



**UNIVERSIDAD MICHOCANA DE SAN NICOLÁS DE  
HIDALGO**

**FACULTAD DE BIOLOGÍA**

**Estructura y composición del banco de semillas  
en diferentes estadios sucesionales del bosque tropical  
caducifolio en el Municipio de La Huerta, Jalisco.**

Que presenta

**María Celina Lemus Herrera**

Como requisito parcial para obtener el Título profesional de

**BIÓLOGA**

Director de tesis.

Biol. Susana Maza Villalobos Méndez

Dr. Miguel Martínez Ramos

Morelia, Michoacán, septiembre de 2008



*A mis papás: Raúl Lemus, Salud Herrera  
y a mi hermano Antonio Lemus Herrera*

*Al final de esta etapa de mi vida no encuentro forma de agradecer  
todo lo que han hecho por mí.*

*Gracias por darme la vida, gracias por enseñarme a luchar con  
razón.*

*A ustedes que fueron testigos del camino andado para llegar hasta  
aquí.*

*Porque sé que mi sueño era el suyo también, y su amor el estímulo  
que me ayudó a lograrlo.*

*...el logro hoy alcanzado es también de ustedes*

*A la memoria de mi Abuelita Ignacia Alonzo  
Talavera.*

## AGRADECIMIENTOS

Al proyecto **MABOTRO**, Manejo de Bosques Tropicales en México: “**Bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas**” SEMARNAT 2002-C01-0597 y al proyecto “**Patrones, procesos y mecanismos, ecológicos y sucesión secundaria en campos tropicales abandonados**” SEP-CONACYT 2005-C01-51043, que proporcionaron los recursos económicos para el desarrollo de este estudio.

Al personal de la **Estación de Biología Chamela**, del **Instituto de Biología de la UNAM**, por todo el apoyo logístico proporcionado durante la realización de este estudio.

Al **CIEco**, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, por brindarme un espacio y facilitar mi estancia durante la elaboración de la tesis.

A **CONACYT**, por el apoyo brindado a través de la beca obtenida en el programa “**Apoyos a la Formación de Doctores 2006**”, por contribuir al financiamiento de esta tesis.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer especialmente a las personas que me asesoraron durante la realización de la tesis, a la Biol. Susana Maza Villalobos Méndez y al Dr. Miguel Martínez Ramos, por el tiempo, paciencia, enseñanza brindada, y sobretodo por la amistad.

Susana gracias por ayudarme en la ortografía, por la obtención de las muestras de campo, por el procesamiento compartido de las muestras y por todo el tiempo dedicado. Gracias “susi” por tus largas charlas y jalones de orejas que me diste cuando no hacia las cosas bien; sobretodo por el apoyo incondicional que me brindaste para conseguir trabajo y sacar adelante esta tesis. Gracias por ser como eres conmigo, porque durante mi estancia en el laboratorio, fuiste como un miembro de mi familia, sigue así. Gracias a ti, conocí un lugar maravilloso, la selva seca de La Estación de Biología “Chamela” y al personal, de quien recibí un buen trato, especialmente de doña Elena, quien dio gusto a mi paladar con sus exquisitas comidas.

Agradezco al Sr. Eloy Cisneros por su amistad, bromas y apoyo en el campo, ya que sin su ayuda hubiera sido difícil obtener las muestras de suelo para este estudio.

A la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y a sus profesores, por darme las bases y conocimientos adquiridos durante toda la carrera. A los revisores de esta tesis: Dr. Pablo Cuevas Reyes, M.C. Xavier Madrigal, M.C. Fernando Guevara Fefer y M.C. Arturo Carrillo.

Gracias al personal del departamento de Botánica del Instituto de Biología, UNAM, en especial al M.C. Alfredo Pérez Jiménez, quienes fueron indispensables en la identificación del material. Gracias al M.C. Fernando Pineda, quien también brindó su conocimiento para la identificación de las semillas. Al M.C. Leonel López Toledo, por la ayuda en la elaboración del mapa, de la localización del área de estudio. A la maestra Ileri Suaso por los estímulos brindados durante la carrera. A Emmanuel por la ayuda que medio al regar las muestras de suelo en el invernadero, cuando no tenía chancee. Gracias Juan Carlos por prestarme la computadora para terminar la tesis. A los compañeros del laboratorio de Ecología tropical Arlett, Whaleeha, Ximena, Alejandra Corzo, Francisco, Joceline, Ernesto, Franceli y por supuesto al M.C. Jorge Rodríguez, por el apoyo técnico en el laboratorio y por su valiosa compañía y amenas charlas.

Definitivamente, este espacio no es suficiente para agradecerle a mis papás; sin embargo, quiero agradecerles haberme dado el estímulo necesario para sacar fuerzas y luchar por lo que tanto he anhelado. Gracias por darme lo más importante, la vida. La vida no bastará para agradecerles infinitamente lo que han hecho por mí y por convertirme en lo que ahora soy, *los amo*. Gracias a ti hermanito por ser una fuente de inspiración para seguir estudiando, creo que no pude haber tenido mejor hermano que tú.

A la memoria de mi abuelita, porque me cuidó en las etapas de plena rebeldía, a ella le debo la dedicación, responsabilidad y ganas de trabajar.

A mis tíos Joaquín y Guadalupe, por enseñarme que nada es imposible si se desea seguir adelante. Gracias por brindarme un espacio en su casa durante la formación de mi carrera y aceptarme como un miembro de su familia. Agradezco infinitamente el apoyo incondicional de todos mis tíos y primos, en especial a los miembros de la familia Lemus Alonzo, por compartir mi sueño e inspirarme a seguir adelante, y a los miembros de la familia Herrera Espino, quienes cuidaron a mi mamá durante toda mi estancia aquí en Morelia.

Agradezco a mis amigos, Francisco, Ernesto, Paulina, Salvador, Marcos, Víctor, por los ánimos que me dieron para estudiar esta carrera. No podían faltar todos mis compañeros de la sección “05”, con quienes compartí, clases, salidas a campo y fiestas durante cinco años. Especialmente a ustedes: Cira, América, Nubia, Nancy, Vero, Israel, Alejandra, Miriam, Yari y Asdrúbal, por estar conmigo en las buenas y en las malas, por su amistad incondicional, y por prestarme dinero cuando lo requería. Espero seguir contando con su amistad y que no me olviden, al menos mándenme un e-mail. A ti Esther por la amistad incondicional que me has brindado en la actualidad. A ti por leer esta tesis y a todos los que se me escapan... ¡gracias!

## ÍNDICE

|   |           |
|---|-----------|
| <b>AGRADECIMIENTOS</b> .....  | <b>i</b>  |
| <b>LISTA DE FIGURAS Y CUADROS</b> .....   | <b>vi</b> |
| <br>  |           |
| <b>RESUMEN</b> .....  | <b>1</b>  |
| <br>  |           |
| <b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....  | <b>2</b>  |
| <br>  |           |
| <b>2. ANTECEDENTES</b>  |           |
| 2.1. Sucesión.....  | 4         |
| 2.2. Banco de semillas, sus atributos y componentes.....                              | 5         |
| 2.3. Generalidades del bosque tropical caducifolio.....                               | 7         |
| 2.4. Bosques tropicales secundarios.....  | 9         |
| 2.5. Banco de semillas en ambientes sucesionales del bosque tropical caducifolio..... | 10        |
| <br>  |           |
| <b>3. OBJETIVOS</b>   |           |
| 3.1. Objetivo general.....  | 12        |
| 3.2. Objetivo particular.....   | 12        |
| <br>  |           |
| <b>4. ÁREA DE ESTUDIO</b>   |           |
| 4.1. Localización.....  | 13        |
| 4.2. Topografía y suelo.....  | 13        |
| 4.3. Clima.....   | 14        |
| 4.4. Vegetación.....  | 14        |
| 4.5. Usos del suelo.....  | 14        |
| <br>  |           |
| <b>5. DISEÑO EXPERIMENTAL</b>   |           |
| 5.1. Sitio de estudio.....  | 15        |
| 5.2. Obtención de las muestras.....   | 16        |
| 5.3. Procesamiento de las muestras.....   | 16        |

|  |           |
|--|-----------|
| <b>6. ANÁLISIS DE DATOS</b>                                      |           |
| 6.1. Densidad de semillas y diversidad.....                      | 18        |
| 6.2. Curvas de abundancia-diversidad y ordenación.....           | 19        |
| 6.3. Análisis estadísticos.....                                  | 20        |
| <b>7. RESULTADOS</b>   |           |
| 7.1. Abundancia y composición general del banco de semillas..... | 22        |
| 7.2. Estructura del banco de semillas.....                       | 22        |
| 7.2.1. Densidad de las semillas en el banco.....                 | 22        |
| 7.3. Diversidad de especies del banco de semillas.....           | 25        |
| 7.3.1. Riqueza de especies .....                                 | 25        |
| 7.3.2. Diversidad de especies .....                              | 28        |
| 7.4. Análisis de ordenación.....                                 | 30        |
| 7.5. Grupos sucesionales en el banco de semillas.....            | 32        |
| <b>8. DISCUSIÓN</b>  |           |
| 8.1. Eficiencia del muestreo.....                                | 35        |
| 8.2. Tendencias sucesionales.....                                | 36        |
| 8.2.1. Densidad.....   | 37        |
| 8.3. Diversidad de especies.....                                 | 40        |
| 8.3.1. Riqueza de especies.....                                  | 40        |
| 8.4. Diversidad y equitatividad de especies.....                 | 41        |
| 8.5. Reemplazamiento de especies.....                            | 43        |
| <b>9. CONCLUSIONES.....</b>                                      | <b>45</b> |
| <b>10. LITERATURA CITADA.....</b>                                | <b>46</b> |
| <b>ANEXO 1.....</b>  | <b>59</b> |
| <b>ANEXO 2.....</b>  | <b>6</b>  |

## LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

|   |    |
|---|----|
| <b>Figura 1.</b> Mapa de localización del área de estudio.....  | 13 |
| <b>Figura 2.</b> Esquema del sitio de estudio, experimental.....  | 16 |
| <b>Figura 3.</b> Cambio en la densidad del banco de semillas por formas de crecimiento a lo largo de la cronosecuencia de praderas ganaderas y bosque maduro.....   | 23 |
| <b>Figura 4.</b> Cambio en la densidad del banco de semillas para diferentes formas de crecimiento a lo largo de una cronosecuencia.....  | 24 |
| <b>Figura 5.</b> Cambio en la proporción de semillas de diferentes formas de crecimiento.....   | 25 |
| <b>Figura 6.</b> Número de especies del banco de semillas, de diferentes formas de crecimiento.....   | 26 |
| <b>Figura 7.</b> Proporción del número total de especies, representado por diferentes formas de crecimiento.....  | 27 |
| <b>Figura 8.</b> Diversidad de especies del banco de semillas del suelo en praderas ganaderas, con diferente edad de abandono y de sitios de bosque maduro.....   | 28 |
| <b>Figura 9.</b> Diversidad de especies leñosas y herbáceas en el banco de semillas.....  | 29 |
| <b>Figura 10.</b> Curvas de abundancia-diversidad del banco de semillas, representativas de diferentes estadios de desarrollo sucesional.....   | 30 |
| <b>Figura 11.</b> Análisis de ordenación por correspondencia de los sitios sucesionales y de especies estructuralmente importantes.....   | 31 |
| <b>Figura 12.</b> Cambio de la abundancia relativa de las 17 especies más abundantes en el banco de semillas.....   | 33 |
| <b>Figura 13.</b> Clasificación de sitios y especies con base en la abundancia de semillas de las especies más comunes, encontradas en una cronosecuencia de praderas ganaderas con diferente edad de abandono y de sitios maduros..... | 34 |
| <b>Cuadro 1.</b> Características de los sitios de estudio.....  | 17 |

## RESUMEN

El banco de semillas en ambientes estacionalmente secos ha sido poco estudiado, principalmente en áreas boscosas que han sufrido un proceso de conversión a praderas ganaderas. El presente trabajo analiza los cambios de la estructura y la composición de especies del banco de semillas, encontrado en sitios que representan una cronosecuencia de praderas ganaderas abandonadas de cero a 12 años y de sitios de bosque maduro en la región de la Huerta, Jalisco. Se analizó la variación en la abundancia, riqueza y diversidad de las semillas presentes en el suelo durante la época de sequía (mayo 2005). Se seleccionaron doce sitios (aproximadamente 1ha en extensión por sitio), tres por cada una de las siguientes categorías de edad sucesional: 0-1 año, 3-5 años, 8-12 años y bosque maduro. En cada sitio se obtuvieron 20 muestras cilíndricas (10cm de diámetro y 15cm de profundidad) por sitio y se registraron, contaron e identificaron taxonómicamente a todas las semillas mayores de 1mm. Las semillas se clasificaron, según su especie, en formas de crecimiento (herbáceas terrestres, herbáceas trepadoras, pastos, arbustivas y arbóreas).

Se encontraron 2,941 semillas en un área de muestreo de 1.88m<sup>2</sup>. De este total, se encontraron 103 morfoespecies, 52 identificadas a nivel de especie, género o familia. Del total de semillas se identificó el 49% a nivel de especie, 20% a nivel de género, 22.5% a nivel de familia y 8.3% semillas no se determinaron. En promedio se registraron  $18 \pm 2$  (e.e.) morfoespecies en 0.16m<sup>2</sup> por sitio. La estructura y composición de especies del banco de semillas varió notablemente a lo largo de la cronosecuencia. Las tendencias sucesionales generales encontradas fueron: i) la densidad y la riqueza de especies del banco de semillas de las especies herbáceas disminuyen con la edad sucesional, ii) la densidad y la riqueza de especies del banco de semillas de las especies leñosas aumentan con la edad sucesional, iii) la diversidad total de especies muestra un valor máximo en los sitios de 8-12 años de abandono y iv) existen grupos de especies que se reemplazan a lo largo de la sucesión, comenzando al inicio de la sucesión con un grupo de especies principalmente herbáceas y culminado en el bosque maduro con un grupo de especies principalmente leñosas. Los resultados obtenidos sugieren un proceso de sucesión rápida a nivel del banco de semillas, dado que los atributos de la comunidad de semillas encontrada en los sitios de 8-12 años de abandono son semejantes a los observados en los sitios de bosque maduro.

## 1. INTRODUCCIÓN

El banco de semillas representa una de las fuentes de regeneración natural más importantes en comunidades fuertemente perturbadas, como son los campos agropecuarios en ambientes tropicales estacionalmente secos (Guevara-Féfer, 1997; Miller, 1999).

Cuando un bosque tropical caducifolio es transformado a un campo agropecuario, se modifican atributos ecológicos tales como la biomasa, la diversidad y la composición de especies, el nivel de nutrientes y las características físicas y químicas del suelo (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2002). La expansión de las fronteras agrícolas es la principal causa de la fragmentación del bosque (Murphy y Lugo, 1986). Cuando los campos agropecuarios son abandonados, es posible que con el tiempo se desarrolle una comunidad de vegetación, secundaria. Se ha propuesto que la capacidad de regeneración natural de esta vegetación depende principalmente de las poblaciones de semillas viables latentes en el suelo, las cuales conforman el llamado “banco de semillas” (Vieira y Scariot, 2006). Este banco sufre cambios importantes en su composición de especies y abundancia con las quemas y actividades ganaderas (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Miller, 1999); también sufre cambios en la composición y abundancia de grupos funcionales de plantas (especies que desempeñan un papel ecológico semejante y atributos biológicos comunes (Noble y Gitay, 1996). Estos grupos pueden definirse en términos de formas de vida (tales como herbáceas, arbustos, árboles y trepadoras) y de estrategias regenerativas (tales como especies colonizadoras y tardías de la sucesión (Haretche y Rodríguez, 2006).

El banco de semillas está constituido por semillas viables, encontrados en el suelo y en la hojarasca, que representan una fuente de nuevos individuos, tanto de especies ya establecidas en el sitio como de aquellas provenientes de lugares vecinos a través de diferentes medios de dispersión (Allessio *et al.*, 1989). El banco de semillas se clasifica en: i) transitorios, cuando las semillas permanecen viables menos de un año, y ii) persistentes, cuando las semillas permanecen viables más de un año. Este último tipo de banco, es probablemente el que contribuye más a la regeneración de las comunidades vegetales en ambientes degradados (Bakker *et al.*, 1996), debido a que la mayoría de las semillas que se encuentran enterradas poseen una supervivencia mayor a largo plazo, permaneciendo viables después del disturbio (Grime, 1982).

La regeneración natural de una comunidad, no sólo depende de la disponibilidad de semillas en el sitio, sino también de la existencia de condiciones favorables (por ejemplo temperatura y humedad relativa del suelo) y la disponibilidad de recursos (luz, agua, nutrientes del suelo, entre otros), requeridos para la germinación y el desarrollo de las plántulas (Meli, 2003; García-Orth y Martínez-Ramos, 2007). En la actualidad, son pocos los estudios que se han realizado sobre el banco de semillas en campos ganaderos abandonados, en particular, queda mucho por describir y entender los cambios que ocurren en la estructura y composición del banco de semillas, durante la sucesión secundaria en dichos campos.

El bosque tropical caducifolio (*sensu* Rzedowski, 1978), es uno de los menos estudiados en México y uno de los más diversos (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). La deforestación y las actividades agropecuarias, han reducido de manera drástica la extensión de este tipo de vegetación (Burgos y Maass, 2004). En México se estima que sólo el 20% del área original se encuentra en buen estado de conservación (Trejo y Dirzo, 2002), por lo que es uno de los ecosistemas más amenazados (Janzen, 1988; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005), con una tasa de deforestación anual mayor al 1% (Trejo y Dirzo, 2000).

El presente estudio tiene como objetivos analizar patrones estructurales (abundancia, formas de vida y diversidad) y de composición de especies vegetales en campos ganaderos con diferente edad de abandono (cero a 12 años) y en sitios de bosque maduro, en la región cálido-seca de Chamela-Cuixmala, municipio de La Huerta, Jalisco. Asimismo, se pretende identificar a las especies características de diferentes estadios sucesionales, con el fin de aportar un conocimiento útil al desarrollo de estrategias de restauración de campos degradados en ambientes tropicales estacionalmente secos. Este estudio forma parte del proyecto: Manejo de Bosques Tropicales en México (MABOTRO): Bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas; proyecto que tiene como objetivo abordar una perspectiva interdisciplinaria e integral de los aspectos ecológicos y sociales de los bosques tropicales.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1. Sucesión.

La sucesión es “un proceso ecológico, no estacional, direccional y continuo de colonización y extinción local de poblaciones de especies, que se inicia con un disturbio” (Begon *et al.*, 1994) o “el cambio temporal en la composición de especies después de un disturbio natural o antropogénico” (Morin, 1999). Se reconocen dos tipos grandes de sucesión ecológica: i) Primaria, que se desarrolla en áreas desprovistas de biota, como es el caso de dunas, morrenas, cenizas y lavas volcánicas (Gómez-Pompa y Lodlow, 1976); ii) Secundaria, aquella que se desarrolla en sitios donde existe una biota remanente después del disturbio (Gómez-Pompa y Lodlow, 1976; Begon, *et al.*, 1994).

