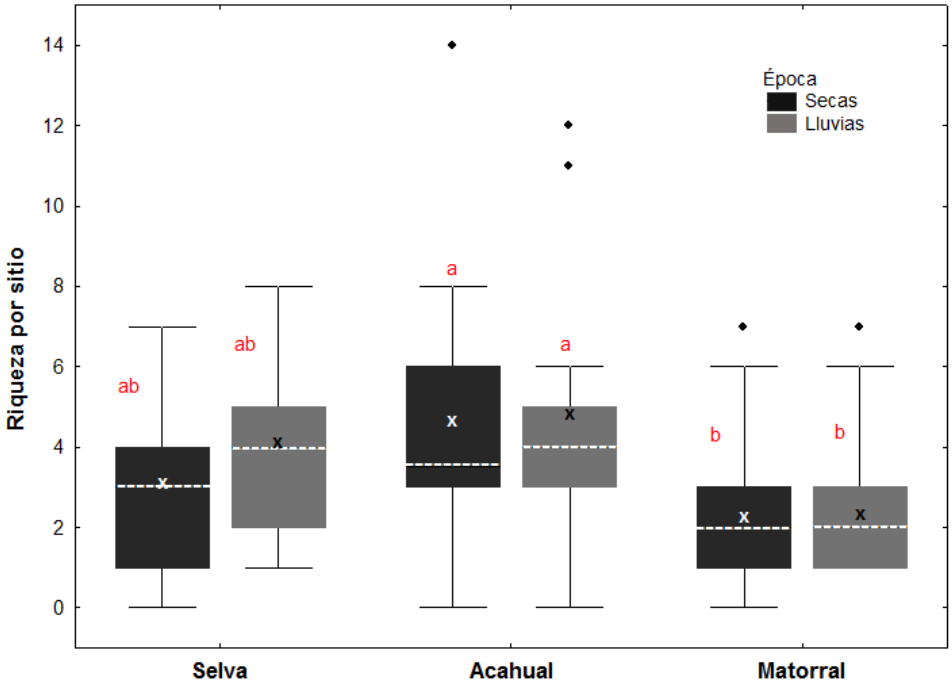


**Figura 8.** Riqueza por sitio (i.e. número de especies en 0.09 $m^2$) en cada uno de los tres hábitats (n= 30 sitios por hábitat), durante ambas épocas de muestreo. Cada caja representa los dos cuartiles más cercanos a la mediana (línea blanca punteada), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes), además están representados los sitios con valores "outlier" (datos demasiado alejados de la mediana) y la riqueza promedio para cada hábitat (cruz). Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey $p<0.05$).

La riqueza promedio por sitio fue significativamente distinta entre hábitats ($F_{(2,174)}= 17.98$; $p< 0.001$), pero no entre las dos épocas de muestro ($F_{(1,174)}= 0.27$; $p= 0.601$), ni tampoco fue significativa la interacción ($F_{(2,174)}= 0.98$; $p= 0.376$) entre hábitat y época. Las pruebas de comparación de medias (Tukey) mostraron que la riqueza promedio por sitio fue significativamente mayor en el acahual en

comparación con la registrada en el matorral durante ambas épocas, mientras que en la selva se registraron valores intermedios que no difirieron significativamente del acahual ni del matorral.

## 5.3 Diversidad de especies en el banco de semillas del suelo

### 5.3.1 Diversidad por individuos (individual-based)

La cobertura de la muestra para los tres hábitats fue del 98%, esto permitió comparar directamente los números de Hill observados para cada orden de q, estimados con base en el número de individuos registrados en cada hábitat. El acahual presento diferencias significativas en la riqueza de especies observadas (q0) con respecto a la selva y el matorral. Al considerar el número de especies comunes (q= 1) el acahual vuelve a ser el más rico (Acahual= 19.3, Matorral= 16.2, Selva= 13.8) y significativamente mayor a los otros dos hábitats. Finalmente, la medida de diversidad de orden 2 (q = 2) que representa a las especies muy abundantes no difieren significativamente entre hábitats (Acahual= 11.8, Matorral= 9.7, Selva= 8.3) (Fig. 9).

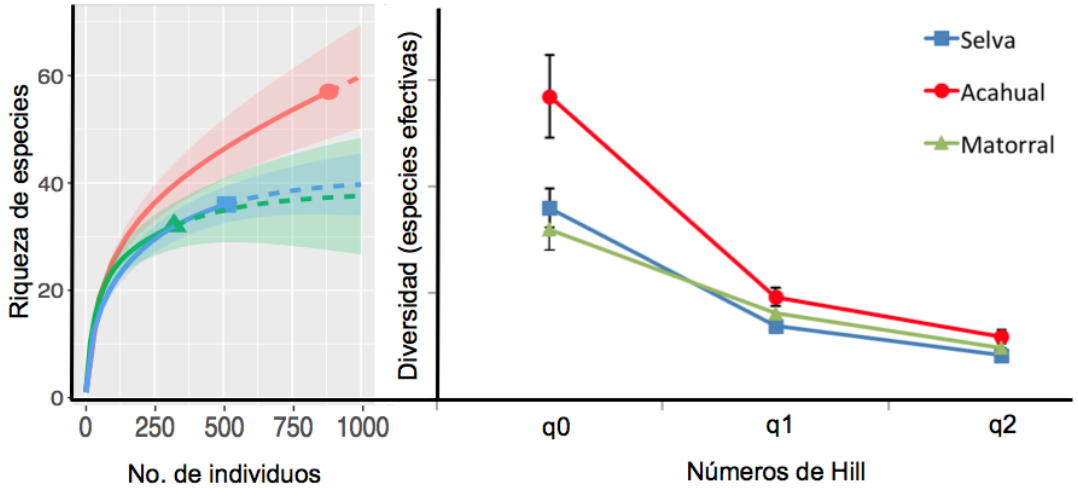

**Figura 9.** Curvas de acumulación de especies basadas en individuos y números de Hill en cada uno de los tres hábitats (selva, acahual y matorral). Riqueza de especies observada (diversidad de orden q = 0), diversidad de especies comunes (q = 1) y diversidad de especies abundantes (q = 2), se muestran los intervalos de confianza al 95%.

### 5.3.2 Diversidad por muestras (sample-based)

Las curvas de acumulación de especies basadas en las muestras (i.e. sitios de muestreo de 30 x 30 cm) determinan que el acahual fue más rico que los otros dos hábitats, siendo evidente que la curva no se acerca a la asíntota, mientras que en los otros dos hábitats si se aproximan a ella (Fig. 10). La cobertura del muestreo solamente alcanzó el 86% en este hábitat, mientras que en los otros dos hábitats superó el 90% (91% en matorral y 94% en selva). Debido al bajo valor de cobertura del acahual se extrapolaron los datos al doble del total de las unidades de muestreo (i.e. 60 muestras) para estimar los números de Hill, para cada orden de q.

La medida de diversidad de orden 0 (q = 0; riqueza observada) extrapolada al doble de las muestras, estimó un total de 85.0 (±20.6 I.C. 95%) especies para el acahual, 40.5 (±7.2) especies para la selva y 37.7 (±2.4) para el matorral, los intervalos de confianza muestran que la riqueza del acahual es significativamente mayor (i.e. más del doble) con respecto a los otros dos hábitats. Al considerar las especies comunes (q = 1) se genera la misma tendencia, con diferencias significativas en el acahual (Acahual= 38.7 (±6.3), Selva= 25.1 (±2.7), Matorral= 24.7 (±4.2) especies comunes), (Fig. 10). El número de especies abundantes (q = 2) fue también mayor en acahual (Acahual= 25.0 (±3.5), Selva= 18.4 (±2.43), Matorral= 17.6 (±3.23) especies abundantes), pero en este caso no hay diferencias significativas entre los tres hábitats debido al sobrelapamiento de los intervalos de confianza.

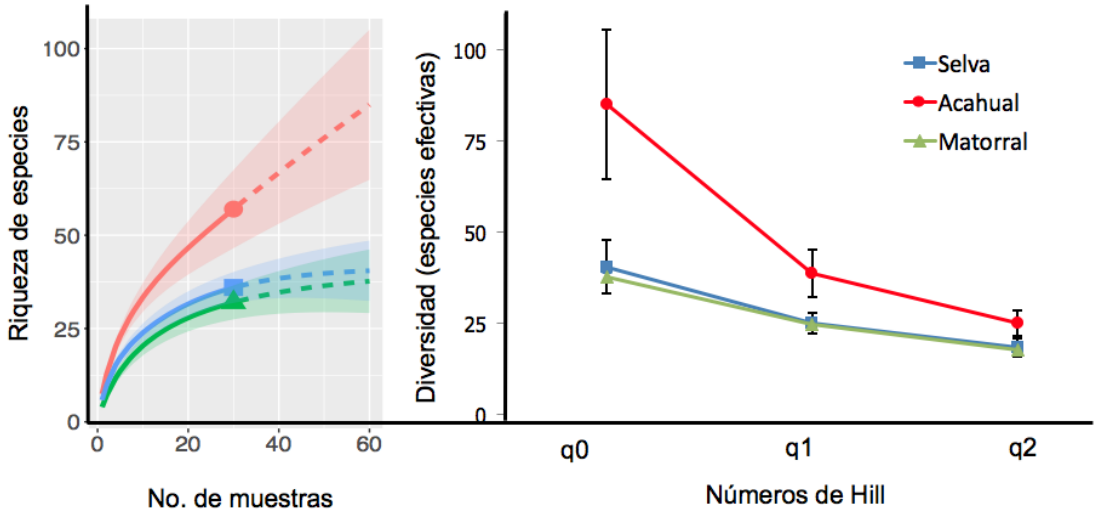


**Figura 10.** Curvas de acumulación de especies basadas en muestras (i.e. sitios de 30 x 30 cm) y números de Hill en cada uno de los tres hábitats (selva, acahual y matorral). Riqueza de especies observada (diversidad de orden q = 0), diversidad de especies comunes (q = 1) y diversidad de especies abundantes (q = 2), se muestran los intervalos de confianza al 95%.