La sucesión ecológica es un concepto que ha sido debatido ampliamente en ecología desde fines del siglo XIX. Clements (1916), propuso que la sucesión vegetal puede tener un desarrollo predecible en etapas serales, con especies características que se reemplazan hasta llegar a un estado máximo de desarrollo llamado “clímax”, el cual está determinado por las condiciones climáticas del sitio. En contraste, Gleason (1926) propuso que la sucesión de especies se debe a los atributos biológicos individuales de las especies y a factores aleatorios. Posteriormente, Egler (1954) propuso que la sucesión está determinada principalmente por los propágulos (*i.e.* semillas, raíces vivas) que están presentes en el suelo al comienzo de la sucesión y representan la evolución de las primeras especies que se establecieron al inicio del proceso, a esta hipótesis se le conoce como “composición florística inicial”.

Connell y Slatyer (1977), comparten la idea de Egler y la combinan con un enfoque que considera las interacciones bióticas entre especies. En su modelo de reemplazamiento de especies distinguen tres posibles mecanismos: facilitación, tolerancia e inhibición. Cuando un conjunto de especies modifican el ambiente del sitio, de tal manera que otras se pueden establecer reemplazando a las primeras, y esto se repite a través del tiempo, se tiene el mecanismo de facilitación. Si todas las especies colonizan el sitio, pero las más tolerantes van quedando en la comunidad a medida que los recursos se vuelven cada vez más limitantes, se tiene el mecanismo de tolerancia. Si una especie o un grupo de especie

coloniza(n) el área perturbada y no se desarrollan otras especies, a menos que algún factor elimine o remueva a las primeras, se tiene el mecanismo de inhibición

En la actualidad, la sucesión se considera como el resultado de la combinación de tres grandes componentes del proceso: i) el régimen de disturbio que determina el tamaño, forma, duración y frecuencia de los sitios abiertos que son aptos para ser colonizados, ii) la disponibilidad de propágulos de las especies, iii) los atributos de los ciclos de vida de las especies y el desempeño de las mismas, bajo los diferentes ambientes que ocurren a lo largo del tiempo (Picket y McDonell, 1989; Peña-Claros, 2001; Veblen *et al.*, 2004). Estos componentes dependen de varios mecanismos que pueden interactuar durante la sucesión y que tienen que ver con los atributos morfológicos, fisiológicos, conductuales y demográficos de las especies; las características físico-químicas del ambiente, así como la naturaleza y magnitud de las interacciones bióticas (competencia, dispersión, depredación, mutualismo) que ocurren dentro y entre las especies. Todo este conjunto de interacciones se encuentra enmarcado en la llamada “teoría jerárquica de la sucesión” (Picket y McDonell, 1989).

## 2.2. Banco de semillas: atributos y componentes.

El banco de semillas es una fuente de propágulos, que puede ser importante en el desarrollo de la sucesión secundaria (Bazzaz, 1983). Se define como el conjunto de semillas viables en el suelo, que contribuyen al reestablecimiento o renovación de una población o comunidad vegetal (Harper, 1957; Guevara-Fefer, 1977; Grime, 1982; Allesio *et al.*, 1989). Puede formar parte de las estrategias de historias de vida de las plantas que han evolucionado en respuesta a presiones impuestas por disturbios naturales (Harper, 1977). Para muchas especies, el banco de semillas puede ser una fuente de regeneración importante en ambientes sujetos a disturbios de origen humano (Peña-Claros, 2001).

En el suelo, las semillas pueden estar sobre la hojarasca o enterradas a cierto nivel (Allesio *et al.* 1989). Tres factores determinan la abundancia y profundidad del banco de semillas (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997):

a) Dispersión (lluvia de semillas). Este es un factor que aumenta la abundancia del banco de semillas, a través del ingreso de nuevas semillas que llegan al suelo por diferentes medios

de transporte pasivo (simple desprendimiento de la semilla de la planta madre) o activo (a través de un agente externo a la planta) que puede ser, dependiendo de la especie, por anemocoría (viento), zoocoría (animales), antropozoocoría (humanos) y mecánica (Vázquez-Yáñez *et al.*, 1997).

b) Depredación. Este es un factor que disminuye la abundancia del banco de semillas, debido a la actividad de granívoros, parásitos y patógenos que causan la muerte de las semillas (Thompson, 1987; Briomes y Sánchez-Cordero, 2006).

c) Enterramiento. Es un factor que distribuye a las semillas a través del perfil del suelo. El enterramiento está determinado por la cantidad de detritos que caen de la cobertura vegetal y de la actividad de animales que habitan en el suelo (lombrices, artrópodos, insectos, roedores). El enterramiento puede ser importante para la supervivencia de las semillas, ya que puede disminuir el riesgo de depredación (Karszen, 1980, en Parker *et al.*, 1989; García-Orth y Martínez-Ramos, 2007). Generalmente las semillas pequeñas, tienen mayor probabilidad de enterramiento que las semillas más grandes (Souza y Pérez, 2006).

La densidad del banco de semillas, puede fluctuar a través del año debido a los patrones fenológicos de producción de semillas de las especies (Harper, 1960). Estos patrones varían desde la producción continua de frutos a lo largo del año y a través de varios años, como con varias especies pioneras, hasta la producción estacional (muy marcada) de semillas, determinada por la disponibilidad de recursos, tales como agua, nutrientes y polinizadores (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

El banco de semillas posee una dinámica, determinada por las tasas de ingreso y salida de semillas (Harper, 1960; Hyatt y Casper, 2000). La tasa de ingreso depende de la cantidad de semillas que ingresan al suelo, por unidad de área y tiempo, a través de los agentes de dispersión. La tasa de salida depende de la cantidad de semillas que mueren, por unidad de área y tiempo, al ser depredadas, parasitadas o infectadas por hongos y bacterias (Harper, 1956; Marone, 2000). La tasa de salida también depende de la cantidad de semillas que mueren por razones fisiológicas, condiciones físico-químicas adversas y por la cantidad de semillas que germinan por unidad de área y tiempo (Guevara-Féfer, 1977). La cantidad de semillas que permanecen vivas en el suelo, depende de la viabilidad y mecanismos de latencia de las especies, estableciendo un balance entre las tasas de entrada y salida (Sarukhan, 1974; Harper, 1977; Hyatt y Casper, 2000).

El mecanismo de latencia se presenta cuando las semillas permanecen en reposo, por una reducción del metabolismo como respuesta a las variaciones de temperatura y humedad. Se reconocen tres tipos de latencia: a) Innata, se presenta en aquellas semillas, que están aún en la planta madre, en donde el embrión deja de crecer hasta que se presentan las condiciones ambientales adecuadas para germinar; b) Inducida, este tipo de latencia se produce en aquellas semillas que están en condiciones fisiológicas para germinar pero se encuentran en un ambiente desfavorable; c) Impuesta, se presenta en aquellas semillas que se encuentran en el suelo y que sólo germinan después de un disturbio que modifique la cantidad de luz y oxígeno en el suelo (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

Como en cualquier estudio de comunidades vegetales, la estructura del banco de semillas puede caracterizarse considerando ciertos atributos, tales como: abundancia, formas de crecimiento (herbáceas, arbustos, árboles, trepadoras), estrategias de historia de vida (ruderales, colonizadoras, sucesionales tempranas, sucesionales tardías) y diversidad (riqueza de especies, equitatividad y diversidad beta). El valor de estos atributos depende de las tasa de entrada y salida de semillas de las diferentes especies y de las propiedades morfo-funcionales y ecológicas de éstas (Harper, 1960; Hyatt y Casper, 2000).

### 2.3. Generalidades del bosque tropical caducifolio.

El bosque tropical caducifolio (BTC, *sensu* Rzedowski, 1978), se define como el tipo de vegetación que experimenta una estacionalidad bien marcada en su follaje, quedando sin hojas durante cinco a ocho meses del año, en la época de sequía. Muchas especies arbóreas y arbustivas presentan hojas compuestas y foliolos pequeños, cortezas lisas y frecuentemente con espinas (IAVH, 1998). Estructuralmente, este tipo de bosque presenta un estrato arbóreo que varía entre ocho a 12m de altura y un estrato arbustivo no mayor de cinco metros, el estrato herbáceo es el más evidente durante la época de lluvias; cactáceas, lianas, bejucos y epifitas son característicos del bosque tropical caducifolio (Gentry, 1995; IAVH, 1998; Lott y Atkinson, 2002).

El bosque tropical caducifolio, por su extensión y elevada riqueza de especies, contiene un alto porcentaje de la diversidad vegetal y animal de México y es uno de los ecosistemas más representativos del país (Challenger, 1998). La distribución geográfica del

bosque tropical caducifolio en México, cubre el 60% del área total del territorio, es característico en la vertiente del Pacífico, donde cubre grandes extensiones que son prácticamente continuas, desde el sur de Sonora y suroeste de Chihuahua hasta Chiapas, continuando hacia Centro América (Rzedowski, 1978). Este tipo de vegetación también se encuentra en la Depresión del Balsas, en el Istmo de Tehuantepec y en algunas áreas de la Península de Yucatán (Trejo y Dirzo, 2002). De forma discontinua, cubre algunas zonas de la costa del Atlántico y parte de los estados de Tamaulipas y San Luís Potosí (Lott, 1993 y Durán *et al.*, 2002).

Como muestra de la gran diversidad vegetal presente en los bosques tropicales caducifolios de México, se puede usar la información que se tiene para la región de Chamela, Jalisco (Lott y Atkinson, 2002). Para la región de Chamela se han registrado 125 familias de plantas vasculares, por su abundancia, las más representativas son: Fabaceae (14.0%) y Euphorbiaceae (8.2%), estas dos familias comprenden el 22.2% de toda la flora y les siguen Asteraceae, Gramineae, Convolvulaceae y Malvaceae. En relación con la riqueza de especies, de árboles, las familias más importantes son: Fabaceae (23.4%) y Euphorbiaceae (10.7 %). El 20.7 % de la flora corresponde a los arbustos de las familias Fabaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae, Rubiaceae, Cactaceae, Acanthaceae y Solanaceae. Considerando las especies de plantas herbáceas, las familias más importantes son: Gramineae, Malvaceae, Cyperaceae, Acanthaceae, Solanaceae, Labiatae, Nictaginaceae, Polypodiaceae y Amaranthaceae, estas familias comprenden el 32.2% del total de las especies nativas. Las plantas trepadoras herbáceas y leñosas están muy diversificadas y comprenden el 18.2% de la flora, las familias representativas son Fabaceae, Cucurbitaceae y Convolvulaceae. Las plantas epifitas representan el 3.9% del total de especies, con las familias Bromeliaceae, Loranthaceae, Orchidaceae como las más importantes.

## 2.4. Bosques tropicales secundarios.

En general, el “bosque secundario” se define como la vegetación leñosa que se desarrolla en tierras abandonadas, después de que la vegetación original es destruida por actividad humana o por un agente natural (Brown y Lugo, 1990). Como tendencia general, se ha observado que estos bosques se desarrollan con alta tasa de producción de biomasa inicial, la cual disminuye conforme avanza la sucesión (Thompson y Grime, 1979). En general, se ha observado que los bosques secundarios jóvenes son pobres en especies y más homogéneos estructuralmente que el bosque maduro, y a medida que envejecen, la riqueza de especies y la complejidad estructural de la comunidad vegetal aumenta (Plana Bach, 2000). Este tipo de patrones sucesionales del bosque secundario, en campos agrícolas abandonados, están documentados principalmente para regiones tropicales húmedas (Chazdon *et al.*, 2007). En contraste, existen pocos estudios sobre tendencias sucesionales de bosques secundarios en regiones tropicales estacionalmente secas (Guariguata y Ostertag, 2001; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Chazdon, 2007). De estos estudios, surge la idea de que los bosques secundarios en regiones tropicales estacionalmente secas, tienen menos etapas serales que sus contrapartes de regiones tropicales húmedas. Sin embargo, existen similitudes en las trayectorias sucesionales de cambio en biomasa y riqueza de especies, en los bosques secundarios de regiones secas y húmedas, aunque al parecer, en las regiones secas se alcanzan más rápido los valores del bosque maduro (Chazdon *et al.*, 2007).

A nivel mundial, los bosques tropicales caducifolios maduros se están transformando rápidamente en bosques secundarios, como consecuencia de la deforestación, el cambio de uso del suelo a sistemas agropecuarios y del abandono de los terrenos. En Asia, los bosques secundarios abarcan ya 47% del área original ocupada por bosques maduros, en las zonas tropicales de América cubren más del 32% y en parte tropical de África más del 21% (Brown y Lugo, 1990). Esta transformación tiene un enorme impacto sobre la persistencia y la composición de especies, así como en los procesos ecológicos que regulan las funciones de los ecosistemas y los servicios que estos proveen a las sociedades (Brown y Lugo, 1990). Es por ello que se requieren con urgencia más estudios, que permitan

conocer la capacidad de regeneración del bosque tropical caducifolio en los diferentes escenarios de perturbación, generados por la deforestación y la actividad agropecuaria.

## 2.5. Banco de semillas en ambientes sucesionales del bosque tropical caducifolio

Un aspecto importante de estudio, sobre la capacidad de regeneración del bosque tropical caducifolio, es el análisis de las fuentes de propágulos, en particular del banco de semillas en el suelo de campos agropecuarios abandonados.

Existen pocos estudios sobre la composición y estructura del banco de semillas en ambientes sucesionales en áreas tropicales estacionalmente secas (ver Miller, 1999; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Vieira *et al.*, 2006). Se ha observado que la práctica de la roza-tumba-quema reduce la densidad y la viabilidad de las semillas. El fuego elimina directamente parte del banco y otra parte puede perderse, debido a que el fuego eleva la temperatura y la fluctuación térmica en el suelo, produciendo un nivel elevado de evaporación, que provoca la pérdida de viabilidad de algunas especies de semillas. Globalmente, esta práctica produce cambios en la abundancia y composición de especies y de formas de crecimiento (árboles, arbustos, herbáceas, trepadoras) en el banco de semillas (Jaramillo, 1992; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Skoglud, 1992; Miller, 1999; García-Oliva, 2000).

Algunos estudios han mostrado que el banco de semillas en campos agrícolas recién abandonados, se encuentra dominado por arbustos y herbáceas, sobre todo en los sitios sometidos a quemas recurrentes (Grime, 1982). En estas circunstancias, las semillas de las especies leñosas, sobre todo de especies arbóreas, del bosque maduro están virtualmente ausentes (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Kauffman y Miller, 1998; Cubiña y Mitchell, 2001; Vieira *et al.*, 2006). Tal rareza puede ser un factor limitante para la regeneración de la vegetación arbórea en los campos agropecuarios abandonados.

Otra limitante para la regeneración de la vegetación leñosa y la abundancia del banco de semillas de estas plantas en los campos abandonados, es la baja cantidad de semillas que llegan a estos sitios a través de la llamada “lluvia de semillas” (semillas que acceden a un sitio a través de diferentes medios de dispersión). Esto se debe en parte, a que la mayoría de los árboles y arbustos cercanos tienen una dispersión limitada de semillas

(Cubiña y Mitchell, 2001). Un factor más de reducción del banco, puede ser la depredación de semillas por roedores y hormigas (Briomes *et al.*, 2006), aunque este es un factor aún poco estudiado en ambientes sucesionales tempranos del bosque tropical caducifolio (Skoglud, 1992; Veira y Scariot, 2006). Con el paso del tiempo, estas limitantes tienden a disminuir en intensidad, aumentando la abundancia y diversidad del banco, alcanzado sus valores máximos en los sitios de bosque maduro (González-Rivas, 2005; Veira y Scariot, 2006; Fenner, 1985).

Considerando la escasa o nula presencia de especies leñosas en el banco de semillas al inicio de la sucesión, se ha propuesto que es la lluvia de semillas y no el banco de semillas la fuente principal de regeneración en las áreas sujetas a disturbios agropecuarios (Aide *et al.*, 1995; Pakeman y Small, 2005). La lluvia de semillas renueva el banco de semillas de manera activa en las especies pioneras, colonizadoras de sitios perturbados (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Mostacedo, 1997).

En el bosque tropical caducifolio, se ha observado que las especies pioneras presentan afinidad a los claros, los cuales les confieren la luz necesaria para germinar durante la época de lluvias (Miller, 1999). En esta época existe una importante reducción de luz fotosintéticamente activa a nivel del suelo, debido a la presencia de nubosidad. Por ejemplo, en Chamela (Jalisco), se ha registrado un cambio de  $22 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  en la época de sequía a  $16.5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  en la época de lluvias, debido a la nubosidad (Barradas, 1991) con una reducción del 25% en el nivel de radiación solar.

En vista de los escasos estudios realizados sobre el banco de semillas en los bosques tropicales caducifolios, aún queda mucho por explorarse para llegar a conclusiones sobre el papel que desempeña este componente regenerativo en el proceso sucesional, que ocurre en campos agropecuarios abandonados (Meli, 2003; Sánchez-Azofeifa y Quesada, 2005).

### **3. OBJETIVOS**

#### 3.1. Objetivo general

Conocer y analizar el cambio de la estructura y composición del banco de semillas, a través de una cronosecuencia sucesional del bosque tropical caducifolio, representativa de praderas ganaderas abandonadas en diferentes tiempos y de sitios de bosque maduro, en la región de La Huerta, Jalisco.

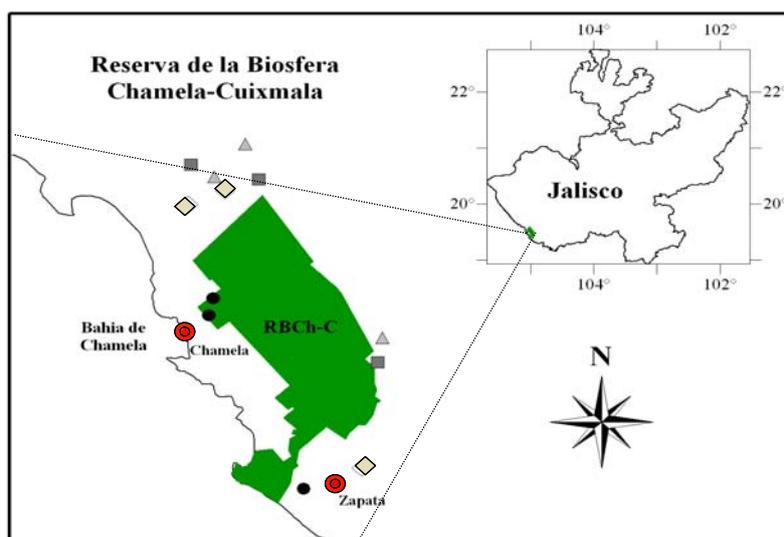
#### 3.2. Objetivos particulares

- a). Determinar la composición taxonómica del banco de semillas en los diferentes estadios sucesionales.
- b). Explorar los patrones de abundancia y diversidad de especies del banco de semillas, a lo largo de la sucesión secundaria.
- c). Cuantificar la contribución de las diferentes formas de crecimiento en relación con la estructura y composición de especies del banco de semillas en los diferentes estadios sucesionales.

## 4. ÁREA DE ESTUDIO

### 4.1. Localización.

El estudio se realizó en la zona de la Costa Central de la región Pacífico de México, en el municipio de La Huerta, Jalisco. La zona de estudio se encuentra localizada entre las coordenadas 19°29' y 19°30' norte, 104°58' y 105°04' oeste (Barradas, 1991).



**Figura 1.** Mapa de localización de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y distribución de los sitios de estudio. Los círculos negros representan la categoría de bosque maduro, cuadros sitios de 8-12 años, triángulos sitios de 3-5 años y diamantes 0-1 año.