## 5.4 Composición florística del banco de semillas

Del total de especies registradas, solamente tres tuvieron más de 100 individuos en alguno de los hábitats (equivalente a una densidad >37 semillas/m²/hábitat) y pueden ser consideradas como muy abundantes en el hábitat en el que se registraron, dos de ellas en el acahual: la hierba *Elytraria imbricata* (63.3 semillas/m²) y el arbolito exótico de rápido crecimiento *Muntingia calabura* (37.8 semillas/m²); y una en la selva: el árbol del dosel *Ficus cotinifolia* (51.5 semillas/m²). En el matorral destacan entre sus especies más abundantes varias especies de pastos y de hierbas dicotiledóneas (Fig. 11) con solamente dos leñosas que podrían considerarse como numéricamente dominantes en este

hábitat: el árbol *F. cotinifolia* y el arbusto *Psychotria erythrocarpa*. En la selva las especies más abundantes incluyen varias especies arbóreas y arbustivas además de una trepadora herbácea *Agdestis clematidea*. Por último, en el acahual su composición de especies abundantes está determinada por una mezcla de hierbas, pastos y arbustos con algunos árboles, pero principalmente este hábitat destaca por su gran riqueza de especies raras en el BSS, muchas de ellas con un solo individuo (i.e. “singletons”) como se muestra en su curva de rango-abundancia (Fig. 11).

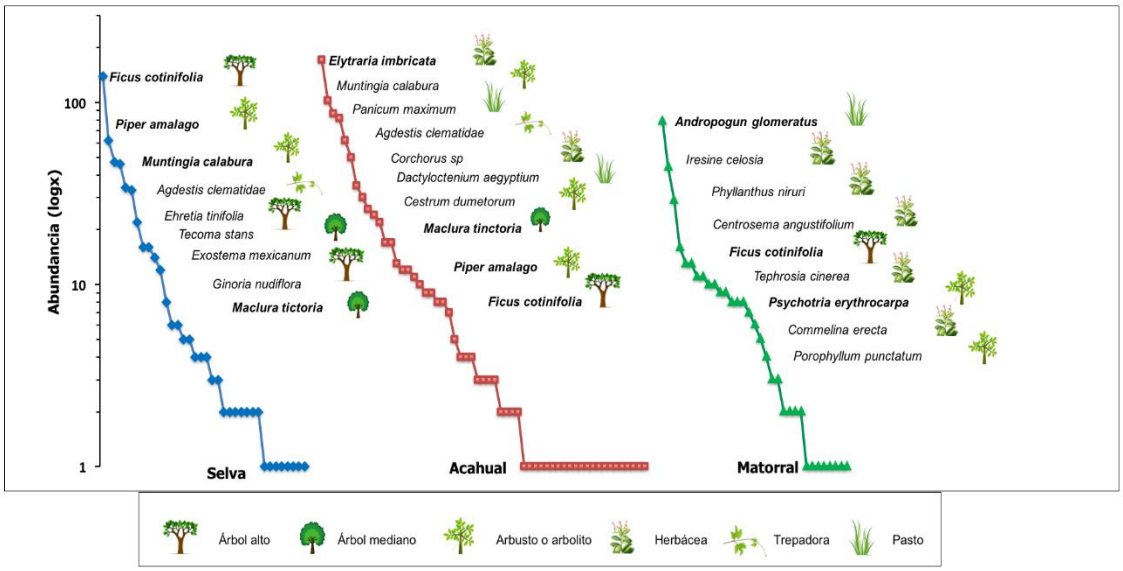


**Figura 11.** Representación del rango-abundancia (escala logarítmica) de las especies más abundantes para cada uno de los tres hábitats (selva, acahual y matorral).

En el Cuadro 2, se muestran todas las especies que germinaron en el BSS, con sus respectivas abundancias por hábitat, así como su frecuencia (i.e. número de sitios en los que germinaron; n= 30 sitios/hábitat), mostrando también su abundancia total e IVI global; primero se muestran las especies que germinaron en los tres hábitats, seguidas por las compartidas entre dos hábitats y por último las

exclusivas de cada uno de hábitats. La especie más abundante de todo el estudio y registrada en los tres hábitats fue la hierba *Elytraria imbricata*, pero la especie arbórea del dosel *Ficus cotinifolia* fue la que tuvo el mayor IVI global, debido a su abundancia, así como a su alta frecuencia de aparición en diferentes sitios de muestreo (Cuadro 2). Entre las especies que germinaron en los tres hábitats destacan varias herbáceas, sin embargo, también habría que destacar algunas leñosas como los árboles *Maclura tinctoria* y *Nectandra salicifolia,* así como el *arbusto Psychotria erythrocarpa.*

Entre las especies compartidas entre la selva y el acahual destacan el arbusto *Piper amalago* y los árboles *Muntingia calabura* y *Tecoma stans*, siendo las tres especies colonizadoras de claros o sitios perturbados. Para las especies compartidas entre la selva y el acahual hay que señalar a *Ehretia tinifolia* y *Bursera simaruba* por ser árboles altos con semillas relativamente grandes dispersadas por aves que usualmente no forman parte del BSS. Solo las especies *Florestina liebmannii* y *Chamaecrista chamaecristoides* fueron compartidas entre selva y matorral con abundancias muy bajas (Cuadro 2). El pasto africano *Panicum maximun* destaca entre las especies con mayor valor de importancia del acahual, presente también en el matorral, aunque con muy baja abundancia en este hábitat. La gran mayoría de las especies compartidas entre el acahual y el matorral son herbáceas. En cuanto a las especies exclusivas de un solo hábitat, destaca con el mayor IVI en el matorral el pasto nativo *Andropogon glomeratus*, mientras que en la selva destacan los árboles *Exostema mexicanum* y *Ginoria nudifolia* por su IVI relativamente alto, pero también el árbol del dosel *Brosimum alicastrum* porque a pesar de tener muy baja abundancia es una especie zoócora primaria de selva y dispersada principalmente por murciélagos con semilla muy grande, que suele estar ausente del BSS. Por último la especie exclusiva del acahual con mayor IVI fue un pasto (Poacaea sp.9), además muchas de las especies exclusivas de este hábitat tuvieron un solo individuo y entre ellas hay varios árboles y arbustos.

**Cuadro 2.** Especies registradas en el banco de semillas del suelo mostrando el número de individuos por hábitat y su frecuencia de aparición en los sitios de muestreo (n = 30 sitios/hábitat) así como su abundancia total e Índice de Valor de Importancia (IVI) global (ver Métodos). Las especies se agruparon en las compartidas entre los tres hábitats, luego entre dos hábitats y por último las exclusivas de un solo hábitat, arregladas con base en su IVI (de mayor a menor %).

| **Especies** | **Selva** | | **Acahual** | | **Matorral** | | **Total/abun** | **IVI total** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Compartidas entre los tres hábitats (12spp) | | | | | | | | |
| | Abun | Frec | Abun | Frec | Abun | Frec | | |
| *Ficus cotinifolia* | 139 | 20 | 8 | 6 | 13 | 5 | 160 | 67.75% |
| *Elytraria imbricata* | 2 | 2 | 171 | 16 | 2 | 2 | 175 | 43.52% |
| *Iresine celosia* | 2 | 2 | 8 | 6 | 44 | 13 | 54 | 42.50% |
| Herbácea N/I 1 | 47 | 14 | 4 | 4 | 3 | 3 | 54 | 40.29% |
| *Corchorus sp* | 6 | 4 | 62 | 14 | 4 | 3 | 72 | 39.72% |
| Herbácea N/I 2 | 2 | 2 | 17 | 14 | 3 | 3 | 22 | 33.29% |
| *Maclura tinctoria* | 14 | 9 | 24 | 6 | 1 | 1 | 39 | 29.55% |
| *Psychotria erythrocarpa* | 4 | 2 | 5 | 4 | 11 | 2 | 20 | 15.72% |
| *Nectandra salicifolia* | 3 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 7 | 8.95% |
| *Arnica sp.* | 2 | 2 | 3 | 1 | 2 | 1 | 7 | 7.34% |
| *Chamaesyce hirta* | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 4 | 7.13% |
| *Melampodium divaricatum* | 1 | 1 | 9 | 1 | 2 | 1 | 12 | 5.92% |
| Compartidas en Selva y Acahual (13spp) | | | | | | | | |
| *Muntingia calabura* | 34 | 14 | 102 | 17 | – | – | 136 | 60.77% |
| *Agdestis clematidea* | 33 | 14 | 82 | 16 | – | – | 115 | 57.87% |
| *Piper amalago* | 62 | 11 | 22 | 8 | – | – | 84 | 38.98% |
| Herbácea N/I 3 | 12 | 9 | 26 | 8 | – | – | 38 | 30.98% |
| *Tecoma stans* | 16 | 7 | 11 | 4 | – | – | 27 | 20.52% |
| *Cestrum dumetorum* | 2 | 1 | 30 | 10 | – | – | 32 | 20.23% |
| *Desmodium sp.* | 6 | 6 | 13 | 4 | – | – | 19 | 17.99% |
| *Ehretia tinifolia* | 22 | 6 | 9 | 2 | – | – | 31 | 16.00% |
| *Vitis bourgaeana* | 4 | 3 | 10 | 3 | – | – | 14 | 10.96% |
| *Carica papaya* | 8 | 3 | 1 | 1 | – | – | 9 | 7.51% |
| Trepadora N/I 4 | 1 | 1 | 4 | 3 | – | – | 5 | 6.99% |
| *Bursera simaruba* | 3 | 2 | 2 | 1 | – | – | 5 | 5.41% |
| *Petiveria alliacea* | 1 | 1 | 1 | 1 | – | – | 2 | 3.49% |
| Compartidas en Selva y Matorral (2spp) | | | | | | | | |
| *Florestina liebmannii* | 1 | 1 | – | – | 8 | 7 | 9 | 14.68% |
| *Chamaecrista chamaecristoides* | 5 | 1 | – | – | 1 | 1 | 6 | 3.98% |
| Compartidas en Acahual y Matorral (8spp) | | | | | | | | |
| *Panicum maximum* | – | – | 87 | 14 | 8 | 2 | 95 | 32.84% |
| *Phyllanthus niruri* | – | – | 1 | 1 | 29 | 12 | 30 | 26.24% |
| Verbenaceae N/I 5 | – | – | 17 | 3 | 13 | 5 | 30 | 16.32% |
| *Dactyloctenium aegyptium* | – | – | 50 | 4 | 9 | 3 | 59 | 15.90% |
| *Commelina erecta* | – | – | 1 | 1 | 10 | 7 | 11 | 14.95% |
| *Centrosema angustifolium* | – | – | 1 | 1 | 16 | 6 | 17 | 14.22% |
| *Bidens pilosa* | – | – | 2 | 1 | 1 | 1 | 3 | 3.60% |
| *Crossopetalum uragoga* | – | – | 2 | 1 | 1 | 1 | 3 | 3.60% |