### 4.2. Topografía y Suelo.

La región de estudio es predominantemente montañosa y el relieve está dominado por lomeríos y algunas planicies aluviales, cerca de la desembocadura de los ríos. Las elevaciones montañosas representan el 85% de la región por su área de extensión (De Ita, 1983).

Los principales tipos de suelos en la sierra son Regosoles y Litosoles, en los lomeríos, valles y planicies se presentan Regosoles, Feozem y Cambisoles, y en la zona costera Vertisoles (Cotler *et al.*, 2002).

#### 4.3. Clima

El clima es cálido sub-húmedo, considerado como el más seco, con lluvias en verano Awo de acuerdo con la clasificación de Köppen modificado por García (1981), con precipitación promedio anual de 788mm y un patrón de lluvias marcadamente estacional. La época de lluvias ocurre entre junio y noviembre, siendo agosto y septiembre los meses más lluviosos, por la presencia de los ciclones tropicales (García-Oliva *et al.*, 1991). La época de sequía abarca desde noviembre hasta mayo, la temperatura media anual es de 24° C, con humedad relativa mayor del 65% a lo largo del año (García-Oliva *et al.*, 2002).

#### 4.4. Vegetación

Los tipos principales de vegetación son el bosque tropical caducifolio, el bosque tropical subcaducifolio y el manglar. El bosque tropical caducifolio, es la vegetación más importante de esta región por su extensión (Rzedowski, 1978; Lott, 1985). La característica más sobresaliente de este ecosistema, es que la mayoría de sus especies pierden su follaje después de la época de lluvias y se mantiene así durante el largo período de sequía (Rzedowski, 1978). El bosque tropical caducifolio está confinado principalmente a las laderas (Lott, 1985).

Para la región Chamela-Cuixmala, en el municipio de La Huerta, se han registrado 1220 especies, distribuidas en 544 géneros y 125 familias de plantas vasculares, de las cuales las más importantes por el número de especies son Fabaceae (160) y Euphorbiaceae (160), que representan en conjunto el 22% de todas las especies de la región (Lott y Atkinson, 2002).

#### 4.5. Usos del suelo

La conversión del bosque tropical caducifolio a praderas ganaderas, ha sido una práctica común en la región, causada por la presión de los asentamientos humanos desde la década de los sesentas del siglo pasado. El paisaje de la región está dominando por pastizales, cultivos agrícolas y áreas forestales bajo manejo. El bosque tropical caducifolio protegido, forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, que representa el 7.5% de la superficie cubierta de bosque en la región; por otra parte, las actividades agropecuarias representan el 68% del área transformada del bosque tropical caducifolio (Burgos y Maass,

2004). Actualmente, el uso ganadero del suelo ocupa alrededor del 80% del área dedicada a fines productivos (Burgos y Maass, 2004).

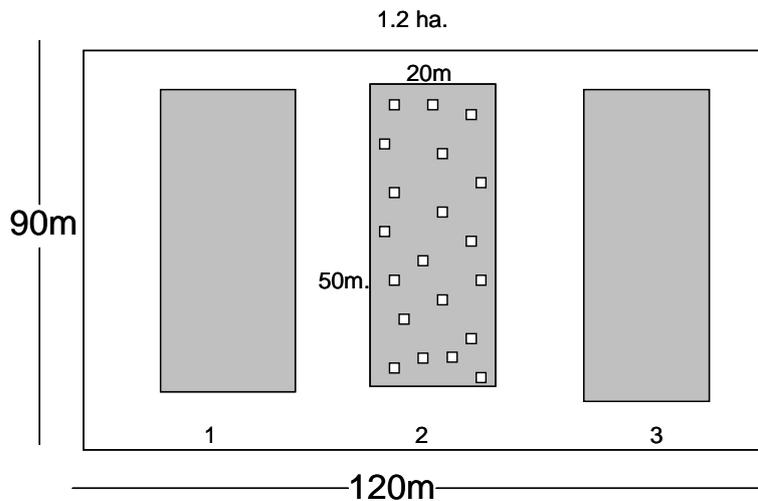
En esta región, la actividad de roza-tumba-quema para posteriores actividades agrícolas y ganaderas, no está confinada al municipio de La Huerta, ya que estas actividades son practicadas en otras áreas de bosque tropical caducifolio del país y del Neotrópico (Murphy y Lugo, 1986; Maass, 1993; Burgos y Maass, 2004). Después de que el suelo es usado se abandona, durante este abandono las gramíneas y otras plantas herbáceas tienden a dominar la comunidad vegetal. Si durante este tiempo no hay ninguna intervención humana, se establece rápidamente un matorral denso, el cual persiste por mucho tiempo antes que se desarrollen elementos arbóreos del bosque (Maass, 1995; Burgos y Maass, 2004).

## **5. DISEÑO EXPERIMENTAL**

### **5.1. Sitios de estudio.**

Se seleccionaron 12 sitios originalmente cubiertos por bosque tropical caducifolio, que fueron desmontados y usados para actividades ganaderas por algún tiempo y después fueron abandonados (Figura 1). Estos sitios representaron diferentes categorías de edad de abandono: 0 a 1 año, 3 a 5 años y 8 a 12 años. La edad de abandono, se obtuvo a través de entrevistas cuidadosas a los propietarios de los terrenos. También se seleccionaron tres sitios de bosque maduro conservado. De cada una de las categorías de edad de abandono, se seleccionaron tres sitios diferentes, distanciados entre sí por más de 1km, que representan réplicas de cada categoría. Los sitios se establecieron tratando de cubrir una cronosecuencia de campos abandonados representativos de bosques secundarios y primarios, procurando mantener constantes algunas variables, tales como la orientación, pendiente del terreno y la historia de uso del suelo (Cuadro 1).

En cada sitio se delimitó un área de estudio de 1.2ha (120 x 90m), cercada con alambre de púas para excluir el ganado y evitar el disturbio humano. En cada una de estas áreas, se estableció una parcela permanente de 50 x 20m (Figura 2).



**Figura 2.** Esquema del sitio de estudio, con tres parcelas. En la segunda parcela se realizó el presente estudio del banco de semillas, en la primera y tercer parcela, se realizan estudios de regeneración.

### 5. 2. Obtención de las muestras.

En la parcela de estudio del banco de semillas se eligieron al azar 20 puntos de muestreo. En cada uno de estos puntos se obtuvo una muestra de suelo, mediante un nucleador de acero de 15cm de profundidad y de 10cm de diámetro (volumen =  $1178.1\text{cm}^3$ ). En total se obtuvieron 240 muestras de suelo por 12 sitios de estudio. El muestreo se realizó a finales de la época de sequía, en mayo de 2005, considerando que la mayoría de los árboles y arbustos del bosque tropical caducifolio de la región dispersan sus semillas en esta temporada (Bullock y Solís-Magallanes, 1990). Además, se tiene información de que las especies anemócoras y dispersadas por eventos explosivos (*i.e.* Fabaceae), se dispersan rápidamente, cuando están desprovistas de hojas en la época de secas (Foster, 1982).

### 5.3. Procesamiento de las muestras.

Cada muestra de suelo fue tamizada, usando una criba FIICSA del No. 16 y otra más fina del No. 10. Con ello se eliminó la hojarasca, ramas, piedras y cualquier otro elemento que no fueran semillas. El material tamizado, fue revisado minuciosamente mediante un microscopio estereoscópico y con lupas de alta resolución para separar todas las semillas.

Las semillas obtenidas por muestra se separaron por morfoespecies. Una parte de estas semillas se germinaron en invernadero, con el propósito de obtener plantas que pudieran ser

identificadas taxonómicamente por expertos. Otras morfoespecies, se identificaron comparando las semillas obtenidas con una colección de referencia de semillas y plantas de la región de Chamela, Jalisco, ubicada en el Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la UNAM. Hasta donde fue posible, las morfoespecies y especies identificadas se clasificaron en las siguientes formas de crecimiento: árbol, arbusto, trepadora leñosa (“bejuco”), trepadora herbácea, herbácea terrestre y pasto.

**Cuadro1.** Características de los sitios. Agrupados en las categorías sucesionales (0-1, 3-5, 8-12 años y BM, bosque maduro). Se indican los años de abandono después del último uso ganadero, así como algunas características geográficas del área.

| Categoría En (años) | Nombre          | Abandono años(2004) | Actividad | Lat. N        | Long. O         | Alt. msnm | Orientación | Pendiente |
|---------------------|-----------------|---------------------|-----------|---------------|-----------------|-----------|-------------|-----------|
| Pastizal 0-1        | Zapata          | 0                   | Ganadera  | 19° 22.9' 49" | 104° 57'        | 79        | S           | 20°       |
|                     | Mateo           | 1                   | Ganadera  | 19° 34' 50.5" | 105° 03' 36.6"  | 192       | SO          | 26°       |
|                     | Sta. Cruz       | 0                   | Ganadera  | 19° 35.2' 61" | 105° 02.1' 18 " | 128       | S           | 25°       |
| Secundarios 3-5     | Caimán          | 4                   | Ganadera  | 19° 28.6' 84" | 104° 56.1' 2 "  | 200       | E           | 30°       |
|                     | Ranchitos       | 3                   | Ganadera  | 19° 36.8' 59" | 105° 01.2' 52 " | 320       | SE          | 15°       |
|                     | Sta. Cruz       | 5                   | Ganadera  | 19° 36' 01.5" | 105° 02' 36.1"  | 103       | SO          | 15°       |
| Secundarios 8-12    | Caimán          | 8                   | Ganadera  | 19° 28.0' 52" | 104° 56.2' 21"  | 200       | S           | 26°       |
|                     | Ranchitos       | 8                   | Ganadera  | 19° 35.5' 46" | 105° 00.5' 48"  | 260       | S-SO        | 25°       |
|                     | Parcela escolar | 12                  | Ganadera  | 19° 35.9' 23" | 105° 02.8' 91"  | 210       | S-SO        | 28°       |
| Bosque Maduro       | Tejón 1         | BM                  | Ninguna   | 19° 30.0' 65" | 105° 02.5' 84"  | 200       | S           | 22°       |
|                     | Tejón 2         | BM                  | Ninguna   | 19° 30.5' 32" | 105° 02.4' 10"  | 210       | S           | 28°       |
|                     | Gargollo        | BM                  | Ninguna   | 19° 24.2' 9"  | 104° 58.9' 68"  | 180       | S           | 23°       |

## 6. ANÁLISIS DE DATOS

La estructura del banco de semillas se analizó a nivel de formas de crecimiento y a nivel de toda la comunidad.

### 6.1. Densidad de semillas y diversidad.

Se obtuvo el número de semillas en el área muestreada (0.16m<sup>2</sup>) por parcela como medida de la densidad del banco de semillas. La densidad se calculó para toda la comunidad de semillas, por forma de crecimiento y para las especies más abundantes (con más de 15 semillas en toda la muestra). Además, se obtuvo la proporción de semillas representadas por cada forma de crecimiento en cada categoría de edad sucesional, agrupando las tres parcelas de cada categoría.

La riqueza de especies se calculó como el número total de especies observadas (REobs) por parcela, considerando un área total de muestreo de 0.16m<sup>2</sup>. La diversidad de especies se calculó por parcela, considerando toda la comunidad de especies con la misma área de muestreo, mediante tres índices: 1) Shannon-Winner (H'), 2) Simpson (D), y 3) Fisher (S), de acuerdo con las siguientes formulas:

$$H' = \sum P_i \text{Log} (P_i) \dots \dots \dots (1)$$

$$D = (\sum P_i^2)^{-1} \dots \dots \dots (2)$$

$$S = \alpha \text{Ln} (1+N/\alpha) \dots \dots \dots (3)$$

Donde P<sub>i</sub> es la proporción de semillas de la especie i en la muestra, N total de semillas en la muestra y α una medida del número esperado de especies que tienen un solo individuo en la comunidad (Magurran, 2005). El índice H' pondera en mayor grado la ocurrencia de las especies de menor abundancia (es decir, especies raras), de manera que entre mayor es H', la comunidad es más diversa. El índice D pondera en mayor grado la ocurrencia de las especies de mayor abundancia, denominadas “dominantes” (Magurran, 1998). A diferencia de los dos primeros índices, el índice S es menos sensible al número de individuos y al

tamaño de muestra (Magurran, 2005). Se usó el programa EstimateS 7.2 (Colwell, 2005) para obtener los valores de estos índices.

Se obtuvieron los índices  $H'$  y  $D$  para los grupos de especies leñosas y herbáceas por separado, computándose también valores de equitatividad  $J$  y  $E$ . El índice de equitatividad  $J$  se obtuvo dividiendo el valor de  $H'$  entre el logaritmo del número de especies en la muestra. El valor de  $E$  se obtuvo dividiendo  $D$  entre el número de especies registrado en la muestra. En ambos casos, la equitatividad varía entre cero y uno (la máxima equitatividad indica una repartición uniforme de individuos entre las especies; Magurran, 2005). Dada la muy baja cantidad de especies por formas de crecimiento (en la mayoría de los casos menor a cinco, aún agrupando los tres sitios por categoría sucesional), no fue posible obtener valores de diversidad a este nivel.

Se estimó el “número real de especies” (*i.e.*, la cantidad total de especies que se esperaría tener en una comunidad, estimando las cantidad de especies que no se detectan en el muestreo) por parcela, a través del índice ACE (Abundante-based Coverage Estimator), estimador que está basado en la abundancia de las especies; ICE (Incidente-based-Coverage Estimator), estimador basado en la presencia-ausencia de las especies y Chao-2, estimador basado en la presencia y ausencia (incidencia) de las especies y en la rareza de las mismas (Chao *et al.*, 2004). Estos índices de diversidad se calcularon por forma de crecimiento y para toda la comunidad, mediante el programa EstimateS 7.2 (Colwell, 2005).

## 6.2. Curvas de dominancia-diversidad y ordenación.

Para caracterizar la estructura de la comunidad de semillas, en términos de jerarquías de abundancia de las especies, se obtuvieron curvas de dominancia-diversidad por categoría de edad sucesional. Las especies se arreglaron en una secuencia de mayor a menor densidad de semillas en el eje  $X$ . En el eje  $Y$  se graficó la abundancia relativa de cada especie, en escala logarítmica. Se elaboró una matriz de sitios x especies que fue usada en un análisis de ordenación y para evaluar el cambio en similitud de especies entre sitios de diferente edad sucesional. La matriz incluyó en las filas a todas las especies y morfoespecies registradas y en las columnas a cada uno de los sitios (tres por cada categoría sucesional, en total 12). En las celdas de la matriz se ubicó la densidad de semillas por especie y sitio.

### 6.3. Análisis estadísticos.

Se empleó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) para evaluar diferencias en la densidad, riqueza y diversidad de especies del banco de semillas, entre las categorías sucesionales. Para cumplir con los criterios paramétricos de ANOVA, las variables de conteo (densidad de semillas y número de especies), se transformaron a valores logarítmicos. Cuando se encontraron diferencias significativas, se realizaron pruebas *a posteriori* de comparación múltiple de Bonferroni, con una  $P < 0.05$ . Estos análisis se llevaron a cabo empleando el paquete estadístico Data Desk 6.1.

Las curvas de dominancia-diversidad generadas por categoría de edad sucesional se ajustaron, por análisis de regresión simple, a varios modelos: exponencial, semi-log y log-log. En todos los casos, el modelo que resultó con la mejor bondad de ajuste fue el tipo log-log (potencial), el cual se acerca al modelo conocido como Zipf-Mandelbrot (Izak, 2006). El modelo tiene la forma de  $\text{Log } D_i = \text{log } D1 - b \text{ Log } OR_i$ , donde  $D_i$  es densidad de la especie  $i$ ,  $D1$  es la densidad de la especie más abundante y  $OR_i$  es el orden de abundancia de la especie  $i$ . Al aumentar  $b$  la equitatividad de la comunidad disminuye. Usando un análisis de covarianza, se probó la hipótesis nula de que la pendiente de las curvas no varían entre las categorías sucesionales (CS, factor con cuatro niveles), considerando el valor de  $F$  para la interacción entre CS y el orden de las especies (OE, variable continua de 1, 2, 3,..., n, donde n es el orden de la última especie).

Para determinar la semejanza en composición y abundancia de las especies entre los sitios con diferente edad sucesional, se llevó a cabo un análisis de ordenación por correspondencias. Esta técnica expresa el grado de semejanza entre sitios o entre especies por su ubicación en un plano multidimensional, cada dimensión representada por un eje de variación entre sitios o especies (Whittaker, 1982; Moreno, 2001). Los sitios que son semejantes en la composición y abundancia de especies se encuentran más cercanos entre sí en este plano. Por el contrario, los sitios que están alejados serían aquellos que difieren en la composición y en la abundancia de especies. De igual manera, las especies que se encuentran más cercanas entre en sí en el plano multidimensional, son aquellas que se encuentran en los mismos sitios, mientras que aquellas que están separadas en el plano, se localizan en diferentes sitios. Para ubicar a los sitios, se emplearon los dos ejes que

explicaron la mayor proporción de la varianza observada. La ordenación se llevó a cabo usando la matriz de especies x sitios, antes mencionada y empleando el programa Orden 2.0 (Ezcurra, 1992).

Como análisis complementario al de ordenación, se llevó a cabo un análisis de clasificación de las categorías de edad sucesional y las especies. Para este análisis se eligieron sólo a las especies más abundantes (con más de 15 semillas agrupando todos los sitios) y se calculó el promedio de semillas por especie para cada categoría sucesional (tres sitios por categoría). Para llevar a cabo la clasificación, se empleó la función de unión (“link”) Ward y para evaluar las distancias entre categorías o entre especies, se usó el coeficiente de Pearson. Se obtuvo un dendrograma de distancias entre categorías sucesionales y un dendrograma de distancias entre especies empleando el paquete estadístico JMP.07.

## 7. RESULTADOS

### 7.1. Abundancia y composición generales del banco de semillas.

La cantidad total de semillas registradas en todos los sitios de estudio fue de 2,941 en un área total de muestreo de 1.88m<sup>2</sup>, con una densidad promedio del banco de semillas de 1,560 por metro cuadrado. Se encontró un total de 103 morfoespecies, de las cuales 52 fueron identificadas a nivel de especie, género o familia y 51 quedaron indeterminadas taxonómicamente (Anexo 1). Las semillas identificadas a nivel de especie representan el 49.1% de todas las semillas colectadas. Las semillas identificadas sólo a nivel de género representan el 20% de este total. Las semillas identificadas sólo a nivel de familia representan el 22.5% y las desconocidas el 8.3%.

De las morfoespecies identificadas, 12 correspondieron a especies de árboles, cinco a especies de arbustos, 14 a trepadoras herbáceas (dos identificadas a nivel de familia, cuatro a nivel de género y ocho a nivel de especie), dos a bejucos leñosos (una identificada a nivel de género y una a nivel de especie), seis a pastos (dos identificadas a nivel de familia, tres a nivel de género y una a nivel de especie) y 10 a formas herbáceas (cinco identificadas a nivel de familia, una a nivel de género y cuatro a nivel de especie). A tres morfoespecies, identificadas a nivel de familia, no se les pudo asociar una forma de crecimiento.

Con el fin de facilitar la presentación de los resultados, en adelante se referirá a las morfoespecies, identificadas o no, con el término “especie”.

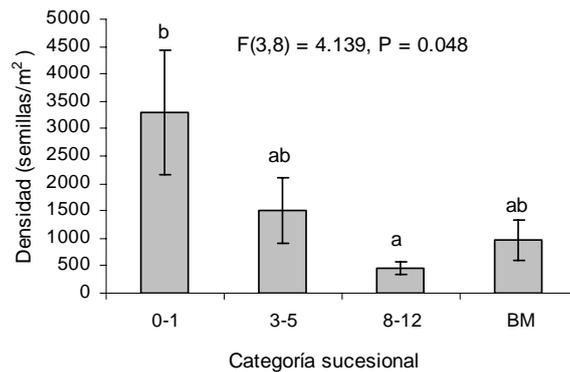
### 7.2. Estructura del banco de semillas.

#### 7.2.1. Densidad de las semillas en el banco.

La densidad de semillas varió significativamente entre las categorías sucesionales, disminuyendo desde la categoría más joven hacia las categorías de mayor edad sucesional (Figura 3).

Separando las semillas por formas de crecimiento, se encontró que la densidad del banco de semillas de los árboles, aumentó significativamente desde la categoría sucesional más joven hasta el bosque maduro; antes de los cinco años de abandono, prácticamente no se encontraron semillas de árboles en el suelo (Figura 4a). En contraste, la densidad del banco de semillas de arbustos no difirió significativamente entre todas las categorías

sucesionales (Figura 4b). La densidad del banco de semillas de plantas trepadoras herbáceas, tendió a disminuir con la edad sucesional; sin embargo, esta tendencia no fue significativa, debido a una notable variación entre los sitios de la categoría sucesional más joven (Figura 4c).

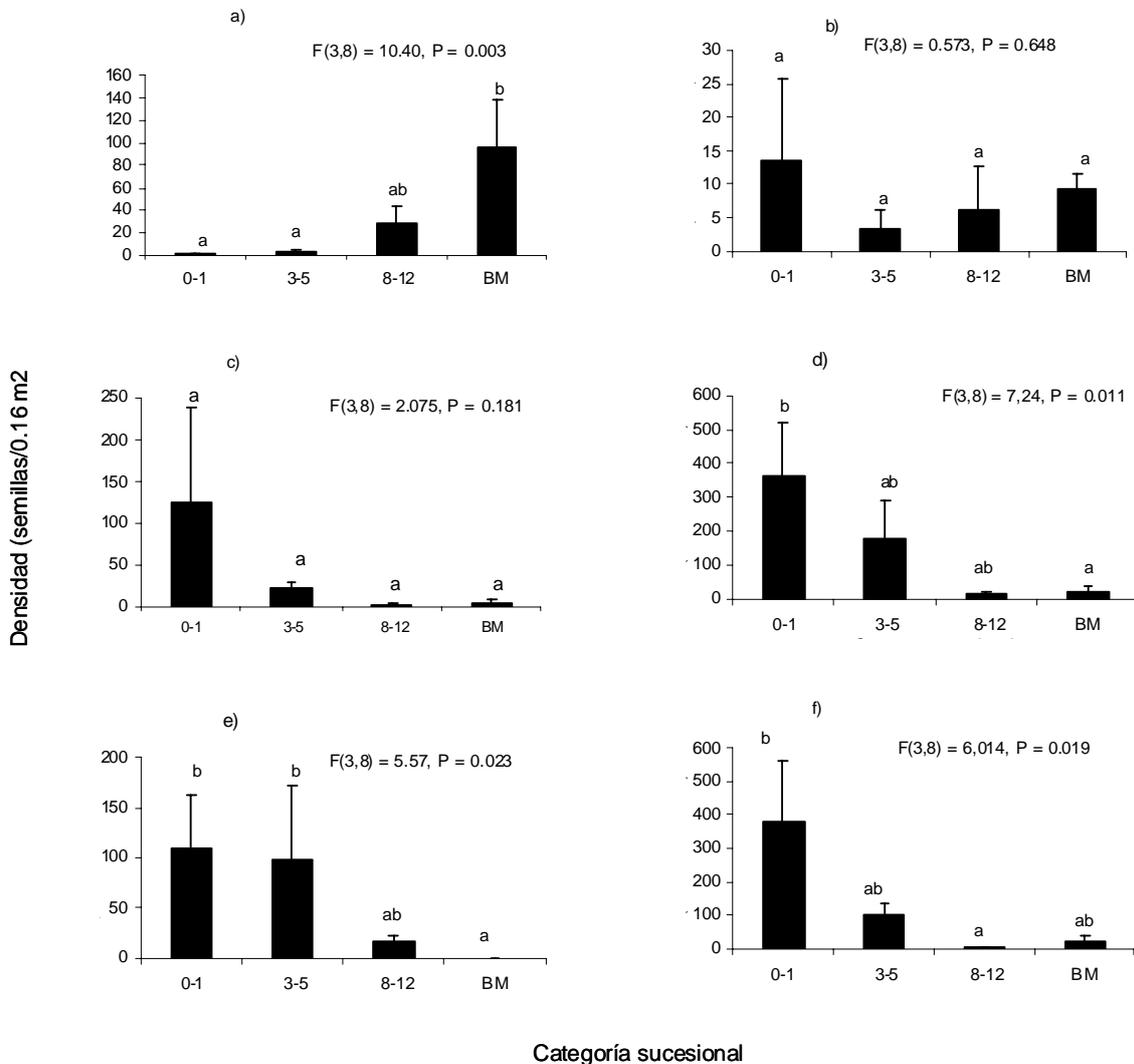


**Figura 3.** Cambio de la densidad del banco de semillas a lo largo de una cronosecuencia de praderas ganaderas con diferente edad de abandono y de sitios de bosque maduro (BM) en La Huerta, Jalisco, en la época de sequía (mayo 2005). Los números en el eje de las equis indican intervalos de edad sucesional (años de abandono) y BM indica bosque maduro. En la gráfica se muestra el valor de F, grados libertad (en paréntesis) y el nivel de significancia P resultantes del análisis de varianza aplicado. Las líneas verticales indican un error estándar. Las categorías que no comparten letras, difieren significativamente ( $P < 0.05$ ).

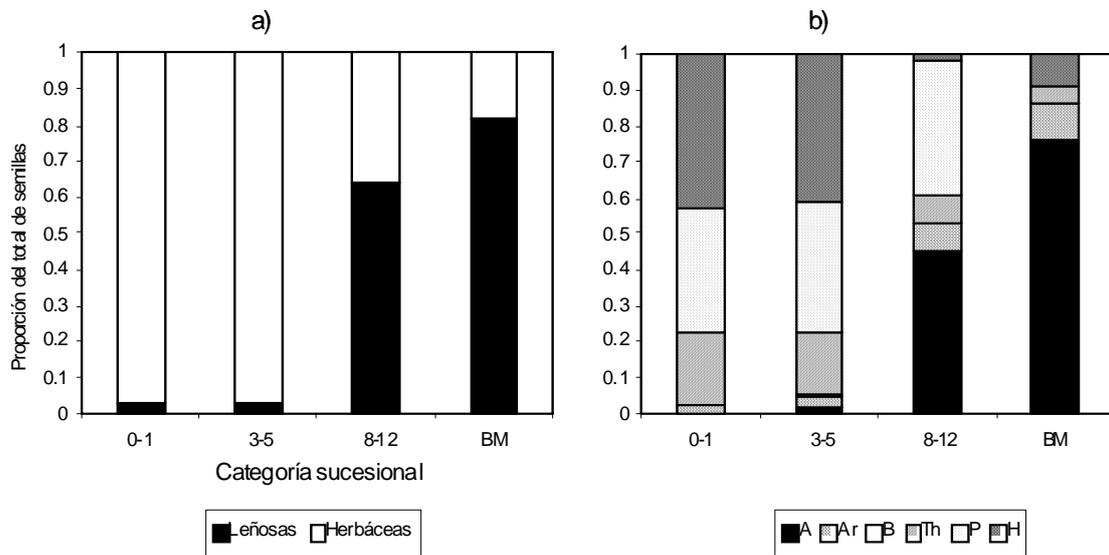
Las plantas herbáceas mostraron una disminución significativa de la densidad del banco de semillas con la edad sucesional, con el valor mínimo en el bosque maduro (Figura 4d). Los pastos mostraron este mismo patrón y aún más, no se encontraron semillas de esta forma de crecimiento en el bosque maduro (Figura 4e). Así, al agrupar todas las formas herbáceas, se observó una clara disminución de la densidad del banco de semillas de estas plantas, a medida que la edad sucesional de los sitios fue mayor (Figura 4f).

La proporción de semillas de plantas herbáceas y leñosas, varió a lo largo de la cronosecuencia. La proporción de semillas de plantas herbáceas disminuyó hacia los sitios de mayor edad sucesional, en tanto que las semillas de plantas leñosas mostraron la tendencia contraria (Figura 5a). Así, mientras que en los sitios recién abandonados (0-1 año) predominaron las semillas de herbáceas terrestres, trepadoras herbáceas y pastos, la proporción de semillas de árboles y arbustos fueron predominantes en los sitios de 8-12 años

de abandono y sobre todo en el suelo del bosque maduro. Las semillas de lianas (bejucos leñosos), prácticamente estuvieron ausentes de la cronosecuencia estudiada (Figura 5b).



**Figura 4.** Cambio de la densidad del banco semillas para diferentes formas de crecimiento, a lo largo de una cronosecuencia de praderas ganaderas con diferente edad de abandono y de sitios de bosque maduro (BM) en La Huerta, Jalisco, en la época de sequía (mayo 2005). (a) Árboles, (b) arbustos, (c) trepadoras herbáceas, (d) herbáceas terrestres, y (e) pastos, (f) herbáceas totales. Los números en el eje de las equis indican intervalos de edad sucesional (años de abandono). En cada gráfica se muestra el valor de F, grados libertad (en paréntesis) y el nivel de significancia P resultantes del análisis de varianza aplicado. Las líneas verticales indican un error estándar. Las categorías que no comparten letras, difieren significativamente ( $P < 0.05$ ).



**Figura 5.** Cambio en la proporción de semillas de diferentes formas de crecimiento, a lo largo de una cronosecuencia de praderas ganaderas con diferente edad de abandono y de sitios de bosque maduro (BM) en La Huerta, Jalisco, en la época de sequía (mayo 2005). (a) Semillas agrupadas en plantas leñosas (árboles y arbustos) y plantas herbáceas (herbáceas terrestres, trepadoras herbáceas más pastos). (b) Semillas agrupadas en: (A) árboles, (Ar) arbustos, (B) bejucos, (Th) trepadoras herbáceas, (P) pastos y (H) herbáceas terrestres. Los números en el eje de las equis, indican intervalos de edad sucesional en años de abandono.

### 7.3. Diversidad de especies del banco de semillas.

#### 7.3.1. Riqueza de especies.

El número de especies (incluidas las especies identificadas), no varió entre las categorías de edad sucesional. En promedio se registraron  $18 \pm 2$  especies en  $0.16\text{m}^2$  por parcela. El número de especies real esperado, tampoco varió entre las categorías sucesionales, ya sea empleando el índice ACE, ICE o Chao-2. De acuerdo con el índice ACE, se esperarían en el banco de semillas de una parcela  $43 \pm 14$  especies. Considerando el índice ICE, se esperarían  $41 \pm 7$  especies y  $37 \pm 14$  especies según el índice Chao-2.

El número de especies arbóreas, aumentó significativamente con la edad sucesional de los sitios (Figura 6a). El número de especies arbustivas, se mantuvo aproximadamente constante a través de la cronosecuencia (Figura 6b). El número de especies herbáceas (Figura 6f), trepadoras herbáceas (Figura 6d) y pastos (Figura 6e) disminuyó al aumentar la

edad sucesional de los sitios, pero sólo en los pastos esta tendencia fue significativa ya que en el bosque maduro no se encontraron semillas de especies con esta forma de crecimiento.

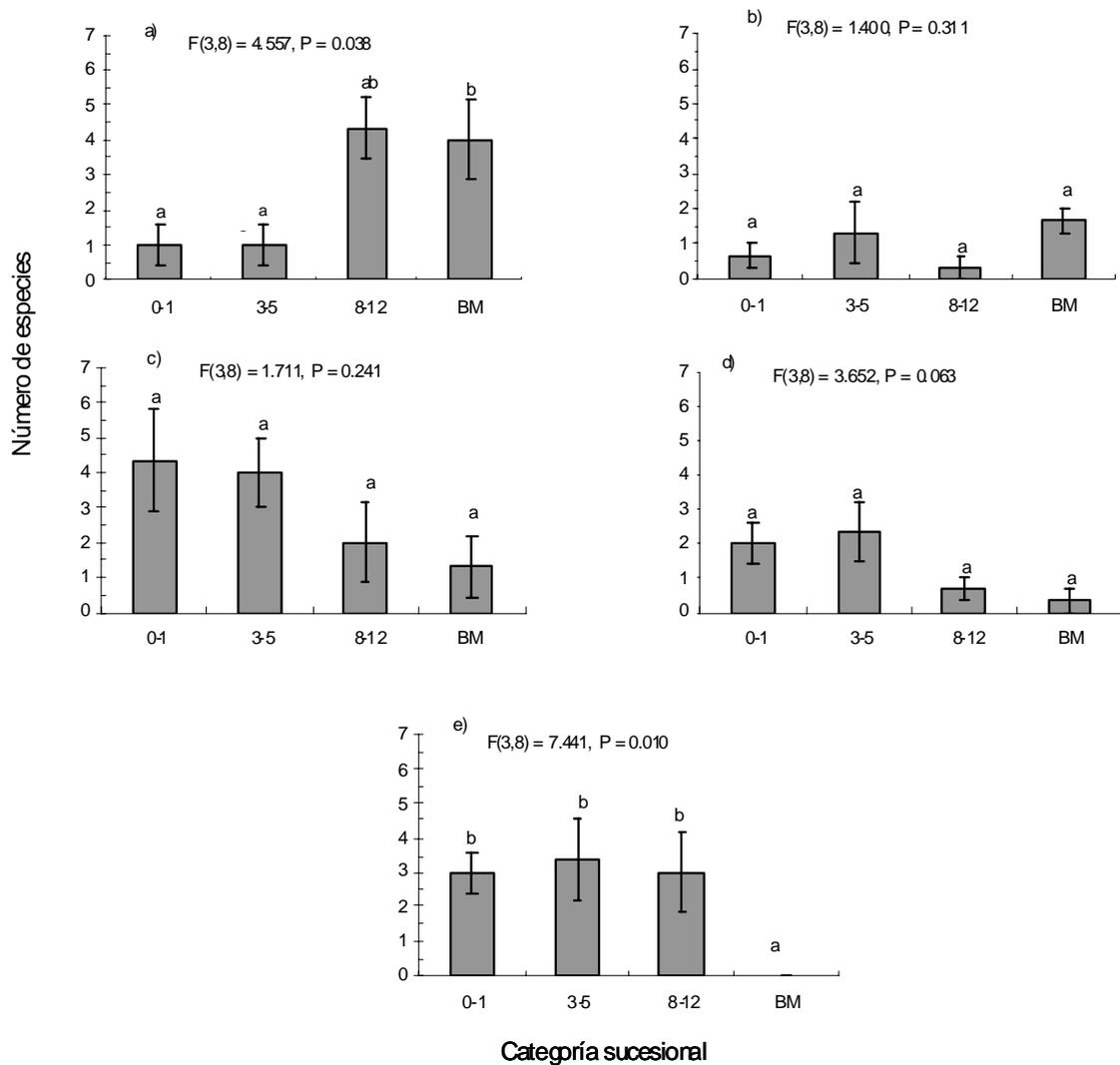


Figura 6. Número de especies del banco de semillas, con diferentes formas de crecimiento, en praderas ganaderas abandonadas y en sitios de bosque maduro (BM) en La Huerta, Jalisco, en la época de sequía (mayo 2005). (a) Árboles, (b) arbustos, (c) trepadoras herbáceas, (d) herbáceas terrestres, (e) pastos. Los números en el eje de las equis indican intervalos de edad sucesional (años de abandono) y BM indica bosque maduro. En cada gráfica se muestra el valor de F, grados libertad (en paréntesis) y el nivel de significancia P resultantes del análisis de varianza aplicado. Las líneas verticales indican un error estándar. Las categorías que no comparten letras, difieren significativamente ( $P < 0.05$ ).

Al separar las especies por formas de crecimiento, más del 75% de las especies encontradas en los sitios, con cinco o menos años de abandono correspondieron a formas herbáceas (Figura 7a), sobre todo de herbáceas terrestres y pastos (Figura 7b). Esta proporción disminuyó al aumentar la edad sucesional de los sitios. En el bosque maduro, las herbáceas representaron sólo el 20% de las especies. Sin embargo, mientras que los pastos no se encontraron en el bosque maduro, las trepadoras herbáceas representaron hasta 17% de las especies registradas en dicho hábitat (Figura 7b). La proporción de especies leñosas en el banco de semillas, aumentó con la edad sucesional (Figura 7a) sobre el grupo de árboles, aunque el grupo de bejucos fue un componente muy reducido en términos de abundancia (ver Figura 5b), el cual representó alrededor de 7% de las especies en el bosque maduro (Figura 7b).

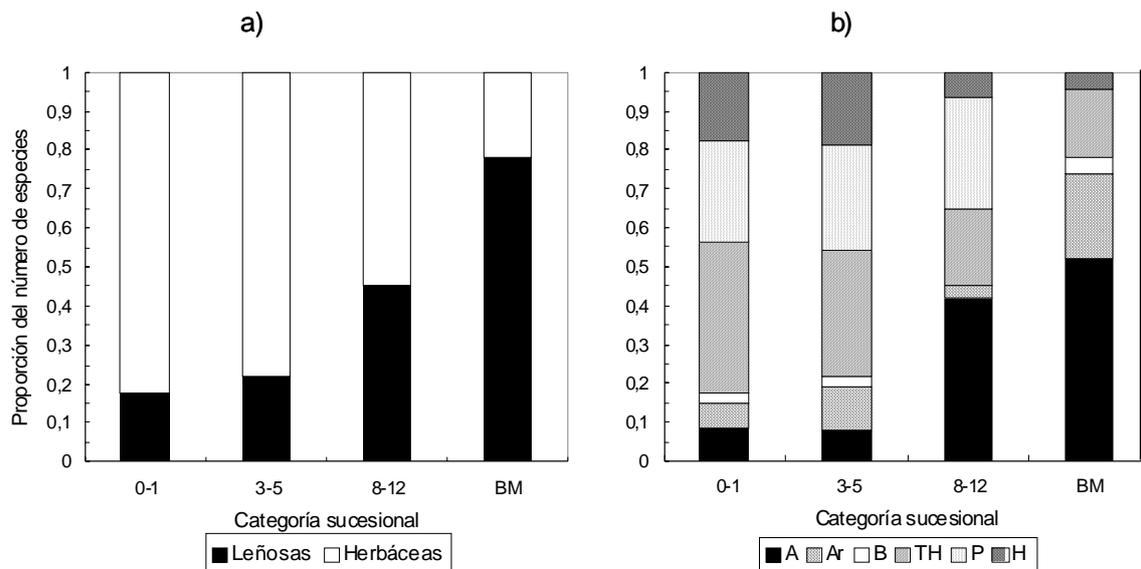


Figura 7. Proporción del número total de especies, representado por diferentes formas de crecimiento, encontrada en el banco de semillas del suelo de praderas ganaderas con diferente edad de abandono y en sitios de bosque maduro (BM) en La Huerta, Jalisco, en la época de sequía (mayo 2005). (a) Especies agrupadas en plantas leñosas (árboles y arbustos) y plantas herbáceas (herbáceas terrestres, trepadoras herbáceas y pastos). (b) Especies agrupadas en: (A) árboles, (Ar) arbustos, (B) bejucos, (TH) trepadoras herbáceas, (P) pastos y (H) herbáceas terrestres. Los números en el eje de las equis indican intervalos de edad sucesional en años de abandono.