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Exclusivas de Selva (9spp) | | | | | | | | |
| *Exostema mexicanum* | 46 | 13 | – | – | – | – | 46 | 26.17% |
| *Ginoria nudiflora* | 16 | 8 | – | – | – | – | 16 | 14.90% |
| *Momordica charantia* | 4 | 3 | – | – | – | – | 4 | 5.39% |
| Árbol nediano N/I 6 | 5 | 2 | – | – | – | – | 5 | 3.82% |
| *Brosimum alicastrum* | 2 | 2 | – | – | – | – | 2 | 3.53% |
| *Rourea glabra* | 2 | 2 | – | – | – | – | 2 | 3.53% |
| Trepadora N/I 7 | 1 | 1 | – | – | – | – | 1 | 1.76% |
| Asteraceae N/I 8 | 1 | 1 | – | – | – | – | 1 | 1.76% |
| *Rhamnus humboldtiana* | 1 | 1 | – | – | – | – | 1 | 1.76% |
| Exclusivas de Acahual (24spp) | | | | | | | | |
| Poaceae N/I 9 | – | – | 35 | 5 | – | – | 35 | 10.32% |
| Herbácea N/I 10 | – | – | 12 | 4 | – | – | 12 | 7.35% |
| *Scrophularia bacopa* | – | – | 3 | 3 | – | – | 3 | 5.17% |
| *Leucaena Leucocephala* | – | – | 12 | 2 | – | – | 12 | 4.01% |
| *Jacquinia macrocarpa* | – | – | 4 | 2 | – | – | 4 | 3.56% |
| *Hybanthus sp.* | – | – | 2 | 2 | – | – | 2 | 3.45% |
| Herbácea N/I 11 | – | – | 7 | 1 | – | – | 7 | 2.06% |
| Herbácea N/I 12 | – | – | 3 | 1 | – | – | 3 | 1.84% |
| *Bauhinia divaricata* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Acrocomia aculeata* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Casearia corymbosa* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Cedrela odorata* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Celtis iguanea* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Chiococca alba* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Cordia dentata* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Ficus insipida* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Hyperbaena jalcomulcensis* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Ipomea tiliacea* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| Herbácea N/I 13 | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| Herbácea N/I 14 | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| Herbácea N/I 15 | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Passiflora sp.* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Randia monantha* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| *Salvia sp.* | – | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1.72% |
| Exclusivas de Matorral (10spp) | | | | | | | | |
| *Andropogon glomeratus* | – | – | – | – | 79 | 15 | 79 | 37.31% |
| *Tephrosia cinerea* | – | – | – | – | 11 | 5 | 11 | 10.05% |
| *Turnera diffusa* | – | – | – | – | 5 | 4 | 5 | 7.45% |
| *Turnera ulmifolia* | – | – | – | – | 8 | 3 | 8 | 6.25% |
| *Lantana camara* | – | – | – | – | 7 | 3 | 7 | 6.09% |
| Asteraceae N/I 15 | – | – | – | – | 9 | 2 | 9 | 4.74% |
| *Porophyllum punctatum* | – | – | – | – | 10 | 1 | 10 | 3.22% |
| Árbol mediano N/I 16 | – | – | – | – | 6 | 1 | 6 | 2.60% |
| *Macroptilium atropurpureum* | – | – | – | – | 1 | 1 | 1 | 1.82% |
| *Rhynchosia americana* | – | – | – | – | 1 | 1 | 1 | 1.82% |

### 5.4.1 Formas de vida de las especies del banco de semillas

En cuanto a la forma de vida de la mayoría de las especies registradas en el BSS (ver Métodos) fueron hierbas dicotiledóneas, seguidas por la categoría que agrupa a los arbustos y los arbolitos (altura < 8 m), destacando ambas categorías de formas de vida por su alta proporción tanto en la abundancia como en la riqueza de los tres hábitats estudiados. Destaca también un número importante de árboles altos (altura > 15 m) que tuvieron una abundancia proporcional relativamente alta solamente en la selva, siendo mínima su importancia en el matorral. La presencia de árboles medianos (8 - 15m) fue mínima en todos los sitios tanto en riqueza como en abundancia. Aunque fueron pocas las especies de pastos registradas en el banco y no se registró ninguno en la selva, si fueron relativamente abundantes en el acahual y el matorral (Fig. 13). En el banco del matorral no se registró ninguna trepadora, mientras que en el acahual y en la selva si se registraron, aunque con una relativamente baja proporción de la abundancia total, destaca la riqueza de trepadoras (lianas) en la selva en comparación con los otros dos hábitats.

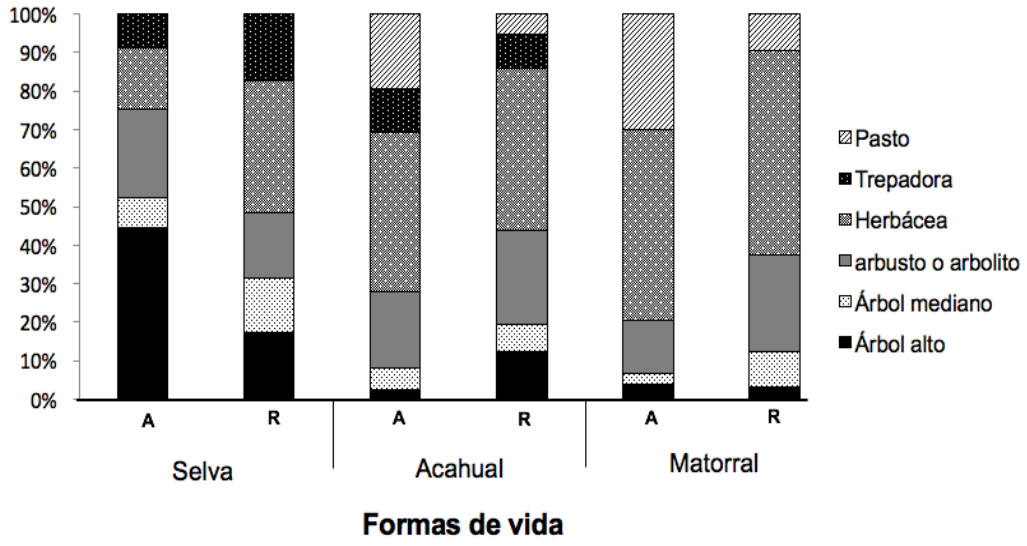

**Figura 13.** Porcentaje de la abundancia (A) y Riqueza (R) proporcional por forma de vida de las plántulas emergidas en el banco de semillas del suelo en cada uno de los hábitats de estudio.

### 5.4.2 Análisis multivariado de la composición florística del BSS

En el análisis de correspondencia canónica (CCA) de las 57 especies (se excluyeron las especies “singletons”) y 89 sitios de muestreo (1 sitio sin germinación se excluyó) del banco de semillas del suelo, los dos ejes obtenidos en la ordenación explicaron el 11.7 % de la varianza (6.9% para el eje 1 y 4.8% para el eje 2). El eje 1 (horizontal) agrupo los sitios de muestreo de la selva y del acahual (valores negativos) de los del matorral (valores positivos; Fig. 14). El eje 2 separa a la mayoría de los sitios de la selva (valores negativos) de la mayoría de los sitios del acahual (valores positivos); sin embargo, varios sitios de selva y del acahual tuvieron valores intermedios a lo largo de este eje (i.e. cercanos a 0), quedando mezclados hacia el centro del espacio de ordenación (Fig. 14) y hacia la izquierda separados de los sitios del matorral.

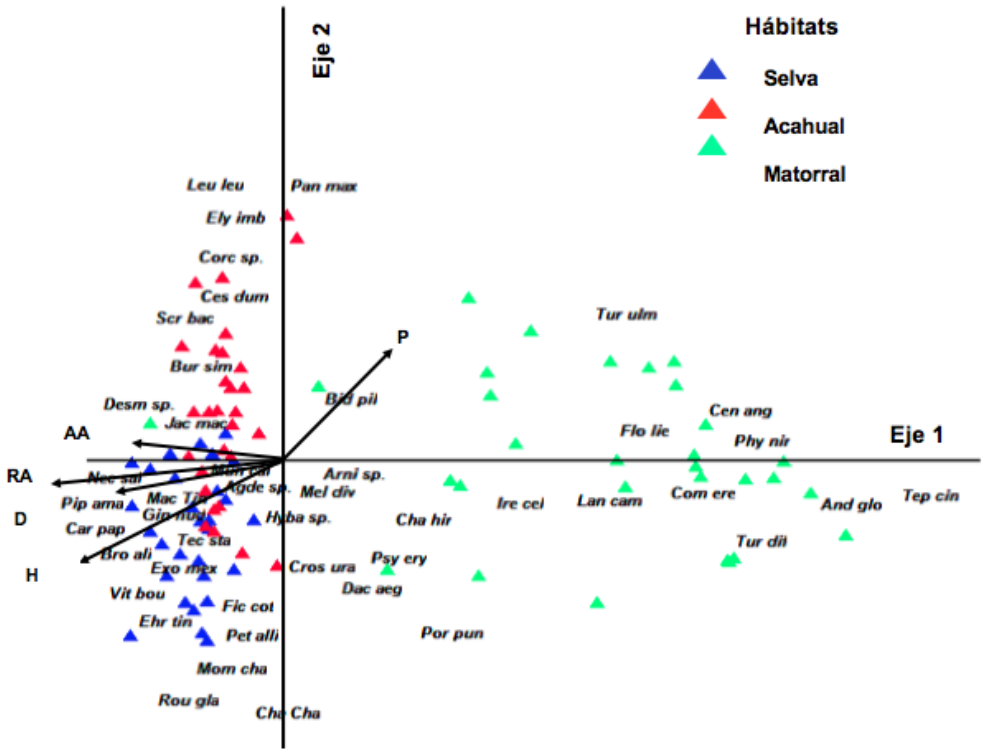

**Figura 14.** Ordenación (CCA) multivariada de los 90 sitios de muestreo con base en la composición de especies del banco de semillas y representación gráfica (i.e. vectores) de las variables micro- ambientales y de vegetación más relacionadas (r >0.6) con los valores CCA de ambos ejes: Abundancia de adultos (AA), Riqueza de adultos (RA), cobertura del dosel arbóreo (D), cobertura de hojarasca (H) y cobertura de pastos (P).