### 7.3.2. Diversidad de especies.

Considerando a toda la comunidad de semillas, la diversidad de especies evaluada según el índice de Shannon, Simpson o Fisher, tendió a ser mayor en los sitios con 8 a 12 años de abandono (Figura 8). Esta tendencia, sin embargo, no fue significativa.

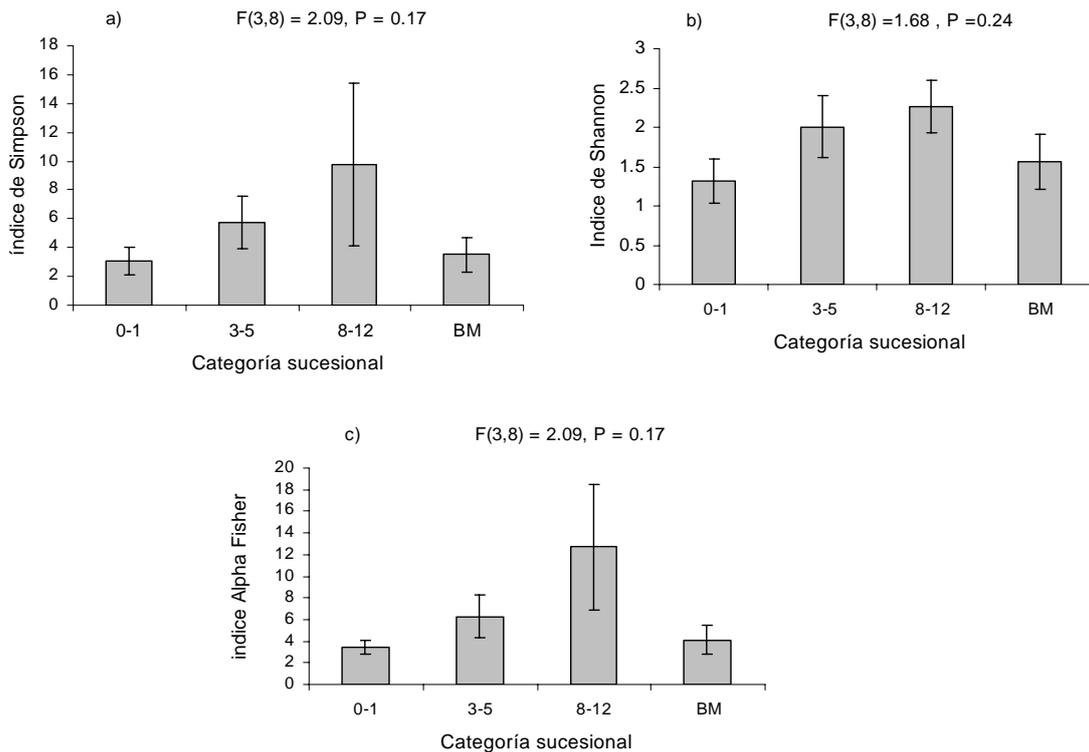


Figura 8. Diversidad de especies del banco de semillas del suelo en praderas ganaderas con diferente edad de abandono y sitios de bosque maduro (BM) en La Huerta, Jalisco, en la época de sequía (mayo 2005). Los números en el eje de las equis indican intervalos de edad sucesional (años de abandono) y BM indica bosque maduro. En cada gráfica se muestra el valor de F, grados libertad (en paréntesis) y el nivel de significancia P resultantes del análisis de varianza aplicado. Las líneas verticales indican un error estándar. En todos los casos no se encontraron diferencias significativas entre las categorías ( $P > 0.05$ ).

Al igual que el patrón observado a nivel de toda la comunidad, la diversidad de especies (medida con el índice de Shannon y de Simpson) para las plantas leñosas, fue menor en los sitios con la menor edad sucesional y en el bosque maduro (Figura 9). Para el caso de plantas herbáceas, la diversidad más baja se encontró en el bosque maduro, aunque la equitatividad fue menos variable entre las diferentes categorías sucesionales que para el caso de las plantas leñosas (Figura 9).

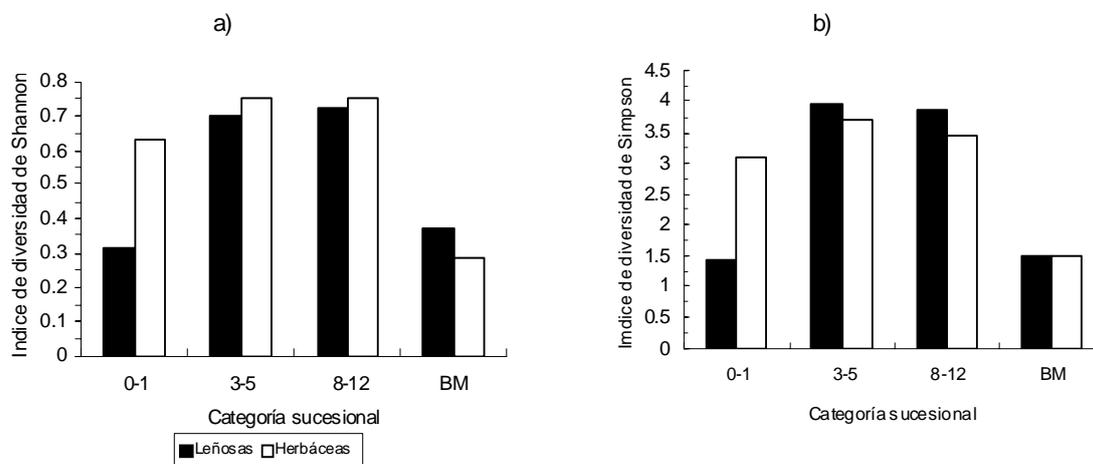
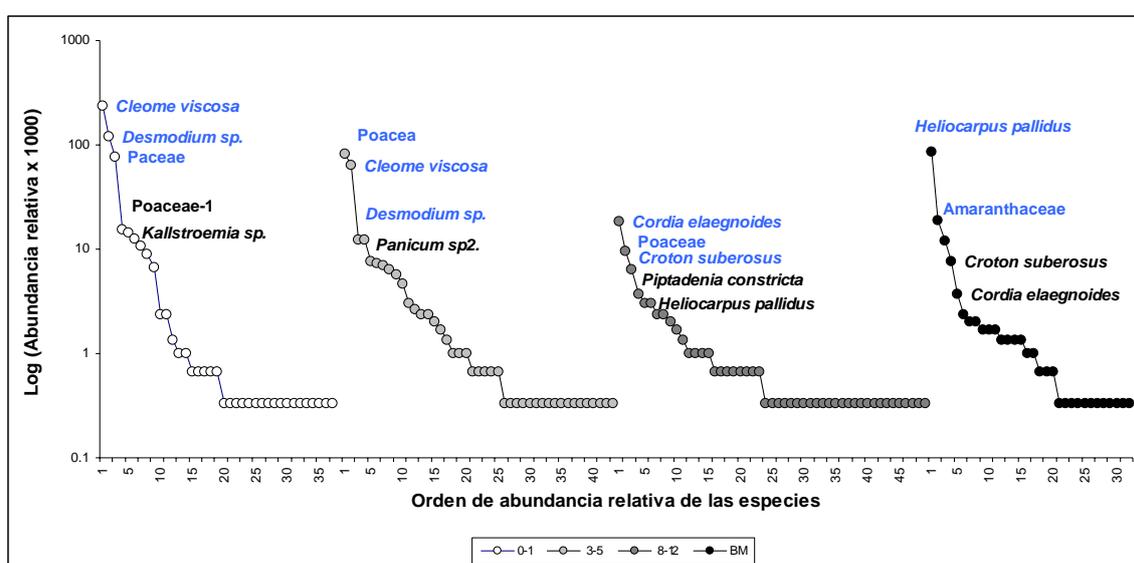


Figura 9. Diversidad de especies leñosas (barras oscuras) y herbáceas (barras blancas) en el banco de semillas a lo largo de una cronosecuencia en praderas ganaderas con diferente edad de abandono y de sitios de bosque maduro, en la región de La Huerta, Jalisco. a) Índice de diversidad de Shannon, b) Índice de diversidad de Simpson. Los números en el eje de las equis indican intervalos de edad sucesional (en años de abandono) y BM indica bosque maduro.

La pendiente de la curva abundancia-diversidad de la comunidad total del banco de semillas varió, significativamente entre las categorías sucesionales (interacción CS x OE:  $F_{3, 153}=61.83$ ,  $P < 0.001$ ; Figura 10). En la categoría de 0-1 años de abandono, la pendiente de la curva fue muy pronunciada ( $b = -2.12$ ), que indica la presencia de especies de gran abundancia y baja equitatividad de abundancia entre las especies. Las primeras tres especies de mayor abundancia en esa categoría sucesional representan el 83.4% de la abundancia total de semillas, siendo *Cleome viscosa* (Capparidaceae), *Desmodium sp* (Fabaceae) y una especie de la familia Poaceae (Figura 10). La comunidad de semillas encontrada en los sitios de la categoría sucesional de 3-5 años, mostró una curva con una pendiente menos pronunciada ( $b = -1.68$ ), aunque también estuvo dominada por pocas especies. Las primeras tres especies representaron el 66.9% de la abundancia total, siendo en este caso una poaceae la más abundante (Figura 10). La curva de dominancia-diversidad con la menor pendiente ( $b = -1.12$ ), indica la comunidad con mayor diversidad, que se registró en los sitios de la categoría 8-12 años. En estos sitios, la especie dominante fue el árbol *Cordia elaeagnoides* (Boraginaceae; Figura 10) y la abundancia de las especies fue más homogénea. Las tres especies más abundantes, representaron el 48.1% de la abundancia total de la comunidad de

semillas. En el bosque maduro, la pendiente de la curva dominancia-diversidad fue más pronunciada ( $b = -1.57$ ), que aquella de la categoría sucesional de 8-12 años, indicando una menor diversidad. De hecho, las tres especies más abundantes representaron el 76.4% de la abundancia total, siendo el árbol *Heliocarpus pallidus* (Tiliaceae) la especie más abundante en el suelo del bosque maduro. Mientras que en los sitios de menor edad sucesional (< 5 años) las especies dominantes son herbáceas, en los sitios con mayor edad sucesional las especies más abundantes son leñosas y existe un notable reemplazo de especies en la primera posición de mayor abundancia (Figura 10).



**Figura 10.** Curvas de abundancia-diversidad del banco de semillas, por categoría sucesional 0-1 año de abandono, 3-5 años, 8-12 años y bosque maduro (BM) del bosque tropical caducifolio. El eje equis muestra el orden de la abundancia de las semillas por especie en una secuencia decreciente. El eje ye muestra la abundancia relativa de las especies en 10000m<sup>2</sup> en una escala logarítmica.

#### 7.4. Análisis de ordenación.

La Figura 11 muestra los resultados del análisis de ordenación de los sitios basado en la abundancia de las especies. El primer eje de la ordenación explicó el 21.1 % de la variación entre sitios, el segundo 15.1% y el tercero 13.1%. El total de la variación explicada del

banco de semillas para los tres ejes fue de 49.3%. El primer eje ordenó a los sitios en la secuencia sucesional, de izquierda a derecha, desde los sitios de 0-1 año de abandono, hasta los sitios de bosque maduro (Figura 11a). El significado de la ordenación de los sitios sobre el segundo y tercer eje, no pudo ser evaluado, pero puede corresponder a aspectos tales como la historia de uso del suelo en cada sitio y la matriz de vegetación circundante (fuente de propágulos) en cada uno.

Sobre el eje-1, los sitios sucesionales (de 0 a 12 años de abandono), se segregaron claramente de aquellos del bosque maduro. En contraste, la mayoría de los sitios de 0-1 y de 3-5 años de abandono fueron semejantes (Figura 11a), compartiendo muchas especies (Figura 11b). En los sitios de 8-12 años, se presentan especies diferentes a aquellas presentes en los sitios con edades menores a cinco años de abandono (Figura 11b). En general, la posición de las especies en el eje-1 indica que diferentes especies se reemplazan a lo largo de la cronosecuencia estudiada.

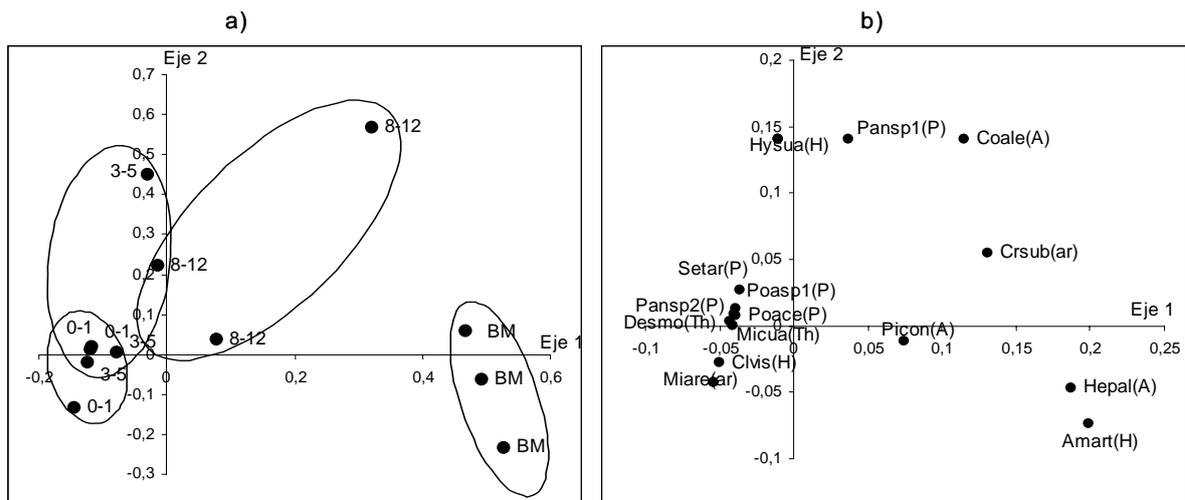


Figura 11. Análisis de ordenación por correspondencia de los sitios sucesionales y de especies estructuralmente importantes. En el bosque tropical caducifolio. Hysua= *Hyptis suaveolens*, Setar= *Setaria* sp., Poasp1= Poaceae sp1, Pans2= *Panicum* sp2, Desmo= *Desmodium* sp., Poace= Poaceae, Micua= *Mimosa cuadrivalvis*, Clvis= *Cleome viscosa*, Miare= *Mimosa arenosa*, Pan1= *Panicum* sp1, Coale= *Cordia elaeagnoides*, Pipcon= *Piptadenia constricta*, Hepal= *Heliocarpus pallidus*, Amart= Amaranthaceae.

### 7.5. Grupos sucesionales en el banco de semillas.

En la figura 12 puede observarse un “reemplazo” de especies desde la parte superior izquierda, con especies presentes principalmente en los sitios recién abandonados, hasta la parte inferior con especies presentes principalmente en los sitios de bosque maduro. Se pueden distinguir grupos de especies según la categoría de edad sucesional, que muestran su mayor abundancia relativa. Un primer grupo, con mayor abundancia relativa en los sitios de 0-1 año de abandono lo constituyen ocho especies, incluyendo una especie de arbusto, cuatro herbáceas terrestres, una trepadora herbácea y tres especies de pastos. El segundo grupo, que tiene su mayor abundancia relativa en la categoría de 3-5 años de abandono, incluye cuatro especies: dos especies de herbáceas terrestres, una especie de trepadora herbácea y una especie de pasto. El tercer grupo lo conforman dos especies de árboles, que tienen su pico de abundancia relativa en la categoría de 8-12 años de abandono. Finalmente, un cuarto grupo se conformó por especies que tienen su máximo de abundancia relativa en el bosque maduro, incluyendo una especie de árbol, una de arbusto y una herbácea terrestre (Figura 12).

El análisis de clasificación apoyó esta agrupación de especies por categorías de edad sucesional (Figura 13). Por una parte, este análisis formó dos grandes grupos de sitios, uno conformado por las categorías sucesionales más jóvenes (0-1 y 3-5 años de abandono) y el otro conformado por los sitios de 8-12 años y sitios de bosque maduro (Figura 13a). Y por otra parte, la clasificación de las especies siguió, en términos generales, una secuencia sucesional, formándose tres grandes grupos (Figura 13b). El primero incluyó a las especies pioneras terrestres, trepadoras herbáceas y algunas especies de pasto que aparecen en las primeras etapas de sucesión (sitios de 0-1 año de abandono). El segundo grupo está conformado por especies con estas mismas formas de crecimiento, pero que aparecen en los sitios de 3-5 años. El tercer grupo está conformado por especies que son intermedias (sitios de 8-12 años de abandono) y tardías (bosque maduro) en la sucesión, primordialmente semillas de especies de arbustos y árboles.

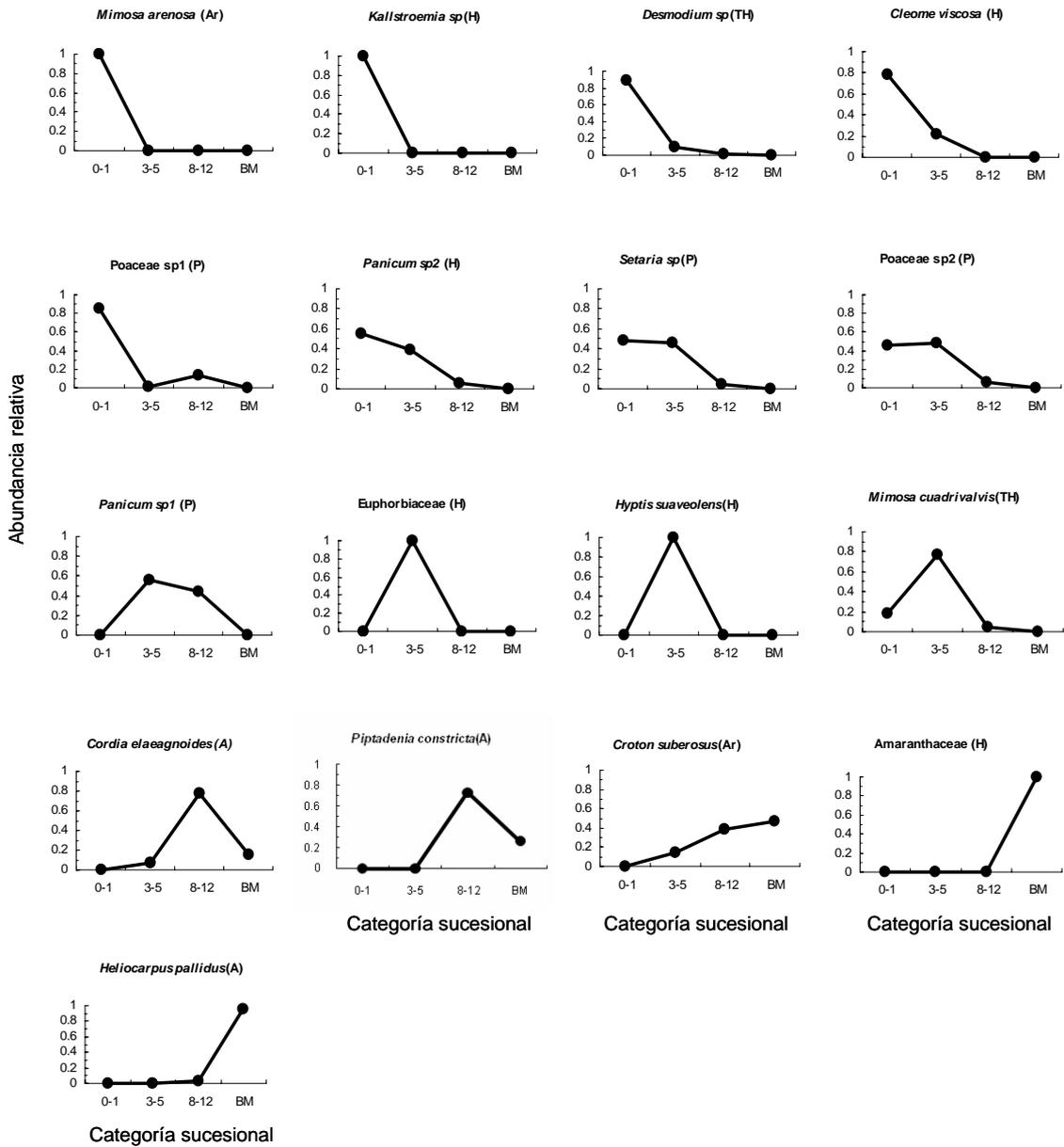


Figura 12. Cambio de la abundancia relativa de las 17 especies más abundantes presentes en el banco de semillas, en praderas ganaderas con diferente edad de abandono y en sitios de bosque tropical caducifolio maduro en la región de La Huerta Jalisco. Los números en el eje de las equis indican intervalos de edad sucesional (en años de abandono) y BM indica bosque maduro.