En la ordenación CCA se observa que del conjunto de ocho variables micro-ambientales y tres de la vegetación adulta leñosa registradas por sitio de muestreo, solo cinco de ellas tuvieron correlaciones significativas y relativamente altas (r >0.6) con los valores CCA de la ordenación de los sitios de muestreo (Fig. 14). Estas cinco variables incluyen: la cobertura del dosel arbóreo por encima de cada sitio de muestreo, la riqueza y abundancia de plantas leñosas adultas dentro del cuadro de 100 $m^2$, la cobertura de hojarasca y de pastos sobre el suelo al interior del cuadro de 25 $m^2$ (Cuadro 3). La riqueza y abundancia de árboles y arbustos adultos establecidos en el sitio, así como el porcentaje de cobertura del dosel arbóreo por encima del sitio de muestreo tuvieron correlaciones negativas relativamente fuertes (r >0.6) con el eje 1 y muy baja o nula relación con el eje 2, concentrando hacia la izquierda de la ordenación a los sitios del acahual y de la selva con valores más altos para estas variables. La cobertura de hojarasca sobre el suelo estuvo correlacionada negativamente con ambos ejes (Cuadro 3), siendo mayor la correlación con el eje 1, por lo que los sitios de selva y acahual con mayor cobertura de hojarasca quedaron ubicados a la izquierda y hacia abajo del espacio de ordenación (Fig. 14). Por último la cobertura de pastos sobre el suelo estuvo correlacionada positivamente con ambos ejes, siendo mayor con el eje 1, por lo que los sitios con mayor cobertura de pastos principalmente del matorral quedaron ubicados hacia el extremo superior derecho de la ordenación con algunos de acahual en donde también se registró alta cobertura de pastos.

**Cuadro 3.** Valores de la correlación (Pearson) de las variables ambientales y de la vegetación adulta por sitio de muestreo con los valores CCA de los ejes de ordenación de las muestras. En negrita se resaltan los valores de correlación (r) de las variables incluidas en la gráfica de la ordenación mostrada en la Figura 14.

| | | Ejes | |
|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 |
| Coberturas del sotobosque | Pasto | **0.468** | **0.612** |
| | Herbáceas | -0.459 | 0.161 |
| | Hojarasca | **-0.639** | **-0.429** |
| | Suelo desnudo | 0.520 | -0.329 |
| Dosel árboreo | Cobertura dosel | **-0.915** | -0.085 |
| | LAI | -0.630 | -0.298 |
| Vegetación adulta | Riqueza | **-0.729** | -0.162 |
| | Abundancia | **-0.690** | 0.062 |
| | Área basal | -0.389 | -0.313 |
| Micro-ambientales | Pendiente | 0.229 | -0.261 |
| | Humedad | -0.425 | 0.103 |

Las correlaciones más altas entre los valores CCA del eje 1, para cada sitio de muestreo y la abundancia de las especies, se obtuvieron con *Andropogon glomeratus* (Pearson r= 0.501), *Phyllanthus niruri* (r= 0.474), *Tephrosia cinerea* (r= 0.361), *Turnera diffusa* (r= 0.285). Las cuatro especies mencionadas mostraron una correlación positiva con este eje y explican en gran parte el agrupamiento del matorral hacia el extremo derecho de la ordenación, siendo en este hábitat donde se encontraron sus mayores valores de abundancia (Fig. 15). Las especies cuyas abundancias por sitio tuvieron mayor correlación (Pearson) con los valores CCA del eje 2; fueron *Panicum maximum* (r= 0.571), *Elytraria imbricata* (r=0.310), *Chamaecrista chamaecristoides* (r= -0.186) y *Leucaena Leucocephala* (r=0.183). Los sitios con mayor abundancia de tres de estas especies son del acahual, ubicados en la parte superior del eje 2 teniendo una correlación positiva con éste eje, mientras que una de estas especies: *C. chamaecristoides* tuvo una correlación negativa sobre este eje, apareciendo en un solo sitio de selva con una gran abundancia (Fig. 16).

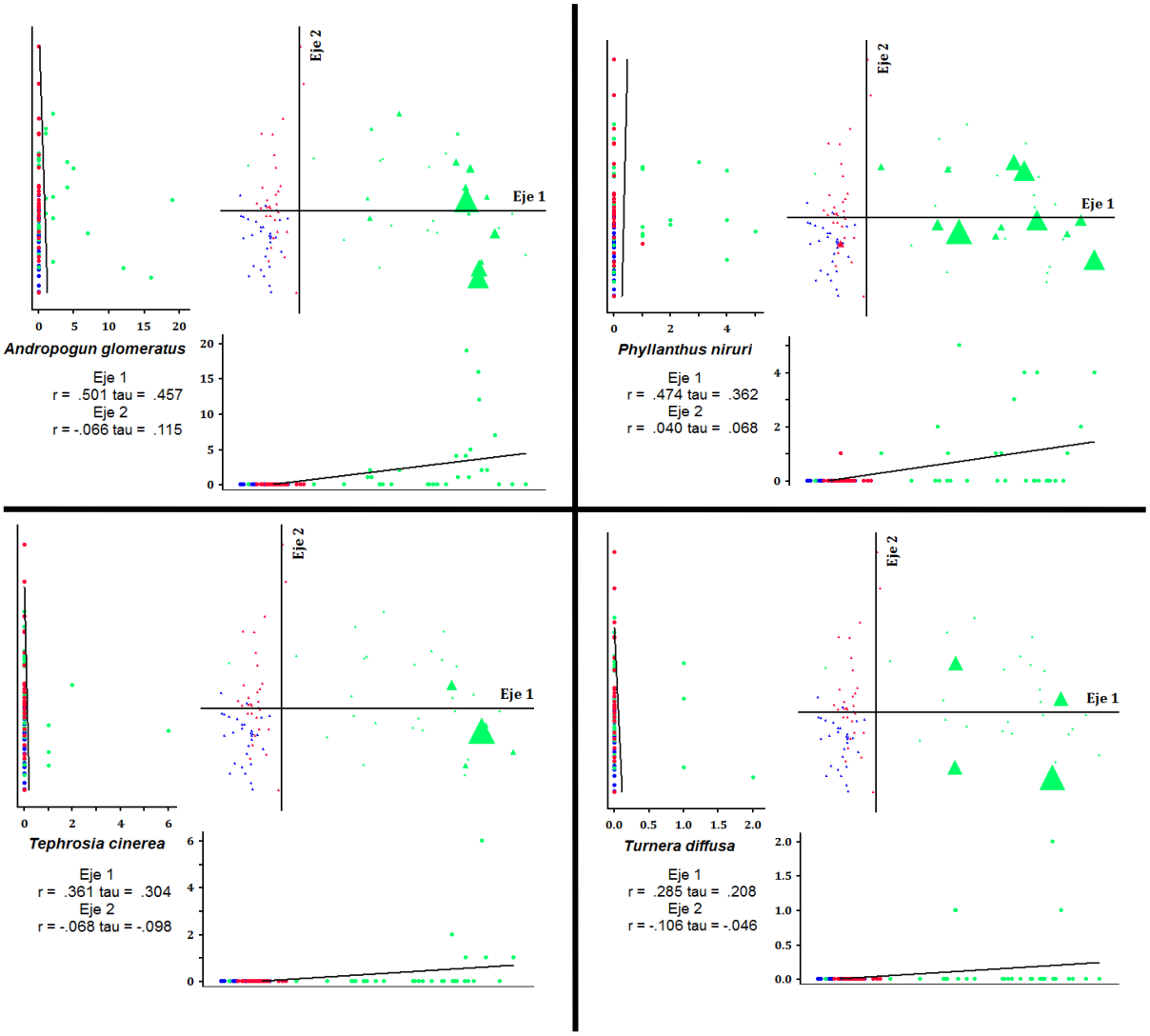


**Figura 15.** Representación gráfica de las abundancias por sitio para las cuatro especies del BSS que tuvieron la mayor correlación con el eje 1 de la ordenación CCA (ver Fig. 12). Para cada especie se especifica el coeficiente de correlación (r) con respecto a cada eje. El tamaño del símbolo representa la abundancia de la especie en cuestión (sitios en donde no germinó la especie se muestran como puntos).

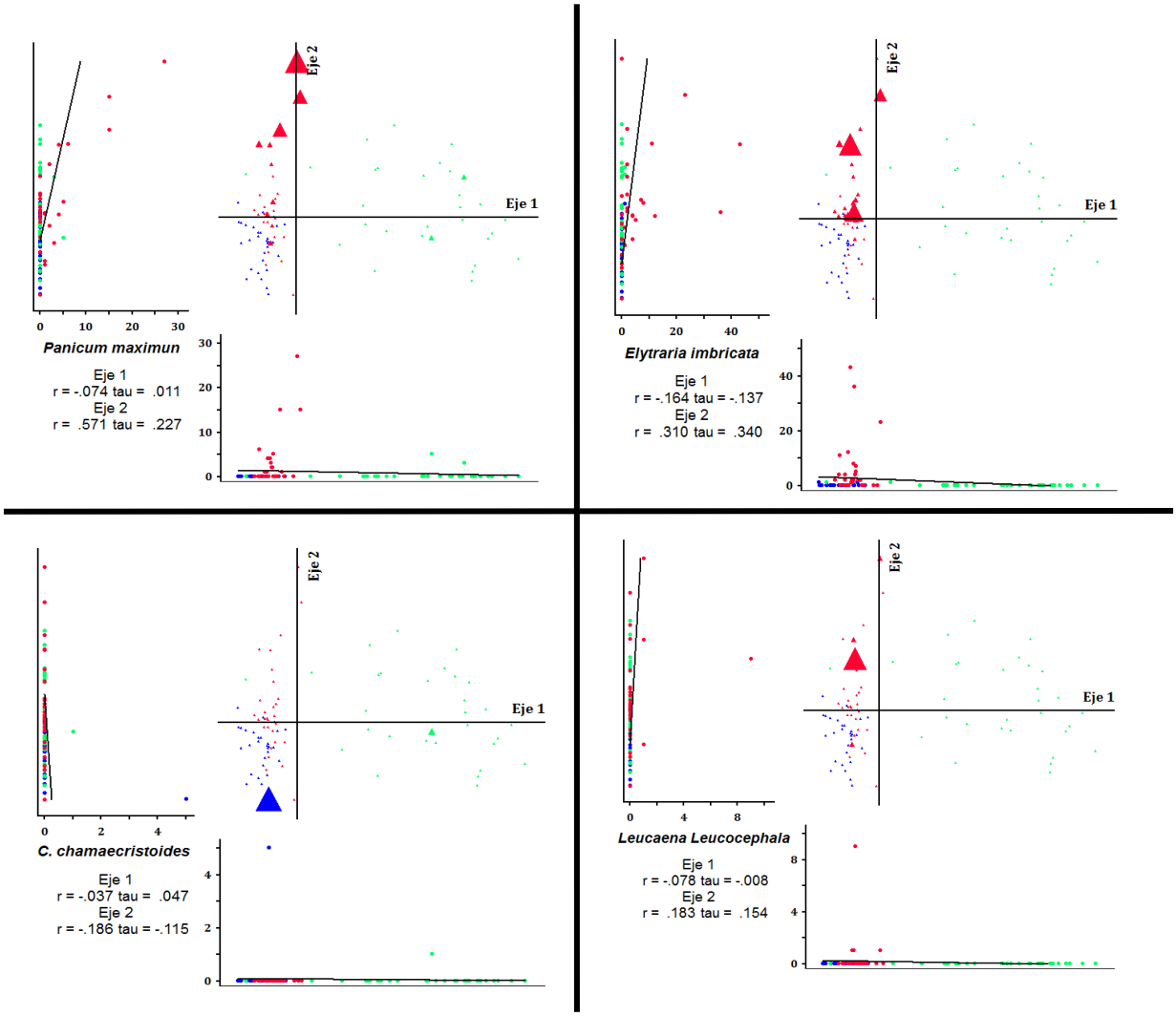


**Figura 16**. Representación gráfica de las abundancias por sitio para las cuatro especies que tuvieron mayor correlación con el eje 2 de la ordenación CCA. Para cada especie se especifica el coeficiente de correlación (r) con respecto a cada eje. El tamaño del símbolo representa la abundancia de la especie en cuestión (los puntos son sitios en donde no germinó la especie en cuestión).

### 5.5 Similitud florística entre el banco de semillas y la vegetación leñosa

Para este análisis solamente se tomaron en cuenta las especies leñosas (arbustos, árboles y lianas) que germinaron en el BSS para poderlas comparar con los datos de la vegetación leñosa adulta establecida en los sitios de muestreo. La comparación se hizo entre los 6 muestreos/hábitat, es decir la combinación del BSS y la vegetación adulta en los tres hábitats (Cuadro 4).

En general los valores de similitud estimados mediante el índice de Jaccard fueron relativamente bajos (< 0.4), obteniéndose la mayor similitud de todas las combinaciones posibles, entre el BSS de la selva y el BSS del acahual (0.36); en gran parte debido al relativamente alto número de especies compartidas entre ellos (14 especies). Los valores de similitud más bajos se registraron entre el BSS del matorral y la vegetación adulta de los tres hábitats (< 0.05 en las tres comparaciones), debido a que solamente compartieron 1 o 2 especies (Cuadro 4). El BSS del acahual tuvo una similitud relativamente alta con la vegetación adulta de este mismo hábitat (0.23) con quien compartió 13 especies, mientras que el BSS de este hábitat tuvo una similitud ligeramente inferior (0.17) con la vegetación adulta de la selva con quien compartió 12 especies. La vegetación adulta de la selva y su BSS tuvieron una similitud (0.15) menor a la anterior. Finalmente habría que destacar que el mayor número de especies compartidas se registró entre la vegetación adulta de la selva y la del acahual (19 especies), siendo esta comparación la que tuvo el segundo lugar en similitud (0.26) de todas las comparaciones (Cuadro 4).

**Cuadro 4**. Similitud florística estimada mediante el índice de Jaccard entre las plantas leñosas del banco de semillas y la vegetación leñosa adulta establecida en los tres hábitats. En la parte superior derecha del cuadro se muestran los índices de similitud para todas las combinaciones, en la intercepción (gris obscuro) se muestra la riqueza total de cada muestreo, y por último en la parte inferior izquierda (gris claro) el número de especies compartidas entre los muestreos comparados.

| | | **Banco de semillas** | | | **Vegetación adulta** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | BS | BA | BM | AS | AA | AM |
| **Banco de semillas** | BS | 22 | **0.36** | 0.21 | 0.15 | 0.1 | 0.13 |
| | BA | 14 | 30 | 0.16 | **0.17** | **0.23** | 0.13 |
| | BM | 6 | 6 | 12 | 0.03 | 0.02 | 0.04 |
| **Vegetación adulta** | AS | 10 | 12 | 2 | 53 | **0.26** | 0.10 |
| | AA | 6 | 13 | 1 | 19 | 40 | 0.13 |
| | AM | 4 | 5 | 1 | 6 | 6 | 13 |

Índice de Jaccard

No. especies compartidas

# 6. DISCUSIÓN

## 6.1 Variación de la abundancia en el banco de semillas

El banco de semillas en este mosaico de vegetación, presento claras diferencias con respecto a la abundancia generada por hábitat, siendo el acahual con el mayor número de semillas germinadas, lo cual puede estar explicado por la historia de uso de este hábitat y el estado de sucesión en el que se encuentra (Álvarez-Aquino et al. 2005, Maza-Villalobos et al. 2011, Rico-Gray y García-Franco 1992) la intensidad de las actividades antropogénicas determinan el tamaño del banco de semillas y su composición, un bosque secundario tendrá un banco de semillas más grande (Fenner 1985, Thompson 1992, Garwood 1989). Al comparar las densidades de semillas en bancos de ecosistemas húmedos y secos, se puede observar que los ecosistemas húmedos tienen un número mayor de semillas. Estudios en ecosistemas húmedos reportan en promedio alrededor de 1000 sem/m$^2$, mientras que en ecosistemas secos el rango varía de 100 a 900 sem/m$^2$. La densidad de semillas encontradas en los hábitats de estudio están dentro de los rangos reportados para selvas secas (Rico-Gray y García-Franco 1992, Álvarez-Aquino et al. 2014, Guevara 1982, Pérez 1993 y Romero-García 2015), tanto en los hábitats con vegetación conservada (selva mediana subcaducifolia, 189 sem/m$^2$ y matorral sobre dunas costeras 118 sem/m$^2$) como en la vegetación perturbada (acahual de 19 años de edad, 327 sem/m$^2$), cabe resaltar que el acahual con 19 años de edad (a partir del desalojo del ganado), se encuentra en una etapa más avanzada de sucesión, lo cual puede ocasionar que la densidad de semillas disminuya. Los análisis realizados en el banco de semillas por Jiménez y Armesto (1992) también muestran que los sitios de mayor edad tienen densidades menores, con respecto a estados de sucesión tempranos. En cuanto a la densidad obtenida por épocas de muestreo, sabemos que el banco de semillas está estrechamente relacionado con la fenología reproductiva de las especies en un sitio dado, lo que genera un patrón particular de mayor producción de frutos y semillas en una época del año y por tanto una época de mayor

dispersión (Murray, 1988). Caso contrario a lo que ocurrió en los tres hábitats de este estudio, donde no existieron diferencias significativas en el banco de semillas del suelo entre las épocas de muestreo para cada hábitat (secas y lluvias). Los antecedentes del BSS en las selvas secas se caracterizan por presentar marcadas diferencias entre la estación lluviosa y la seca (Vieira y Scariot 2006, Vieira et al. 2008) siendo mayor la cantidad de semillas germinadas durante los meses más secos del año. La floración y la producción de semillas varían entre especies, individuos, así como entre años en una comunidad (Greene y Johnson, 1995). Si además consideramos la variabilidad en los mecanismos de dispersión (Nathan y Muller-Landau, 2000), todos estos factores explican la heterogeneidad observada en la densidad, abundancia y composición del banco de semillas del suelo de los tres hábitats de estudio.