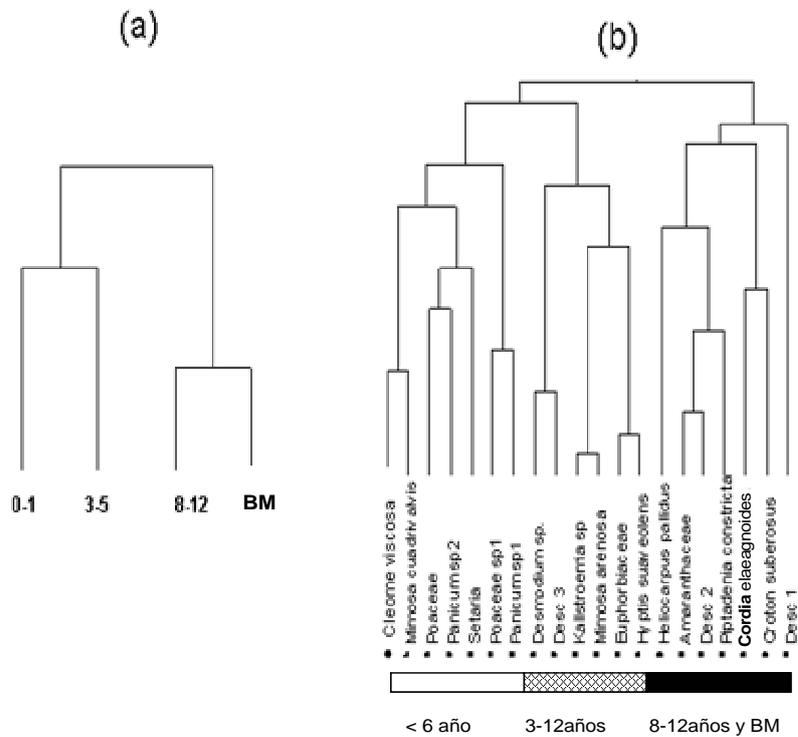


Figura 13. Clasificación de sitios y especies, con base en la abundancia de semillas de las especies más comunes encontradas en una cronosecuencia de praderas ganaderas con diferente edad de abandono y de sitios de bosque tropical caducifolio maduro en la región de La Huerta, Jalisco. a) Agrupación de las categorías sucesionales por similitud de abundancia de las especies; los número indican años de abandono y BM bosque maduro, b) Agrupación de las especies: las especies encima de la barra blanca corresponden a aquellas que se encontraron principalmente en los sitios con menos de 6 años de abandono, las especies encima de la barra en rejilla se encontraron en sitios con 3-12 años de abandono y las especies por encima de la barra negra se encontraron principalmente en los sitios de 8-12 años y en el bosque maduro.

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1. Eficiencia del muestreo.

Para obtener una representación estadística de la riqueza de especies, en el banco de semillas del suelo en una localidad dada, Butler y Chazdon (1998) establecen que se requieren entre 40 a 75 muestras de suelo por hectárea. Considerando esta base, puede decirse que el tamaño de muestra empleado en este estudio (20 muestras en 1,000m<sup>2</sup>, equivalente a 200 muestras en 1ha) fue mayor al recomendado.

Uno de los grandes problemas en el estudio de los bancos de semillas en el suelo, es la identificación taxonómica de las semillas a nivel de especie. En el presente estudio se pudo identificar a este nivel, cerca de la mitad de la cantidad total de las semillas registradas, el cual es semejante al logrado en otros estudios sobre el banco de semillas en ambientes tropicales estacionalmente secos. En Chamela, Jalisco, Miller (1999) usó la técnica de emergencia de plántulas, a partir de muestras del suelo para cuantificar el efecto de la práctica de roza-tumba-quema, sobre la abundancia y composición del banco de semillas; del total de plántulas emergidas identificó el 53% a nivel de especie. Rico-Gray y García-Franco (1992), identificaron a nivel de especie el 50% de las semillas registradas, en muestras de suelo obtenidas en milpas con uno a cien años de abandono en el norte del estado de Yucatán. González-Rivas (2005) identificó el 53% de las semillas registradas, en muestras de suelo de sitios del bosque tropical caducifolio, en sucesión secundaria con cuatro a 14 años de edad en el Parque Nacional Chacocente, Nicaragua.

Las morfoespecies identificadas a nivel de especie, correspondieron a las más abundantes, mientras que las morfoespecies que no se identificaron taxonómicamente estuvieron representadas en su gran mayoría por una sola semilla. Dada la preponderancia de morfoespecies raras, con una sola semilla (“singletons”, 50% del total de las morfoespecies), se esperaba que el muestreo realizado dejó fuera algunas especies raras. Así mismo, aunque se trató de registrar a todas las semillas con dimensiones pequeñas (*ca.* 1 mm), es posible que las semillas diminutas no se registraran. Esto explica el porqué el número promedio de morfoespecies encontradas en las 20 muestras de suelo por sitio, fue tan solo de 41 a 48% del número de especies esperadas por sitio, de acuerdo con los estimadores no paramétricos ACE, ICE y Chao-2. Otra razón importante, es que la

distribución espacial muy agregada de las semillas de muchas especies puede reducir la probabilidad de registrarlas en un muestreo aleatorio (Butler y Chazdon, 1998), como el que se llevó a cabo en el presente estudio.

## 8.2. Tendencias sucesionales.

En el presente estudio empleó el método de cronosecuencia, para explorar las tendencias de sucesión secundaria del banco de semillas en campos ganaderos abandonados. Las tendencias que a continuación se discuten, deben tomarse con cautela, ya que existe una evidencia creciente que indica que la sustitución de tiempo por espacio, que se realiza con las cronosecuencias, no necesariamente predice las trayectorias temporales que seguiría la sucesión en un sitio particular para ciertos atributos de la comunidad sucesional (Chazdon *et al.*, 2008). Sin embargo, una fortaleza que tiene el presente estudio, a diferencia de otros, es que se tuvieron tres repeticiones por cada categoría sucesional. Este nivel de replicación puede, en parte, reducir la incertidumbre que se asocia a la predicción de las trayectorias sucesionales. Por lo general, los estudios que han analizado el fenómeno de sucesión a través de cronosecuencias, carecen de replicación.

Otro aspecto que debe ser considerado en el análisis de las tendencias sucesionales observadas, es el hecho de que los resultados del presente estudio corresponden al final del periodo de sequía del año (mayo 2005). Existe evidencia de que la estructura y composición del banco de semillas, varía entre la estación seca y la de lluvias en las regiones tropicales estacionalmente secas (Grombone-Guaratini y Rodríguez, 2002). En bosques secundarios de la región de Nizanda, Oaxaca, semejantes a los estudiados en el presente trabajo en La Huerta, Jalisco, se encontró que la densidad y diversidad de especies fue mayor en la época seca que en la de lluvias (Gallardo *et al.*, 2007; Flores-Rodríguez *et al.*, 2007). En el estado de Sao Paulo, Brasil, en dos bosques tropicales estacionalmente secos, se encontró que la densidad del banco de semillas fue mayor en la época de sequía que en la de lluvias (Martins y Engel, 2007). La menor reducción de la densidad y diversidad ocurre en el periodo de lluvias que puede deberse a varios de los siguientes factores: i) pérdida de semillas del banco por germinación, ii) pérdida de semillas del banco por una mayor depredación e infección por patógenos en la época de lluvia, iii) ambos factores. Así, la densidad,

composición y diversidad de especies del banco de semillas, que se presenta al final de la época de sequía, puede reflejar mejor el potencial regenerativo del bosque. Al presentarse las lluvias, este banco de semillas, más las semillas de recién ingreso por dispersión, dan lugar a nuevas cohortes de plántulas.

Finalmente, otro aspecto a considerar, antes de discutir las tendencias sucesionales del banco de semillas observadas en la cronosecuencia estudiada, es el hecho de que el análisis de dichas tendencias se basa en el conteo de semillas, para las cuales se desconoció la condición de viabilidad. Muchos estudios han basado el análisis del banco de semillas, usando el método de emergencia de plántulas (Roberts y Vankat, 1991) a partir de muestras de suelo (*e.g.*, Thompson y Grime, 1979; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Dallin, *et al.*, 1997; Miller, 1999; Lemenih y Teketay, 2006; Kinloch y Friedel, 2005). Este método asegura el conteo de semillas viables, pero tiene la desventaja de que parte de las semillas viables pueden no germinar debido a que las condiciones de germinación no sean las adecuadas para romper su estado de latencia o por otras causas. Por lo tanto, es posible que el método de emergencia de plántulas subestime la densidad y diversidad de especies y tenga un sesgo en la composición de especies. El método de conteo directo de semillas, como el empleado en el presente estudio, puede en el sentido contrario, sobrestimar el banco de semillas viables.

#### 8.2.1. Densidad.

La tendencia hacia la disminución de la densidad del banco de semillas del suelo, con la edad sucesional de los sitios, ha sido también registrada para otras áreas con bosque tropical estacional (Rico-Gray y García-Franco, 1992; González-Rivas, 2005) y en otros ecosistemas (Roberts y Vankat, 1991). En milpas con uno a 100 años de abandono, en la parte norte del estado de Yucatán, Rico-Gray y García-Franco (1992), encontraron que la densidad del banco de semillas en sitios de un año de edad de abandono fue cinco veces mayor que en un sitio con 30 años de sucesión. En los bosques secundarios de cuatro, nueve y 14 años de abandono en Nicaragua, González-Rivas (2005) encontró que la densidad de semillas en el bosque de 14 años fue 45% menor, en comparación con el bosque más joven. En el caso de los sitios sucesionales de La Huerta, Jalisco, la abundancia del banco de semillas encontrado

en praderas abandonadas de 8-12 años, fue sólo el 14% de las encontradas en los sitios con 0-1 año de abandono. Así, existen al menos cuatro casos para bosques tropicales caducifolios que documentan una reducción de la densidad del banco de semillas durante las primeras tres décadas de sucesión en campos agropecuarios abandonados.

Esta tendencia se debió a la gran preponderancia de semillas de plantas herbáceas, trepadoras y terrestres, así como de pastos, durante los primeros años después del abandono de los terrenos y a la notable disminución de las semillas de estas formas de crecimiento, en los sitios de 8-12 años de abandono y en los sitios de bosque maduro. Al igual que en otros estudios (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Miller, 1999; Flores-Rodríguez, 2007; Gallardo *et al.*, 2007), en el presente se documenta que al inicio de la sucesión, el banco de semillas está dominado por formas herbáceas anuales que tienen afinidad por ambientes perturbados, abiertos, con alta disponibilidad de luz; conocidas como “heliófitas”. En el caso estudiado en La Huerta, representantes de este grupo fueron *Cleome viscosa*, *Desmodium sp.*, *Kallstroemia sp.*, y varias morfo-especies de pastos (*cf.* Figura 12). Dado que los campos abandonados estudiados, tuvieron un uso como praderas ganaderas, era de esperarse que las semillas de pastos fuesen un componente importante del banco de semillas. Sin embargo, los pastos no fueron el mayor componente del banco (40%) en los sitios de cero a 5 años de sucesión, las herbáceas terrestres y trepadoras representaron hasta 55% de las semillas en esos sitios (*cf.* Figura 5). Muchas de estas especies herbáceas fueron de hábito anual, ruderales, colonizadoras, con semillas livianas y que son primordialmente dispersadas por el viento (Dezzeo, 2005).

La tendencia en la disminución de semillas de plantas herbáceas con el avance de la sucesión es una tendencia general observada en los procesos de sucesión secundaria de la vegetación, denominándose a estas plantas herbáceas como colonizadoras iniciadoras de la sucesión (Bazzaz, 1996). Es interesante notar que mientras las semillas de los pastos se encontraron en gran abundancia, aún en los sitios de 8-12 años de abandono, las plantas herbáceas terrestres prácticamente no se encontraron en estos sitios. Esto puede deberse a que las plantas herbáceas son heliófilas y pueden desaparecer cuando se forma un dosel de arbustos y árboles, con cobertura densa durante la época de crecimiento (lluvias). Otros estudios realizados en los mismos sitios empleados en este trabajo, indican que a los 8-12 años de abandono, la abundancia y área basal de árboles y arbustos con tallos que tienen un

diámetro de más de 1cm a la altura del pecho es semejante al encontrado en el bosque maduro (Chazdon *et al.*, 2008). Magaña (2005), registró para los mismos sitios de estudio, que el porcentaje de apertura del dosel en la época de lluvias y a 1m sobre el nivel del suelo, fue igual (alrededor del 8%) entre los bosques de 8-12 años de sucesión y el bosque maduro. Por otra parte la existencia de un alta proporción de semillas de pastos en los sitios de 8-12 años de abandono, puede sugerir lo siguiente que i) los pastos más reproductivos persisten más tiempo en la sucesión, que las plantas herbáceas y/o ii) que las semillas de los pastos tienen mayor capacidad de permanecer en el suelo por periodos más prolongados, que aquellas de las plantas herbáceas colonizadoras. En la categoría de bosque maduro, no se encontraron semillas de pastos y tal ausencia, puede atribuirse a la lejanía de los sitios de bosque maduro estudiados, con respecto a las praderas ganaderas. Tal resultado prueba que no existe contaminación de semillas de pastos exóticos en el suelo de tales sitios.

Otra tendencia sucesional detectada en la cronosecuencia estudiada, que está de acuerdo con lo registrado en la literatura, es el aumento de la densidad del banco de semillas de formas leñosas, a medida que la edad sucesional de los sitios es mayor (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Roberts y Vankat, 1991; Lyaruu *et al.*, 2000; Beker *et al.*, 2000; Lemeninh y Teketay, 2006). En esta tendencia se observó un aumento brusco en la proporción de semillas de plantas leñosas entre los sitios de menos de seis años y los sitios de 8 a 12 años de abandono, debido principalmente a un aumento relativo de las semillas de árboles (*cf.* Figura 5). Este cambio brusco puede estar relacionado con el inicio de la fructificación y producción de semillas de las plantas leñosas, que se desarrollaron en los sitios después de ocho años de sucesión. Los resultados del presente estudio, indican claramente que las semillas de las plantas herbáceas, son substituidas por aquellas de plantas leñosas (principalmente árboles), en términos de abundancia absoluta y relativa, a medida que la sucesión avanza. De esta manera, es de esperarse que tal tendencia observada en el banco de semillas, se traduzca en un proceso de reemplazo de formas de crecimiento en la comunidad de plantas adultas.

### 8.3. Diversidad de especies.

#### 8.3.1. Riqueza de especies.

La riqueza total de especies no varió entre las categorías sucesionales estudiadas. Esta misma tendencia se encontró en una cronosecuencia sucesional (sitios quemados con cero a 26 años de abandono) de vegetación mediterránea en Australia (Wills y Read, 2007). A la fecha no existen otros trabajos con los que se pueda comparar la tendencia encontrada en La Huerta, considerando las regiones tropicales estacionalmente secas.

Sin embargo la aparente homogeneidad sucesional en la riqueza de especies del banco de semillas, resultó de cambios importantes a través de la cronosecuencia para este parámetro, entre las diferentes formas de crecimiento. Así, el número de especies de formas herbáceas (incluyendo los pastos), disminuyó notablemente desde los sitios más jóvenes hacia los de bosque maduro. Rico-Gray y García-Franco (1992), encontraron una tendencia similar en milpas de uno a 40 años de abandono. En contraste, las formas leñosas, principalmente las arbóreas, mostraron un aumento en el número de especies con la edad sucesional de los sitios (*cf.* Figuras 6, 7).

Aún dentro de estos dos grandes grupos de formas de crecimiento, se encontraron variantes en las tendencias sucesionales. Para el caso de las plantas herbáceas, las especies de hábito terrestre tuvieron la reducción más importante en la riqueza de especies con la edad sucesional, de tal manera que en los sitios de bosque maduro, se registró un tercio de la riqueza de especies de herbáceas terrestres en los sitios de 0-1 de abandono. Los pastos mostraron una riqueza de especies similar entre los sitios de 0 a 12 años de abandono, y no se encontraron en el bosque maduro. Las trepadoras herbáceas tuvieron el menor nivel de reducción en riqueza de especies a través de la cronosecuencia; registrándose en el bosque maduro el 40% de las especies de trepadoras herbáceas registradas en los sitios de 0-1 año de abandono.

En conjunto se puede decir que mientras el porcentaje de especies herbáceas disminuye en el banco de semillas, el de especies leñosas aumenta con la edad sucesional de los sitios (*cf.* Figura 7). Esta tendencia ha sido discutida y parece ser una tendencia de sucesión secundaria observada en diferentes ambientes (Roberts y Vankat, 1991; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Lyaruu, *et al.* 2000). Un aspecto interesante de resaltar es el hecho de que la abundancia relativa de las plantas leñosas en los sitios de 0-1 y 3-5 años de

abandono, fue muy bajo (~ 3%) el porcentaje de especies representado por esa forma de crecimiento en esos sitios, fue cercano al 20%. Esto implica que el ingreso de semillas de plantas leñosas en los sitios sucesionalmente jóvenes, es reducido pero diverso. Es probable que muchas especies leñosas, tengan limitantes importantes para su dispersión en los campos recién abiertos, principalmente aquellas de forma arbórea, para las cuales prácticamente no se encontraron semillas en los sitios recién abandonados.