En la selva la variación de la abundancia al interior fue menor que en el acahual, con sitios que no rebasaron los 25 individuos, esta variación se vio influenciada por la alta abundancia de la especie *Ficus cotinifolia*. Esta alta abundancia generada por una especie del dosel y como característica principal se trata de una especie epífita que se torna estranguladora a lo largo de su desarrollo, lo cual, a pesar de su alta abundancia, que se deriva del éxito en su dispersión (zoocoria) no garantiza que será la que logre establecerse en caso de existir una perturbación y esto debido a su ecología, pues si existe en el sitio una especie arbórea terrestre a la que le favorezca el ambiente generado por el claro, será esta especie que se establezca como adulto. Sin embargo, para las selvas secas descritas no existen antecedentes de que *Ficus cotinifolia* sea una especie abundante en los BSS. A pesar de esto en la zona de estudio se registró una alta abundancia de semillas germinadas de *F. cotinifolia* lo que le confiere a la selva de CICOLMA características atípicas en su regeneración. Con respecto a la variación de la abundancia intraparcela, en el acahual la mitad de los sitios tienen una abundancia igual o mayor a lo obtenido en los sitios de la selva, con algunos sitios atípicos de más de 40 individuos. Esta abundancia al interior del acahual estuvo fuertemente influenciada por dos especies, *Elytraria imbricata* y *Muntingia calabura*, relacionadas con los sitios de mayor abundancia, donde la cobertura del

dosel aún no se cierra por completo, ocasionando las condiciones apropiadas para la germinación de estas especies, Abella y Springer (2012) determinaron con sus resultados que la densidad y composición del banco de semillas pueden variar substancialmente entre sitios dentro de un hábitat como respuesta a la densidad de la cobertura arbórea. Así mismo en el matorral se dio una variación importante a consecuencia de varios sitios con una abundancia atípica, lo cual puede explicarse debido al contraste en la vegetación de sitios desprovistos de vegetación y sitios con presencia de arbustos y árboles aislados, los cuales pueden servir como perchas o refugio para animales, incrementando la densidad de semillas en el BSS (Jiménez y Armesto 1992). La importancia de analizar las abundancias a nivel de sitio es porque se está enfatizando en el escenario que se tendría si se presenta un disturbio local (i.e. la caída de un árbol del dosel que forme un claro). Además, analizar la abundancia espacialmente es de gran importancia en parcelas permanentes de un tamaño considerable como lo son las nuestras (6 ha), lo que nos dice que tan heterogéneo puede ser el banco de semillas a largo de cada hábitat.

## 6.2 Variación de la riqueza en el banco de semillas

La riqueza obtenida en el banco de semillas del suelo fue mayor en el hábitat en sucesión secundaria (acahual) con el mayor número de especies por parcela, en cuanto a la riqueza por unidad de muestreo, la mayor variación se presentó igualmente en este hábitat, sin existir diferencias significativas entre la selva y el acahual en el BSS, es decir que la riqueza promedio por sitio fue similar entre estos dos hábitats, lo que significa que al abrirse un claro el número de especies que podrían reclutarse en el sitio y dominarlo, son iguales en selva y acahual. Se ha reconocido en diferentes estudios que hábitats forestales en sucesión secundaria pueden presentar riqueza mayor o igual a la de un bosque maduro (Almazón-Nuñez et al. 2012, Martínez-Ramos et al.2012). La llegada de

nuevas especies a una zona de sucesión secundaria se mezcla entre especies pioneras colonizadoras o tempranas con las secundarias tardías y las primarias, esto da una alta densidad de especies (riqueza por sitio), pero también una mayor posibilidad de encontrar más especies por una muy alta variación espacial en pocos metros (riqueza total parcela) (Chazdon et al. 2007, van Breugel et al. 2007). Es posible que cuando un dosel aún no se ha cerrado totalmente continúe la llegada de especies, aumentando su riqueza a valores superiores a la selva. Es importante resaltar que la representatividad del muestreo para la curva de acumulación de especies a partir del número de individuos para tres hábitats de estudio fue aproximadamente del 98% (Fig. 9) a pesar de este resultado, la curva generada para el acahual no tiende a acercarse a la asíntota, lo cual se le atribuye al alto porcentaje de especies raras o especies representadas por una sola semilla (únicos), lo cual está de acuerdo con la conclusión de que las especies raras son típicas de los bancos de semillas en los bosques tropicales (Garwood, 1989), y sugiere que nuestro esfuerzo de muestreo se perdió incluso las especies más raras. Muchas de estas especies capturadas presentaron eventos de germinación aislados y que ocurren con muy baja frecuencia; caso contrario a lo ocurrido en la selva y el matorral donde las especies germinadas en el BSS tienen una mayor abundancia (i.e. hay más eventos exitosos de germinación por especie en estos hábitats). Este porcentaje de especies raras también es un indicador de que el banco de semillas del acahual está formado por semillas que podrían venir de afuera del hábitat (banco de semillas no local). En general, la historia del sitio si tiene un efecto sobre la composición y el tamaño del banco, se ha reportado una relación entre la dinámica de la vegetación local, el banco de semillas y la lluvia de semillas que varía de acuerdo al disturbio y su intensidad. (Jiménez y Armesto 1992, Hernández, 2008). Para el caso del matorral, a pesar de estar adyacente a la selva y tener varios años como hábitat protegido, aun no alcanza o supera los valores de riqueza obtenidos en la selva ni el acahual, pues tanto su BSS como su vegetación adulta es mucho más pobre en especies leñosas, lo cual debe ser el reflejo de la falta de condiciones propicias (i.e. manto freático demasiado profundo, aumento del estrés hídrico durante la época de secas, entre otros) para la

germinación de dichas plantas y no por la falta de llegada o dispersión de semillas al sitio. Como consecuencia el banco de semillas del suelo del matorral es menos denso tanto a nivel general de parcela como en la variación al interior de esta.

### 6.3 Composición florística del banco de semillas

Las familias mejor representadas con mayor número de especies fueron: Asteraceae, Rubiaceae, Fabaceae, Poaceae y Moraceae, lo cual coincide con otros estudios en selvas secas (Lott et al. 1987, Maza-Villalobos 2010, Álvarez-Aquino 2014, Guevara 1982 y Romero-García 2015). La especie arbórea con mayor germinación en la selva fue *Ficus cotinifolia*, la cual germino en más de la mitad de los sitios de este hábitat, es una especie que forma parte del dosel arbóreo y que se distribuye a lo largo del hábitat con individuos que superan los 20 metros de altura. Otra especie con importante abundancia fue *Piper amalago*, una especie primaria característica de la selva con crecimiento arbustivo, seguida de *Muntingia Calabura*, una especie secundaria, que forma parte de los hábitats sucesionales tempranos (acahuales), es común encontrarla en potreros y cerca de las casas, donde se le protege y cultiva por sus frutos comestibles. La presencia de estas especies en el banco de semillas de la selva puede ser explicada por el éxito en su dispersión gracias a las aves y los murciélagos que se alimentan de estos frutos (Palmeirin et al. 1989, Griscom et al. 2007), además de sus largos periodos de fructificación. Así mismo otras especies leñosas primarias de selva que dominaron el banco de semillas de este hábitat fueron: *Ehretia tinifolia, Tecoma Stans, Exostema mexicanum, Ginoria nudiflora y Maclura tinctoria*. En la selva la mayoría fueron especies primarias, características de un bosque maduro (Figura 11). La regeneración de la vegetación en la selva, que se da por procesos naturales como la dinámica de claros, y se espera que siempre presente una trayectoria en su composición de especies hacia las especies primarias de la selva (Martínez-Ramos 1985, Quesada *et al.* 2009). Sin embargo, Janzen (2008) ha planteado como la regeneración de un bosque maduro puede verse influenciado si

se encuentra rodeado por extensas áreas con vegetación secundaria, pues esto puede disminuir las posibilidades de que las especies que se regeneren sean de selva, López-Toledo y Martínez-Ramos (2011) documentan una invasión en el banco de semillas de los bosques conservados por especies de la familia Cyperaceae y Poaceae no nativas de áreas agrícolas vecinas, extendiéndose por lo menos 4km dentro de estos bosques, esta situación podría ser responsable de una alta densidad de malezas en el banco de semillas de los bosques conservados. Un ejemplo de esto, para nuestro estudio podría ser el registro del arbusto *Muntingia calabura* en la selva, siendo esta una especie característica de zonas perturbadas y que es común en el acahual de la zona de estudio, sin embargo, en la parcela de selva fueron relativamente menos abundantes los individuos de esta especie, así como en general las especies secundarias de zonas perturbadas y esto a pesar de ser muy extensas las zonas perturbadas que rodean al fragmento de selva de la estación CICOLMA, los resultados de esta tesis dan indicios que la posible interferencia de especies secundarias en la dinámica de regeneración forestal de la selva, no está ocurriendo o es inapreciable, además apoyando esta idea con el trabajo realizado por Mesa-Sierra (2013), que describió la comunidad de regeneración de avanzada de los mismo hábitats, sin encontrar plántulas o brinzales establecidos de *Muntingia calabura* en ninguno de los tres hábitats (selva, acahual y matorral) lo que sugiere que a pesar de su importante contribución en el BSS, no tienen éxito en su establecimiento.

La composición florística del banco de semillas en el sitio de sucesión secundaria (acahual) estuvo dominado por arbustos, hierbas y pastos; siendo la más abundante la herbácea *Elytraria imbricata*, considerada una maleza de alta distribución, localizada en vegetación secundaria, florece y fructifica de marzo a noviembre (Daniel y Acosta 2003), Seguida en abundancia *Muntingia calabura* y el pasto exótico *Panicum máximum,* este último fue sembrado en el hábitat para la cría de ganado y a 19 años de regeneración sigue predominando en los sitios desprovistos de vegetación debido a su carácter heliofílo y que puede estar interfiriendo en la regeneración de las especies forestales, así mismo estos sitios del acahual, se encuentran en la zona más alta del hábitat, característico por la

abundante presencia de individuos de *Leucaena leucocephala* donde las condiciones de estrés hídrico y la mínima aportación de materia orgánica por esta especie no generan las condiciones apropiadas para el establecimiento de especies pioneras, que podrían ayudar a la regeneración del acahual (Obs. Pers). Además, es importante señalar que la baja densidad de semillas de *Leucaena leucochepala* en el BSS, del acahual puede estar asociada con las altas tasas de depredación de semillas por insectos (en su mayoría hormigas) y pequeños mamíferos (por ejemplo, ratones) que podrían estar reduciendo aún más la presencia de semillas de especies pioneras en el acahual (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Sin embargo, vale la pena resaltar que no se registraron individuos de especies típicas de la sucesión secundaria como *Enterolobium cyclocarpum* (Laborde y Corrales-Ferrayola 2012). Esta especie se desarrolla favorablemente en zonas desprovistas de vegetación arbórea, la cual no presentó ninguna incidencia a lo largo de este hábitat, así como también la especie pionera *Heliocarpus pallidus,* ambas especies fueron encontradas en la vegetación arbórea pero no en el banco de semillas, aun cuando los individuos adultos estén logrando dispersar sus semillas, podría deberse a la falta de coincidencia entre un evento de fructificación y el momento en que se extrajeron las muestras del banco de semillas (Dupuy y Chazdon 1998). Algunas de las especies que hemos reportado como compartidas entre la selva y el acahual son: *Maclura tinctoria, Piper amalago*, *Ehretia tinifolia, Nectandra salicifolia* y *Bursera simaruba*, aunque algunas de ellas con una mínima aportación (Cuadro 3) y de banco de semillas transitorio, reflejan un éxito en su dispersión y que a largo plazo podrían reemplazar a los arbustos, herbáceas y pastos que ahora predominan en el BSS del acahual.