#### 8.4. Diversidad y equitatividad de especies.

En varios sistemas tropicales y templados, la diversidad de especies de plantas tiende a aumentar hasta un máximo y luego a disminuir con la edad sucesional (Bazzaz, 1975; Bekker, 2000), considerando la hipótesis del disturbio intermedio propuesta por Connell (1978). Esta tendencia se observó en el presente estudio (*cf.* Figura 8), aunque el valor máximo de diversidad de especies encontrado en los sitios con 8-12 años de abandono no difirió significativamente de aquellos encontrados en los sitios con mayor o menor edad sucesional. Tal vez esto se debió, al bajo número de repeticiones por categoría que se empleó. El proceso sucesional puede ser muy diferente entre los sitios de una misma edad sucesional, debido a que en los sitios pueden variar diversos factores tales como la historia de uso del suelo, las características topográficas y edáficas, la matriz de vegetación circundante y la época de abandono (Chazdon *et al.*, 2007). Aunque en el presente estudio se trató de homogeneizar las variables topográficas del terreno, no se pudieron controlar otras variables, que seguramente son fuente de las diferencias observadas en la diversidad de especies dentro de una misma categoría sucesional.

El hecho de que la pendiente de las curvas de abundancia-diversidad (*cf.* Figura 10), haya diferido significativamente entre las categorías sucesionales, mostrando la mayor equitatividad en la categoría de 8-12 años de abandono, indica que en realidad sí existió un máximo de diversidad de especies en las etapas intermedias. Es posible que este pico de diversidad de especies surja de una mezcla de especies pioneras y tardías en los sitios de 8-12 años de abandono. Por ejemplo, en estos sitios se encontraron semillas de especies que son dominantes en los sitios con menos de cinco años de abandono, tales como *Cleome viscosa*, *Desmodium sp.*, *Panicum sp.* y otras especies de Poaceas, así como semillas de

especies que son dominantes en sitios de bosque maduro como *Heliocarpus pallidus* y *Croton suberosus*.

Otra posible explicación, que no excluye a la anterior, es que en los sitios de 8-12 años de abandono, se establecen condiciones ambientales que ya no son favorables a las especies de plantas herbáceas, que son muy dominantes en las primeras categorías sucesionales (pioneras). Las plantas herbáceas pioneras son heliófilas y en sitios con sombra pueden desaparecer. En los sitios con 8-12 años de abandono, se encuentran bosques secundarios con valor de área basal semejante al del bosque maduro (Chazdon *et al.*, 2008) y el porcentaje de apertura del dosel a 1m sobre el nivel del suelo en la época de lluvias (que es indicador del nivel de luz disponible) es bajo (menor al 10%) y semejante al encontrado en el bosque maduro (Magaña, 2005).

La mayor diversidad de especies en el banco de semillas en los sitios de 8-12 años de abandono, puede deberse también al reemplazo de semillas de unas cuantas especies herbáceas por semillas de un mayor número de especies leñosas (*cf.* Figuras 5, 7). Además, la cantidad de semillas de las especies leñosas dominantes en esos sitios, fue entre 10 y 100 veces menor que en los sitios de bosque maduro y de 0-1 año de abandono, respectivamente. Puede postularse que la baja cantidad de semillas de las especies dominantes, pudo deberse a que el banco de semillas se formó principalmente, con semillas producidas por los árboles que se desarrollaron con la vegetación sucesional. Se sabe que en muchas especies de árboles tropicales, la fecundidad aumenta con la edad de los individuos (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Es posible que en los sitios de 8-12 años de abandono, los árboles reproductivos fueran aún muy jóvenes, en una etapa reproductiva inicial, con producción reducida de semillas. Este puede ser el caso del árbol *Heliocarpus pallidus*, que fue la especie dominante en el bosque maduro, pero en la quinta de abundancia relativa en los sitios de 8-12 años de abandono (*cf.* Figura 12). Si varias especies leñosas se encontraban en este estado reproductivo inicial, puede explicarse el porqué la diferencia en la abundancia de semillas entre tales especies fue bajo, lo cual contribuyó al máximo de equitatividad y diversidad observado en los sitios de 8-12 años de abandono.

### 8.5. Reemplazamiento de especies.

En la cronosecuencia estudiada, no se encontró ninguna especie que estuviese presente en toda la cronosecuencia. Si la presencia de semillas en el suelo, es un indicador de la ocurrencia de plantas reproductivas en el mismo sitio, esto quiere decir que en el proceso sucesional estudiado, no existen especies con un amplio ámbito de tolerancia ecológica, es decir, especies que puedan desarrollarse en todos los ambientes presentes a lo largo de la sucesión. Por el contrario, se encontraron semillas de grupos de especies, que se segregaron entre las diferentes categorías sucesionales.

En el contexto de la teoría sucesional, puede proponerse que esta segregación de grupos de especies de semillas, refleja un proceso de sucesión por facilitación (*sensu* Connell y Slatyer, 1977). La hipótesis de facilitación establece que existen diferentes conjuntos de especies, que se reemplazan a través del tiempo; las primeras especies, colonizadoras o pioneras, modifican el ambiente, lo que permite (facilita) el establecimiento de otro conjunto de especies que son incapaces de establecerse en sitios recién abiertos, pero que en su desarrollo reemplazan a las primeras. A su vez, este segundo grupo modifica el ambiente, lo cual favorece la llegada de otro conjunto de especies. Luego entonces, la sucesión ecológica bajo esta hipótesis, es un proceso que incluye la colonización, la facilitación y el reemplazamiento entre grupos ecológicamente diferentes de especies. En la cronosecuencia estudiada, las especies pioneras serían herbáceas, como *Cleome viscosa*, *Kallstroemia sp.*, *Desmodium sp.* y el arbusto *Mimosa arenosa*, excluyendo a las especies de pastos que son propias de las praderas ganaderas abandonadas.

En los bosques tropicales secundarios jóvenes, de regiones estacionalmente secas de la costa del Pacífico en México, es común observar comunidades de arbustos dominados por *Mimosa*. Se cree que estas plantas detienen (“arrestan”) la sucesión secundaria en campos agropecuarios recién abandonados (Burgos y Maass, 2004). Sin embargo, un estudio reciente realizado en la misma cronosecuencia de estudio sugiere que por el contrario, estas leguminosas podrían desempeñar un papel facilitador de la sucesión (Chazdon *et al.*, 2008). Estos arbustos tienen el potencial de asociarse con bacterias fijadoras de nitrógeno y al desarrollar la cobertura en los sitios degradados, tales como praderas ganaderas abandonadas, pueden crear condiciones ambientales favorables al establecimiento y

desarrollo de especies leñosas. De hecho, Romero-Duque y Jaramillo (2007), encontraron en Chamela que los bosques dominados por *Mimosa arenosa*, presentan bajo su cobertura una comunidad regenerativa abundante y diversa de otras especies leñosas. En la cronosecuencia estudiada, se encontró que los arbustos de Mimosa dominan los sitios de 3-5 años de abandono, pero su abundancia disminuye notablemente en los sitios de 8-12 años de abandono y en el bosque maduro son muy raros (Balvanera 2008, comunicación personal).

El hecho de que se hayan encontrado en la cronosecuencia estudiada, diferentes grupos de especies en diferentes etapas sucesionales, no apoya la llamada hipótesis de la composición florística inicial (Egler, 1954). Esta hipótesis propone, que la sucesión comienza con la llegada simultánea de propágulos de especies sucesionalmente tempranas, intermedias y tardías al campo abierto y que la sucesión es una función de las historias de vida (tasas de supervivencia, tasas de crecimiento, tamaño de maduración) diferenciales entre las especies. Claramente, en el sistema estudiado no se encontraron semillas de todas las especies sucesionales en los sitios de 0-1 año de abandono, sino sólo un conjunto restringido de especies, primordialmente de forma herbácea.

El banco de semillas encontrado en un sitio, es una huella ecológica producto de la actividad reproductiva de plantas que crecen en el sitio (fuente local de semillas) y/o de plantas reproductivas que se encuentran fuera de este sitio (fuente foránea de semillas). Es también producto de factores ecológicos (dispersión, depredación) y atributos de historia de vida de las especies que afectan la latencia, supervivencia y germinación de las semillas. Los patrones encontrados en el presente estudio, permitirán ser estudiados en detalle, con el fin de encontrar el papel que desempeñan las diferentes fuentes de semillas y de examinar la contribución de diferentes factores ecológicos que estructuran a la comunidad de semillas en el suelo, a través de la sucesión secundaria en campos agropecuarios abandonados.

## 9. CONCLUSIONES

- La estructura y la composición de especies del banco de semillas varía, como un todo y por formas de crecimiento, entre las categorías de edad sucesional.
- La densidad total del banco de semillas disminuye de los sitios más jóvenes a los sitios de mayor edad sucesional.
- Las semillas de especies herbáceas son muy abundantes en los sitios con menos de seis años de abandono y disminuyen en los sitios de mayor edad sucesional, mientras que las semillas de especies leñosas son raras en etapas tempranas y son las más abundantes en las etapas sucesionales tardías.
- A nivel de toda la comunidad del banco de semillas, la riqueza de especies fue independiente de la edad sucesional.
- A nivel de formas de crecimiento, la riqueza de especies herbáceas y pastos disminuyó con la edad sucesional y las especies de forma leñosa mostró la tendencia contraria.
- La diversidad de especies tiene el valor máximo en las categorías de 8-12 años de abandono, donde convergen especies pioneras y tardías de la sucesión.
- Existen tendencias sucesionales que sugieren que durante el proceso sucesional, existe un reemplazamiento de especies. Las especies herbáceas terrestres y trepadoras, fueron sustituidas a medida que avanzó la sucesión, por especies arbustivas y especies leñosas.
- *Cleome viscosa*, *Desmodium sp.*, *Kallstroemia sp.* y varias especies gramíneas, formaron un grupo de especies pioneras que dominaron en los campos recién abandonados. *Cordia elaeagnoides*, *Croton suberosus*, *Piptadenia constricta*, *Heliocarpus pallidus*, formaron otro grupo de especies leñosas que dominaron el banco de semillas en los sitios de 8-12 años de abandono y en el bosque maduro. Otro grupo de especies, formado por especies de ambos extremos fue encontrado.
- Se observó una notable similitud en la composición y abundancia de las especies, en el banco de semillas de sitios con 8-12 años de abandono y de bosque maduro, lo cual sugiere que el proceso de sucesión que opera a nivel del banco de semillas es rápido en los paisajes agropecuarios imperantes en la región de La Huerta, Jalisco.

## 10. LITERATURA CITADA

- Aidé, T. M, J. K. Zimmerman, L. Herrera y M. Serrano. 1995. Recovery in sabana abandoned tropical pasture in Puerto Rico. *Forest Ecol. Manag* (77): 77-86.
- Álvarez-Buylla, E y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of atropical pioner tree. *Oecologica* 84 (4): 314-325.
- Allessio, L. M, Parker, R. L. Parker y Simpson Roberts. 1989. Seed bank: general conceptd and methodological issues. In: *Ecology of soil seed bank*. M. A. Leck, V. T. Parker y R. L. Simpson. Academic Press, INC. San Diego California. USA. PP 461.
- Bakker, J.P, P. Poschold, R. J. Strykstra, R.M. Bakker y K. Hompson. 1996. Seed banks and seed dispersal., important topics in restoration ecology. *Acta botánica Neerl* 45 (4): 461-480.
- Barradas, V. L. 1991. Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in Western Mexico. *Theoretical and Applied Climatology* (44): 57-64.
- Bazzaz, F. A. 1975. Plant especies diversity in old-fiel successional ecosistem in souther illions. *Ecology* (56): 485-488.
- Bazzaz, F. A. 1983. Characteristic of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosistems. In: Bazzaz, F. A. 1996. *Plant in changing enviroment. Linking phisiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press. Harvard University, Massachusetts PP 82-109.
- Bazzaz, F. A. 1996. Recruitment in successional habitats: general trends and specific differences. *Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press. PP 330.

- Begon, M., M. Harper y M. C. Townsend. 1994. Ecología, individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, S.A. PP 224.
- Bekker, R. M, G. L. Verweij, J. P. Bekke, F. Latzi y M. Fresco. 2000. Soil seed bank dynamics in hayfield succession. *Journal of Ecology* (88): 594-607.
- Briomes Salas, M., V. Sánchez-Cordero., G. Sánchez-Rojas. 2006. Multi-species fruit and seed removal in a tropical deciduous forest in México. *Can. J. Bot.* (84): 433-44.
- Brown, S. A, E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of tropical ecology* 6 (1): 1-32.
- Bullock S. y J, A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a Tropical Desiduous Forest in Mexico. *Biotropica* 22 (1): 22-35.
- Burgos, A. y J. M. Maass. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* (104): 475-481.
- Butler B. y R. L. Chazdon. 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* 30 (2): 214-222.
- Chao, A. R. L. Chazdon, R. K. Colwell y Tsung. 2004. Un nuevo método estadístico para la evaluación de la similitud en la composición de especies con datos de incidencia y abundancia. *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades  $\alpha$   $\beta$   $\gamma$* . PP 96.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Conabio. Instituto de Ecología. UNAM y agrupación Sierra madre SC. México.
- Chazdon R. L. 2008. Tropical dry forest biodiversity and conservation value in agricultura. En: *Tropical dry forest*. R. Dirzo, H. Mooney y G. Cevallos. Island press. E.U. Prensa.

- Chazdon R. L. 2007. Tropical dry forest biodiversity and conservation value in agriculture. In Tropical dry forest. R. Dirzo, H. Mooney y G. Cevallos. Island press. E.U. Prensa Colwell, R. K. 2005. Statistical estimation of species richness and shared species from sample. Version 7.2.5. University of Connecticut. USA. Persistent URL <[Purl. Oclc/ org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>.
- Chazdon, R. L, S. G. Letcher, M.V. Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forest following disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B* (362): 273-289.
- Clements, F. E. Plants Succession: En Walker, L. R. 2005. *Margalef y la sucesión ecológica. Ecosistemas* (1): 1-12.
- Colwell, R. K. 2005. Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cowles, H.C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake. Michigan. *The Botanical Gazette* (27); 95-117, 167-2002, 281-308, 361-391.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* (199): 1302-1310.
- Connell, J. H y R. Slatyer. 1977. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111(982): 1119- 1143.
- Cotlear, H; E. Duran y C. Siebe. 2002. Caracterización morfo-edáfica y calidad del sitio del bosque tropical caducifolio. *Historia Natural de Chamela. UNAM. México. PP 568*.
- Cubiña, A. y T. Mitchell. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33(2): 260–267.

- Dalling, J. W, M. D. Swaine y N. C. Garwood. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13(5): 659-680.
- De Ita-Martínez, C. y V.L. Barradas 1986. El clima y los patrones de producción agrícola en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco México. *Biótica*. 11(4): 237-245.
- De Ita-Martínez, C. 1983. Patrones de producción agrícola en un ecosistema tropical estacional en la costa de Jalisco. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México. D.F.
- Dezzeo, N y S. Flores, 2005. Variaciones temporales en la cantidad de semillas en el suelo y lluvia de semillas en un gradiente bosque-sabana, en la gran sabana, venezolana. *Ínter ciencia* 30 (001): 39-43.
- Durán, E, P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez- Jiménez, A. Islas y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. In Noguera. F, J. Vega Rivera, A. García- Aldrete. *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. UNAM. México. D.F. PP 443-472.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetation* (4):412-417.
- Ezcurra, E. 1992. Programa Orden. Versión 2. Centro de Ecología. UNAM.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Biology. Departament. University of Southerpton. London New York. PP 146.
- Finegan, B. 1995. Bases ecológicas para la selvicultura y manejo de bosques tropicales. *Catic-Usaild*. Costa Rica. PP 212.

- Foster, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruit fall on Barro Colorado Island. En Brenes Cambroner y J. F. D'Stefano. 2001. Comportamiento fonológico del árbol *Elaeagia uxpanepensis* (RUBIACEAE), en un bosque pluvial Premontano de Costa Rica. *Biotropica*. (49): 3-4.
- Flores-Rodríguez, C, Meave, E. Pérez-García. 2007. Heterogeneidad del banco de semillas en campos agrícolas en una región tropical estacionalmente seca. Carteles del XVII Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México y Universidad Autónoma de Zacatecas. Zac. México. 218 PP.
- Gallardo Mena, A, C. Meave y E. Pérez-García, 2007. Variación sucesional del banco de semillas en un bosque tropical caducifolio del sur de México. Carteles del XVII Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México y Universidad Autónoma de Zacatecas. Zac. México. PP 232.
- García-Oliva, F. E. Ezcurra., L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central Pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* (37A): 179-186.
- García-Oliva, F, A. Camoun y J. Maass.2000. El clima de la región central de la costa del pacifico Mexicano. Historia natural de Chamela. Facultad de Ciencias. UNAM. México. PP 568.
- García-Orth, X. y M. Martínez-Ramos. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. Restauración ecológica en México. *Bol. Soc. Méx.* (80): 69-84.
- Garwood, C, J. W. Dalling y D. Swaine. 1997. Spil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest in Panama. *Journal of tropical Ecology* 13 (5): 659-680.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: Gillespie, T. W., A. Grijalva y C. N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* (147): 37-47.

- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey and Botanical Club* (53): 7-26
- Gomes-Pompa, A, B. Ludlow. 1976. Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. En: Regeneración de las selvas altas en Veracruz. Gomes-Pompa, A, Vázquez-Yáñez, Del Amo y A. Butada. Regeneración de las selvas. Continental. México. PP 676.
- González-Rivas, B. 2005. Tree species diversity and regeneration of tropical dry forests in Nicaragua. Tesis Doctoral. Swedish University of agricultural Science Umea. Nicaragua. 1-27 P.
- Green, R. E, S.T. Buchland y R. M Fewster. 2005. Monitoryng Change in biodiversity through composite indices. *Phil. Trans. Soc. B* (360): 243-254.
- Grime J. P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Limusa. PP 105-177.
- Grombone-Guaratini M. Ty R. Ribeiro Rodrigues. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal Semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* (18):759–774.
- Guariaguata, M. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest sucesión: change in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* (148): 185-206.
- Guevara-Fefer, F. 1977. Dinámica de poblaciones de semillas de *Cordia elaeagnoides* en una selva baja caducifolia. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F PP 98.
- Harper J. L. 1957. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control proceedings Monograph (37) 181-213.

- Harper J. L, I. H. McNaughton. 1960. The inheritance of dormancy in inter- and intraspecific hybrids of papaver. Department of Agriculture. University of Oxford. PP 315-320.
- Harper J. L. 1977. Population biology of plant. Seed bank. Academia press. London. New York. San Francisco. PP 83-10.
- Haretche, F y C. Rodríguez. 2006. Banco de semillas de un pastizal Uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecología Austral* (16):105-113.
- IAVH (Instituto Alexander Von Humboldt). 1998. El bosque seco tropical (Bs-T) en Colombia. Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental-GEMA. 1-24.
- Hyatt, L. A. Y Casper, B. 2000. Seed bank formation during early secondary succession in temperate deciduous forest. *Biotropica* (88): 516-527.
- Izsac, J. 2006. Some practical aspects of fitting and testing the Zipf-Mandelbrot model A short essay. *Scientometrics* 67(1):107-120.
- Jaramillo, J. V. 1992. El fuego y la biogeoquímica en un ecosistema tropical estacional *Ciencia* 43: 41-43.
- Janzen, D. H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 (1): 105-116.
- Kauffman, P. M, y P. M. Miller. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica*. (30): 538-546.
- Kennard, D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: Patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* (18): 53-66.