En el matorral, el pasto *Andropogun glomeratus* y varias herbáceas como: *Iresine celosia, Phyllanthus niruri, Centrosema angustifolium* (Figura 11), se presentan con mayor frecuencia en la composición de este hábitat; en la Mancha, la selva mediana subcaducifolia y la selva baja caducifolia son los principales tipos de vegetación que influyen en la composición y abundancia de las especies presentes en el matorral; ambos tipos de vegetación colindan con el matorral y

sirven como fuente de propágulos (Acosta 1993; Guevara 2006). La presencia de arbustos y árboles aislados en el matorral, ha permitido el crecimiento y establecimiento de especies primarias bajo su copa (proceso conocido como "nucleación" *sensu* Yarranton and Morrinson 1974). Sin embargo, dicha nucleación no ha resultado como parte de la contribución del banco de semillas a la regeneración natural de este hábitat, ya que las especies arbóreas primarias tuvieron una casi nula presencia en el BSS del matorral.

### 6.4 Relación de la composición del banco de semillas del suelo con las variables micro-ambientales y la vegetación adulta leñosa.

El banco de semillas es muy dinámico, mostrando diferencias en su tamaño y composición en el tiempo y el espacio, ya se ha descrito la alta heterogeneidad al interior de cada uno de los hábitats, el análisis de correspondencia canónica (CCA) permitió cumplir con el tercer objetivo de esta tesis y determinar que para el banco de semillas las especies que explican mejor la separación de los sitios de la selva de los del acahual y el matorral fueron *F. Cotinifolia* y *Ehretia tinifolia*, especies arbóreas primarias de selva, diferenciándose por su correlación negativa con el eje 2 (Fig. 14). Sobre este mismo eje positivo, encontramos los sitios del acahual con dominancia de hierbas (*Elytraria imbricata*) y pastos (*Panicum maximun*). Adicionalmente en la zona intermedia de este eje se mezclan sitios de la selva y el acahual que comparten especies arbóreas como, *Nectandra salicifolia* y *Ficus cotinifolia*, algunos arbustos entre ellos, *Piper amalago* y *Maclura tinctoria*, estas últimas han sido reportadas por Mesa-Sierra (2013) por su éxito al establecerse como plántulas del sotobosque particularmente del acahual, es importante señalar que las densidades de estas especies en el acahual son muy bajas. La presencia de sitios del matorral que se asemejen en composición a los otros dos hábitats es casi nula (Fig. 14) observando la totalidad de estos sitios en el eje 1 con correlación positiva, explicado por la presencia de especies herbáceas

como *Phyllanthus niruri* y *Tephrosia cinérea* y el pasto *Andropogon glomeratus*. Este análisis (CCA) de la composición florística y abundancias relativas de las especies registradas en el BSS mostró un claro agrupamiento de los sitios en base a un determinado hábitat, lo que a su vez confirma que al interior de cada uno de los hábitats, pero notoriamente al interior del matorral, los procesos de regeneración tienen trayectorias diferentes. A pesar de que muy pocos sitios del acahual están presentando una composición similar a algunos sitios de la selva, esto es a partir de una muy baja densidad de estas especies, podríamos afirmar que el aporte del BSS a la regeneración natural de cada uno de estos hábitats es muy limitado.

Al identificar las variables micro-ambientales y de la vegetación adulta leñosa que más se relacionaron con los sitios del BSS (Cuadro 3), La cobertura de pastos explico a los sitios del matorral confirmando lo encontrado por otros estudios, donde la cobertura de pastos es un reflejo de la alta incidencia solar, lo cual representa una limitación para el establecimiento de especies leñosas, tanto por las condiciones de sequía como por la competencia con los pastos (Scariot et al. 2008, López-Toledo y Martínez-Ramos 2011). Los sitios de selva y acahual que presentaron una composición florística más similar entre sí, también fueron aquellos donde se registró una mayor abundancia y riqueza de la vegetación adulta leñosa establecida en los alrededores de los sitios, de igual forma la cobertura del dosel arbóreo y la cobertura de hojarasca, explicaron este agrupamiento; es probable que estas características estructurales estén favoreciendo la regeneración, con la presencia de un dosel arbóreo que genera materia orgánica y a su vez mantenga la humedad y las condiciones apropiadas en el suelo, con la desaparición de los pastos en el acahual se reduce la competencia con las nuevas plántulas (Duncan y Duncan, 2000), lo cual confirma que el acahual podría estarse encaminando hacia las fases sucesionales tardías, pero esto solo en determinados sitios, donde el dosel arbóreo ya se cerró casi en su totalidad, pero a pesar de que la correlación del BSS con la riqueza y abundancia de la vegetación leñosa sea positiva en algunos sitios, la diferencia radica en la composición de las especies, como se ha mencionado anteriormente.

## 6.5 Similitud florística entre el banco de semillas y la vegetación leñosa

La composición de especies en el banco de semillas no reflejó la composición de la vegetación adulta leñosa, en ninguno de los tres hábitats de estudio, respondiendo con similitudes muy bajas, lo que coincide con lo reportado por otros estudios (Thompson 2000, Álvarez-Aquino et al. 2014, Wlliams-Linera et al. 2016) que han demostrado una correspondencia pobre entre la vegetación y el banco de semillas, debido a que en este último se encuentran mejor representadas especies herbáceas, intolerantes a la sombra y que germinan ante una mayor incidencia de luz, sobre todo en sitios donde se han abierto claros de bosque, como algunas pioneras y malezas (Orea et al. 2013). Aunado a esto, la mayoría de las especies leñosas presentan bancos de semillas transitorios (Baskin y Baskin, 1998) y en general las especies arbóreas están poco representadas en ellos (Skoglund 1992). Al comparar el BSS del acahual y del matorral contra la comunidad de adultos de la selva se reconoció que la mayor disimilitud fue la del matorral, seguida por el acahual. Esto refleja que la dirección sucesional del acahual está más próxima a la trayectoria de la selva. Pero además la sucesión del matorral es claramente más lenta y por lo tanto este hábitat mantendrá su fisonomía actual durante más tiempo, pues deberán pasar muchos años para que los matorrales actuales crezcan horizontalmente o en extensión y se fusionen en un solo hábitat forestal continuo o cerrado.

Las especies nativas que caracterizan al estrato arbóreo de la selva son *Ficus cotinifolia, Bursera simaruba, Ehretia tinifolia, Nectandra salicifolia, Brosimum alicastrum, Cedrela odorata, Enterolobium cyclocarpum, Coccoloba humboldtii,* de las cuales solo las cuatro primeras se encontraron tanto en el banco de semillas de la selva como del acahual y con un número muy limitado de individuos. Vieira y Scariot (2006) sugieren que la presencia de especies arbóreas en los bancos de semillas está limitada a la época de mayor producción de frutos y

semillas de cada especie, por lo que su presencia en el banco es estacional, presentando un banco de semillas transitorio. El banco de semillas indica el estado de conservación en base a su similitud con la vegetación del sitio y a la densidad de semillas. En ambientes frecuentemente perturbados por actividades agrícolas la composición de la vegetación está determinada por el banco de semillas, por lo que su similitud es alta (Warr et al. 1993). En este caso la similitud fue baja por la viabilidad efímera de las semillas de especies arbóreas en el banco y debido a que el acahual presenta una etapa más avanzada de sucesión secundaria.

## 8. LITERATURA DE REFERENCIA


**Abella, S., Springer, j**. 2012. Soil seed banks in a mature coniferous forest landscape: dominance of native perennials and low spatial variability. *Seed Sci. Res. 22*: 207-217.

**Álvarez-Aquino, C**., *et al*. 2014. Soil seed bank, seed removal, and germination in a seasonally dry tropical forest in Veracruz, Mexico. *Botanical Sciences* 92 (1): 111-121.

**Aragon, R., Morales, J. M.** 2003. Species composition and invasión in NW Argentinian secondary forests: Effects of land use history, environment and landscape. *Journal of Vegetation Science* 14:195-204.

**Baskin, C.C. and J.M. Baskin,** 2001. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination**.** ed. San Diego: *Academic Press*. 666 pp.

**Bliss, S. A. & P. H. Zedler.** 1998. The germination process in vernal pools: sensitivity to environmental conditions andeffects on community structure. Oecologia113: 67-73.

**Caballero I. J., Olano M., Luzuriaga A. L. y Escudero A.** 2005. Spatial coherence between seasonal seed Banks in a semiarid gypsum community: density but structures does not. *Seed Science Research*. 15: 153-160.

**Capers, R.S., Chazdon, R.L., Redondo-Brenes, A. y B. Vílchez-Alvarado**. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology* 93:1071-1084.

**Capistrán-Barradas, A., P. Monero-Casasola y O. Defeo.** 2006. Postdispersal fruit and seed removal by the crab gecarcinus lateralis in a coastal forest in Veracruz, México*. Biotropica.* (38) 203-209.

**Castillo-Campos, G. y M. E. Medina-Abreo.** 2005. Árboles y arbustos de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz. INECOL. Xalapa, Veracruz. México.

**Castillo-Campos, G. y A. C. Travieso-Bello.** 2006. La Flora. En: Moreno- Casasola, P. (Ed). pp. 171-204. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, México.

**Chao, A. y L. Jost.** 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than by size. *Ecology* 12: 2533-2547.

**Chazdon, R.L., Letcher, S.G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. y B. Finegan.** 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. Philosophical Transactions of the Royal Society 362: 273-289.

**Cook, R.,** 1980. The biology of seeds in the soil. In: Solbrig, O.T. (ed.). demography and evolution in plant populations. *Botanical Monographs* 15:107-129.

**Cronk, J. K. & M. S. Fennessy**. 2001. Wetland Plants Biology and Ecology. CRC Press LLC Lewis Publishers. Nueva York.

**del Moral, R., L. Walker, and J. P. Bakker.** 2010. Insights gained from succession for the restoration of landscape structure and function. Pages 19-44 in L. R. Walker, J. Walker and R. J. Hobbs (editors). Linking restoration and ecological succession. Springer.

**Daniel, T. F., Castellanos, S. A.,** 2003 *Flora del Bajio y de regiones adyacentes*. México, D. F. Instituto de Ecología.

**Duncan R. S., Duncan, V.** 2000. Forest succession and distance from forest edge in an afrotropical grassland. *Biotropica* 32(1):33-41.

**Dupuy, J. M., y R. L. Chazdon.** 1998. Long-term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forest in NE Costa Rica. Biotropica 30: 223–237.

**Fenner, M. and K. Thompson,** 2005. The ecology of seeds. Cambridge: Cambridge University Press, pp 250.

**Garwood, N. C.** 1989. Tropical soil seed Banks: a review. En: ecology of soil seed banks. (edits) Leck, M. A., Parker, T. V., Simpson. R. L. Academic press, inc. San Diego, United States of America.

**Geissert, D. y D. Dubroeucq**. 1995. Influencia de la geomorfología en la evolución de los suelos de dunas costeras en Veracruz, México. I. Investigaciones Geográficas, *Boletín del Instituto de Geografía*, (3) 37-51.

**González-Romero, A. y M. Lara-López**. 2006. Los anfibios, los réptiles y los mamíferos. En: P., Monero-Casasola (Ed). pp. 407-422. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología. Xalapa, México.

**Guariguata, M. R., y R. Ostertag.** 2002. Sucesión secundaria. Páginas 591-616 en M. R. Guariguata, and G. H. Kattan, editores. Ecología de bosques neotropicales. 1ª edición. Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica.

**Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez-Rios.** 2004. La fragmentación. Páginas 58-108 en S. Guevara, J. Laborde, y G. Sanchez-Rios, editores. Los Tuxtlas, el paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. Xalapa. Veracruz.

**Glenn-Lewin, R.K.; R.K. Peet., T.T.Veblen** (eds.), 1992. Plant Succession: Theory and Prediction. Londres: Chapman and Hall. 351 pp.

**Greene, D. F., & Johnson, E. A.** (1995). Long-distance wind dispersal of tree seeds. *Canadian Journal of Botany*, *73*(7), 1036-1045.

**Hernández, E. A.** 2008. Biodiversidad y sucesión secundaria en el bosque tropical seco del centro de Veracruz, México. Tesis. Universidad Autónoma de Puebla. 49 pp.

**Holl, K. D., Loik, M. E., Lin, E. H., Samuels, I. A**. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8(4):339-349.

**Hupp C. R.,** (1983) Seedling establishment on a landslide site. Castanea 48:89–98.

**Instituto de Ecología, A.C.** (INECOL). Flora de Veracruz – electrónica (ISSN 0187-425X).http://www1.inecol.edu.mx/publicaciones/LISTADO_FLOVER.htm. Acceso: 15 octubre 2016.

**Jiménez, Héctor E. & Armesto, Juan J.** 1992. Importance of the soil seed bank of disturbed sites in Chilean matorral in early secondary succession.

**Jost, L.** (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, *113*(2), 363-375.

**Kellman, M. y B. Delfosse.** 1993. Effect of the red land crab (Gecarcinus lateralis) on leaf litter in a tropical dry forest in Veracruz, México. *Journal of Tropical Ecology*. (9) 55-65.

**Laborde, J. y I. Corrales-Ferrayola**. 2012. Direct seeding of *Brosimum alicastrum* sw. (Moraceae) and *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Mimosaceae) in different habitats in the dry tropics of central Veracruz. *Acta Botánica Mexicana.* (**100**) 107-134.

**Leck, M. A. & R. L. Simpsom**. 1995. Ten year seed bank and vegetation dynamics of a tidal freshwater marsh. Am. J. Bot. 82: 1547–1557.

**Lortie, C. J. and Turkigton, R.** 2002. The small-scale apatiotemporal pattern of a seed bank in the Negev desert, Israel. En: *Ecoscience.* Vol. 9, No. 3.

**Lott, E. j., Bullock, S. H., Solis-Magallanes, A.** (1987). Floristic Diversity and Structure of Upland and Arroyo Forests of Coastal Jalisco*. Biotropica* 19(3):228-235.

**López-Toledo, L., & Martínez-Ramos, M.** (2011). The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *82*(2), 663-678.

**Martinez-Ramos M.** 1992. Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva humeda neotropical. Tesis Doctoral. Univ. Nacional, Autónoma. México. 152 pp

**Martínez-Ramos M, Soto-Castro A**. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rainforest. Vegetation in press.

**Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth**. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. (**80**) 69-84.

**Miles, L. Newton, A. DeFries R., Raviliuous, C., May, I., Blyth S., Kapos, V., Gordon, J. E.** 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491-505.

**Miller, P. M.** 1999. Effects of deforestation on seed Banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 15:179-188.

**Miranda, F. & Hernández X.** 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179

**Moreno-Casasola P.** 1996. Vida y obra de granos y semillas. Fondo de cultura económica. México. 207 p. Miles, J., 1978. Vegetation Dynamics. London: Chapmanand Hall. pp. 80.

**Moreno-Casasola, P.** 2006. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, 576 pp.

**Moreno, C.E., F. Barragán, E. Pineda y N. P. Pavón.** 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. Revista Mexicana de Biodiversidad 82:1249-1261.

**Nathan R, Muller LH** (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *TREE 15*: 278-285.

**Orea, Y. M., Castillo-Argüero, S., Álvarez-Sánchez, J., Collazo-Ortega, M., & Zavala-Hurtado, A.** 2013. Lluvia y banco de semillas como facilitadores de la regeneración natural en un bosque templado de la ciudad de México. *Interciencia*, *38*(6), 400.

**Pérez V. N. L**. 1993. Banco de semillas en matorrales de dunas costeras del Morro de La Mancha, Veracruz. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM.

**Peterson, J. E. & A. H, Baldwin**. 2004. Seedling emergence from seed banks oftidal freshwater wetlands: response to inundation and sedimentation Aquat. Bot. 78:243-254.

**Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M. y Quintana A. P. F.** 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de pino-encino en los altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*. 20: 59-75.

**Rzedowski, J.** 1978. Vegetación de México. Limusa. México.

**Rico-Gray, V., García-Franco, J. G.** (1992). Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* 3: 617-624.

**Romero-Duque, L. P., Jaramillo, V., Pérez-Jiménez, A.** 2007. Structure and diversity of secondary dry forest in Mexico. *Forest Ecology and Management.* 253: 38-47

**Sánchez-Gallen, I., Ávarez-Sánchez, F.J. y J. Benítez-Malvido.** 2010. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los

Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 143:2111–2118.

**Sarukhán.** (1968). Manual para la identificación de los principales árboles tropicales de México. Inst. Nal. De Investigaciones Forestales y FAO. México. D. F. pp. 3-46.

**Skoglund, J.** 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of vegetation Science*, *3*(3), 357-360.

**Thompson, K. and J.P. Grime,** 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.

**Thompson, K.** 1992. The functional ecology of seed banks. *In* M. Fenner (Ed.). Seeds: The ecology of regeneration in plant communities, pp. 231–258. CAB International, Wallingford, UK.

**Trejo, I., Dirzo, R**. (2000). Deforestation of Seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*. 94.pp.133-142.

**Van Der Valk, A. G.** 1981. Succession in wetlands: A Gleasonian approach. *Ecology* 62: 688-696.

**Vázquez-Yanes, C., & Orozco-Segovia, A.** 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of ecology and Systematics*, 69-87

**Vieira, D. L. M. y A. Scariot**. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*. (**14**) 11-20.

**Vieira, D. L. M., de Lima, V. V., Sevilha, A. C., & Scariot, A**. (2008). Consequences of dry-season seed dispersal on seedling establishment of dry forest trees:

Should we store seeds until the rains. *Forest Ecology and Management*, *256*(3), 471-481.

**Williams-Linera G**. 1993. Soil seed banks in four lower montane forests of México. *Journal of tropical ecology.*

**Williams-Linera, G., C. Álvarez-Aquino, E. Hernández-Ascención y M. Toledo.** 2011. "Early successional sites and the recovery of vegetation structure and tree species of the tropical dry forest in Veracruz, Mexico." New Forests. (42) 131–148.

**Young, K. R., Ewel, J. J., & Brown, B. J**. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio*n, *71*(3), 157-173.

**van Breugel, M., Bongers, F. y M. Martínez-Ramos.** 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: Recruitment, mortality and species turnover. Biotropica 35(5): 610-619.

**Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., ... & Umaña, A. M.** (2006). Métodos para el análisis de datos: una aplicación para resultados provenientes de caracterizaciones de biodiversidad: 191 (en) Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad.

**Warr S, Thompson K., Kent, M.** 1993. Seed banks as a neglected area of biogeographic research: a review of literature and sampling techniques. Progr. Phys. Geogr. 17: 329-347.

**Williams-Linera, G., Bonilla-Moheno, M., & López-Barrera, F.** (2016). Tropical cloud forest recovery: the role of seed banks in pastures dominated by an exotic grass. *New Forests*, *47*(3), 481-496.