- Kinloch, J. E y M. H. Friedel. 2005. Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part. 2: availability of "safe sites". *Journal of Arid Environment* (60): 163-185.
- Lemenih, M. y D. Teketay. 2006. Changes in soil seed bank composition and density following deforestation and subsequent cultivation of a tropical dry afro-montane forest in Ethiopia. *Tropical Ecology* 47 (1): 1-12.
- Lott, E. J. 1985. Listados florísticos de México III. La Estación de Biología de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. PP 47.
- Lott, E J y T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En: Noguera. F; J. Vega Rivera; A. García- Aldrete. Historia natural de Chamela. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. PP 83-97.
- Lott, E J. 1993. An noted checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco Mexico. California Academy Sciences, California.
- Luzuriga, L. A, A. Escudero, J. M. Olano y J. Loidi. 2005. *Acta Oecologica* 27(57): 57-66.
- Lyaruu, H. V, S. Eliapenda y I. Backeus. 2000. Floristic, structural and seed bank diversity of a dry Afro-montane forest at Mafai, central Tanzania. *Biodiversity and Conservation* (9): 241-263.
- Magaña Rodríguez, B. 2005. Patrones sucesionales de composición y estructura de la comunidad regenerativa del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco. Tesis de licenciatura. UMSNH. Morelia Michoacán. PP 78.
- Magurran, A.E. 1998. Population differentiation without speciation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* (353): 275-286.

- Magurran A. E. 2004. Measuring biological diversity. En: Magurran, A .E, S.T. Bluckland, R.E. Buckland; R. Green y R.M. Fewster. 2005. Monitoring change in biodiversity through composite indices. Philosophical Treansaction of the Royal Society (360): 243-254.
- Marone, L. M. E. Horno y R. González del Solar. 2000. Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: Patterns of germination in successive wet and dry years. Journal Ecology (88), 940-949. En Souza, M. M; F. C. Maia y M. A. Pérez. 2006. Banco de semillas en el suelo. Agriscientia, 23(1): 33-44.
- Martins, A. M y V.L. Engel. 2007. Soil seed bank in tropical forest frangment whith different disturbance histories in southeastern Brazil. Ecologia engineering (31): 165-174.
- Martínez-Gonzáles, M. A, A. Sánchez-Villegas y J. Faulin. 2006. Bioestadística. Correlación y Regresión. Días de Santos. PP 551-618.
- Martínez-Ramos, M. y E. R. Álvarez-Buylla. 1995. Seed dispersal and Path dynamics in a tropical rain forest: A demographic approach. Ecoscience sainte-foy 2 (5): 223-229.
- Mass, J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture an agriculture. Cambridge university press. 1. Edición. PP 399.
- Matteucci, 1979. Análisis regional de la vegetación y ambiente del estado falcón. Instituto Universitario de Tecnología. PP 11- 23.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. Interciencia. (Nueva versión impresa) 0378-1844. 28. (010): 581-589.
- Miller, P. M. 1999. Efects of deforestation seed banks in a tropical deciduous forest of western México. Journal of Tropical Ecology (95): 179-788.

- Miller, P. M y J. B. Kauffman. 1998. Seedling sprout response to flash-and-burn agriculture in tropical deciduous forest. *Biotropica* 30(4): 538-546.
- Morales, C. 1990. Bolivia. Medio Ambiente y Ecología Aplicada. Instituto de Ecología 189-201 en: Brown y Lugo, 1990. Tropical Secondary Forests. *Journal of Tropical Ecology* 6 (1): 1-32.
- Morin, P. J. 1999. Community Ecology. Eds. Blackwell science. New Brunswick, New Jersey. PP 339- 365.
- Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Eds MT y SEA. (1): PP 1–83.
- Mostacedo, B. 1997. Dispersión y banco de semillas de *Heliocarpus appendiculatus Turcz.*, una especie pionera de los bosques neotropicales. Tesis de Maestría. Ecología y Ciencias Ambientales. UNAM. D. F. PP 99.
- Murphy, P, y A. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematic.* (17): 67-88.
- Noble, R. y I. Gitay. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7 (3): 329-336.
- Noguera, F. A; J. H .Vega Rivera y A. N. García Aldrete. 2002. Historia natural de Chamela. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. PP 568.
- Pakeman, R. J, y J.L. Small. 2005. The role of the seed bank seed rain and the timing of disturbance in gap regeneration. *Journal of Science* (16): 121-130.
- Parker, V. T, R. L. Simpson y M. Allesio. 1989. Pattern and process in the dynamics of seed banks. In: M. A. Leck, V. T. Parker y R. L. Simpson. Ecology of soil seed bank. Academic Press, INC. San Diego California. USA. PP 367-381.

- Plana Bach, E. 2000. Introducción a la ecología y dinámica del bosque tropical. Curso sobre gestión y conservación de los bosques tropicales. Centre Tecnològic Forestal de Catalunya (5): 3-5.
- Peña-Claros, M. 2001. Secondary process affectin forest the regeneration of sucesión Bolivian trees species. Serie científic. PRONAB. PP 9-25.
- Pérez, E. M. y E. Santiago.2001.Sesonal dynamics of the bank of seed savana centro este de Venezuela. Biotropica 33 (3): 435–446.
- Pickett, y M. J. McDonell. 1989. Seed bank dynamics in temperate. In: M. A. Leck, V. T. Parker y R. L. Simpson. Ecology of soil seed bank. Academic Press, INC. San Diego California. USA. PP 123-147.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa. México. D.F. PP 432.
- Rico-Gray, V. y J. García-Franco. 1992. Vegetation an soil sed bank of successional stages in tropical lowland deciduous. Journal of Vegetation Sciences (3): 617-624.
- Roberts, T y J. L. Vankat. 1991. Floristic of a chronosecuence corresponding to old field-deciduous forest sucesión in southwestern Ohio. III. Seed Banks. Bulletin og the Torrey Botanical Club 118 (4): 377-384.
- Romero-Duque, L., V. J. Jaramillo y A. Pérez- Jiménez. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forest in Mexico, differing in their prior land-use history. Forest Ecology and Management (253): 38-47.
- Sánchez-Azofeifa, M. Quesada, J.P. Rodríguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, Calvo-Alvarado, Kalacska, Fajardo, J. A. Gamon y P.Cuevas-Reyes. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. Biotropica 37(4): 477–485.

- Sánchez-Velásquez, L. G. Hernández, A. M. Carranza, R. Pineda-López, R. Cuevas-García y F. Aragón. 2002. Estructura arbórea del bosque tropical caducifolio, usado para la ganadería extensiva en el norte de la Sierra de Manantlán. Polibotanica. Instituto Politécnico Nacional. (013) ISSN (Versión impresa) 14045-2768.DF. 25-46.
- Smit, T .M. 2000. Ecología. Addison Wester. PP 311-336.
- Sarukan, J. 1974. Studies of plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. Bulbosus*. And *R. Acris*L. Reproducctive strategies and seed pulation dynamics. The Journal of Ecology. 62 (1):151-177.
- Skoglund, J. 1992. The role of seed banks in vegetatiòn dynamics in restoration of dry tropical ecosystem. Journal of Vejetation Science 3 (3): 357-360.
- Souza, M., F .C. Maia. y M. A. Pérez. 2006. Banco de semillas en el suelo. Agriscientia 23 (1): 3-34.
- Trejo, I y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. Biological Conservation (94): 133–142.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. Biodiversity and Conservation (11): 2063–2048.
- Thompson, K. 1987. Seeds and Seeds Banks. New Phytologist 106 (1) 23-34.
- Thompson, K y J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. Journal of Ecology (67): 893-921.
- Vázquez –Yánez, C, A. Orozco, M. Rojas, M. Sánchez y V. Cervantes. 1997. La reproducción de las plantas: Semillas y meristemos. La Ciencia para todos. PP167.

- Veblen, T., T. Kitzberger y R. Villalva. 2004. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. University of Colorado, Boulder, CO. USA. PP 37.
- Vieira, M. L, K. D. Holl, A. Scariot y A. B. Sampaio. 2006. Tropical dry-forest regeneration from suckers in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* (22): 353-357.
- Vieira, M. L. y S. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology* 14 (1): 11-20.
- Walker, L. R. 2005. Margalef y la sucesión ecológica. *Ecosistemas* (1) 1-12.
- Wills, T. J y J. Read. 2007. Soil seed bank dynamics in post-fire heathland succession in south-eastern Australia. *Plant. Ecol* (190): 1-12.
- Wilson-Batow, J. H., Gitay, H. Stephen., M. Warren, 1992. Egler's concept of 'Initial floristic composition' in succession ecologist citing it don't agree what it means. *Oikos*. 64(3): 591-593.
- Whittaker, R. H. 1973. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* (49): 207-264.
- Whittaker, R. H. 1982. Ordination of plant Communities. Ordination and resemblance Matrices. Junk Publisher The Hague- Boston- London. PP 388.

**Anexo. 1** Lista de las especies encontradas en banco de semillas por sitio en cuatro categorías de sucesión, en bosque tropical caducifolio del Municipio de La Huerta, Jalisco. (x) especies ausentes, (✓) especies presentes, (Cat.) categoría sucesional, (Nº Sit.) número de sitio, (F.C.) formas de crecimiento. (BM) bosque maduro, (A) árbol, (ar) arbusto, (B) bejuco, (H) herbáceas terrestre, (Th) trepadora herbácea, (P) pasto, (D) desconocida.

| Familia        | Especie                         | F.C. | Sitios |        | Jarocho | San mateo | Zapata | Ranchitos | Caiman | Sata crus | Ranchitos | Caiman | Parcela escolar | Tejon1 | Tejon 2 | Gargollo |      |
|----------------|---------------------------------|------|--------|--------|---------|-----------|--------|-----------|--------|-----------|-----------|--------|-----------------|--------|---------|----------|------|
|                |                                 |      | Cat.   | NºSit. | 0-1     | 0-1       | 0.3    | 3.1       | 3-5    | 3.2       | 3.3       | 8.1    | 8-12            | 8.2    | 8.3     | BM.1     | BM.2 |
| Amaranthaceae  | ?                               | H    |        |        | X       | X         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        | ✓    |
| Asteraceae     | ?                               | H    |        |        | ✓       | X         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Amaranthaceae  | ?                               | H    |        |        | X       | X         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | ✓       | ✓        | ✓    |
| Asteraceae     | <i>Mikania micrantha</i>        | B    |        |        | X       | X         | X      | ✓         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        | ✓    |
| Asteraceae     | ?                               | H    |        |        | X       | ✓         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Burseraceae    | <i>Bursera sp</i>               | A    |        |        | X       | X         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | ✓        | X    |
| Boraginaceae   | <i>Cordia alliodora</i>         | A    |        |        | X       | X         | X      | X         | X      | X         | ✓         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Boraginaceae   | <i>Cordia elaeagnoides</i>      | A    |        |        | X       | X         | X      | ✓         | X      | X         | ✓         | X      | ✓               | X      | ✓       | X        | X    |
| Capparaceae    | <i>Cleome viscosa</i>           | H    |        |        | ✓       | ✓         | ✓      | ✓         | ✓      | ✓         | X         | X      | ✓               | X      | X       | X        | X    |
| Convolvulaceae | <i>Ipomoea nil</i>              | Th   |        |        | ✓       | X         | X      | X         | X      | X         | ✓         | X      | X               | X      | ✓       | X        | X    |
| Convolvulaceae | <i>Ipomoea wolcottiana</i>      | A    |        |        | X       | X         | X      | X         | X      | X         | ✓         | X      | X               | X      | ✓       | X        | X    |
| Convolvulaceae | <i>Ipomoea clavata</i>          | Th   |        |        | X       | X         | X      | X         | X      | X         | ✓         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Convolvulaceae | <i>Ipomoea hederifolia</i>      | Th   |        |        | X       | X         | X      | X         | ✓      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Convolvulaceae | <i>Merremia aegyptia</i>        | Th   |        |        | ✓       | ✓         | X      | X         | ✓      | X         | ✓         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Convolvulaceae | ?                               | D    |        |        | X       | X         | X      | ✓         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Cucurbitaceae  | ?                               | Th   |        |        | ✓       | X         | X      | X         | X      | ✓         | X         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Euphorbiaceae  | <i>Croton suberosus</i>         | ar   |        |        | X       | X         | X      | X         | ✓      | ✓         | ✓         | X      | X               | ✓      | ✓       | ✓        | ✓    |
| Euphorbiaceae  | <i>Euphorbia heterophylla</i>   | H    |        |        | X       | X         | X      | ✓         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Euphorbiaceae  | ?                               | H    |        |        | X       | X         | X      | ✓         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Fabaceae       | <i>Acacia farnesiana</i>        | ar   |        |        | ✓       | X         | X      | X         | X      | ✓         | X         | X      | X               | X      | X       | ✓        | ✓    |
| Fabaceae       | <i>Apoplanesia paniculata</i>   | A    |        |        | X       | X         | X      | X         | X      | X         | ✓         | X      | ✓               | X      | ✓       | X        | X    |
| Fabaceae       | <i>Caesalpinia sp</i>           | A    |        |        | X       | X         | X      | X         | X      | X         | ✓         | X      | X               | X      | X       | ✓        | ✓    |
| Fabaceae       | <i>Desmodium sp</i>             | Th   |        |        | ✓       | ✓         | ✓      | ✓         | ✓      | ✓         | ✓         | ✓      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Fabaceae       | <i>Lonchocarpus constrictus</i> | A    |        |        | ✓       | X         | X      | X         | X      | ✓         | X         | X      | X               | X      | X       | X        | X    |
| Fabaceae       | <i>Phaseolus sp2</i>            | Th   |        |        | X       | X         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | ✓      | ✓       | X        | X    |
| Fabaceae       | <i>Piptadenia constricta</i>    | A    |        |        | X       | X         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | ✓               | X      | X       | ✓        | ✓    |

Continuación ANEXO 1

| Familia        | Especie                           | F.C. | Sitios<br>Cat.<br>N°Sit. | Jarocho | San mateo | Zapata | Ranchitos | Caiman | Sata crus | Ranchitos | Caiman | Parcela escolar | Tejon1 | Tejon 2 | Gargollo |
|----------------|-----------------------------------|------|--------------------------|---------|-----------|--------|-----------|--------|-----------|-----------|--------|-----------------|--------|---------|----------|
|                |                                   |      |                          | 0-1     |           |        | 3-5       |        |           | 8-12      |        |                 | BM     |         |          |
|                |                                   |      |                          | 0.1     | 0.2       | 0.3    | 3.1       | 3.2    | 3.3       | 8.1       | 8.2    | 8.3             | BM.1   | BM.2    | BM3      |
| Fabaceae       | <i>Phaseolus sp1</i>              | Th   |                          | X       | ✓         | X      | ✓         | X      | ✓         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Fabaceae       | <i>Phaseolus sp3</i>              | Th   |                          | ✓       | ✓         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Fabaceae       | <i>Senna atomaria</i>             | A    |                          | X       | ✓         | X      | X         | X      | X         | ✓         | X      | X               | X      | X       | ✓        |
| Fabaceae       | ?                                 | Th   |                          | X       | X         | X      | X         | X      | ✓         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Fabaceae       | ?                                 | D    |                          | X       | ✓         | X      | ✓         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Flacourtiaceae | <i>Casearia corymbosa</i>         | A    |                          | X       | X         | X      | ✓         | X      | X         | ✓         | ✓      | ✓               | X      | X       | X        |
| Julianiaceae   | <i>Amphipterygium adstringens</i> | A    |                          | X       | X         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | ✓       | X        |
| Lamiaceae      | <i>Hyptis suaveolens</i>          | H    |                          | X       | X         | X      | ✓         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Mimosaceae     | <i>Mimosa arenosa</i>             | ar   |                          | X       | ✓         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Mimosaceae     | <i>Mimosa quadrivalvis</i>        | Th   |                          | ✓       | X         | ✓      | X         | ✓      | X         | ✓         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Malvaceae      | ?                                 | ar   |                          | X       | X         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | ✓       | X        |
| Mimosaceae     | ?                                 | D    |                          | X       | X         | X      | X         | X      | X         | ✓         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Passifloraceae | <i>Passiflora foetida</i>         | Th   |                          | X       | X         | X      | X         | X      | X         | X         | ✓      | X               | X      | X       | X        |
| Poaceae        | <i>Panicum sp2</i>                | P    |                          | ✓       | X         | ✓      | ✓         | ✓      | X         | X         | ✓      | ✓               | X      | X       | X        |
| Poaceae        | <i>Panicum sp1</i>                | P    |                          | X       | X         | X      | ✓         | ✓      | X         | ✓         | ✓      | X               | X      | X       | X        |
| Poaceae        | <i>Setaria</i>                    | P    |                          | ✓       | X         | ✓      | ✓         | ✓      | X         | X         | ✓      | ✓               | X      | X       | X        |
| Poaceae        | <i>Rhynchelytrum repens</i>       | P    |                          | X       | ✓         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Poaceae sp1    | ?                                 | P    |                          | X       | X         | ✓      | X         | ✓      | X         | ✓         | ✓      | X               | X      | X       | X        |
| Poaceae sp2    | ?                                 | P    |                          | ✓       | ✓         | ✓      | ✓         | ✓      | X         | ✓         | ✓      | ✓               | X      | X       | X        |
| Polygonaceae   | <i>Antigonon leptopus</i>         | th   |                          | ✓       | X         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | ✓       | X        |
| Polygonaceae   | <i>Coccoloba sp</i>               | ar   |                          | X       | X         | X      | X         | X      | ✓         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Rhamnaceae     | <i>Goaunia sp</i>                 | B    |                          | X       | ✓         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Rubiaceae      | <i>Hintonia latiflora</i>         | Th   |                          | X       | X         | X      | X         | X      | ✓         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |
| Solanaceae     | <i>Solanum deflexum</i>           | H    |                          | X       | X         | X      | X         | X      | ✓         | X         | ✓      | X               | X      | X       | X        |
| Tiliaceae      | <i>Heliocharpus pallidus</i>      | A    |                          | X       | ✓         | X      | X         | X      | X         | ✓         | X      | ✓               | ✓      | ✓       | ✓        |
| Zigophyllaceae | <i>Kallstroemia sp</i>            | H    |                          | X       | ✓         | X      | X         | X      | X         | X         | X      | X               | X      | X       | X        |

**Anexo 2.** Lista taxonómica, de las especies encontradas en el banco de semillas de praderas ganaderas abandonadas y sitios de bosque maduro, en el bosque tropical caducifolio de La Huerta, Jalisco. (Nº Número de la especie, (F. C) forma de crecimiento, (AR) árbol, (AB) arbusto, (TR) trepadora, (HA) herbácea anual, (HP) herbácea perenne.

| <b>Familia</b> | <b>Especie</b>  | <b>F.C.</b> |
|----------------|---|-------------|
| Amaranthaceae  | ?   | HA          |
| Amaranthaceae  | ?   | HA          |
| Asteraceae     | <i>Mikania micrantha</i> H.B.K.                                     | AB-TR       |
| Asteraceae     | ?   | HA          |
| Asteraceae     | ?   | HA          |
| Boraginaceae   | <i>Cordia alliodora</i> Ruiz y Pav. Oken.                           | AR          |
| Boraginaceae   | <i>Cordia elaeagnoides</i> DC.                                      | AR          |
| Burseraceae    | <i>Bursera</i> sp.  | AR          |
| Capparaceae    | <i>Cleome viscosa</i> L.  | HA          |
| Convolvulaceae | <i>Ipomoea clavata</i> (G.Don.) v. Ooststr.                         | HA-TR       |
| Convolvulaceae | <i>Ipomoea hederifolia</i> L.                                       | HA-TR       |
| Convolvulaceae | <i>Ipomoea nil</i> L.Reth.  | HA-TR       |
| Convolvulaceae | <i>Ipomoea wolcottiana</i> Rose.                                    | AR          |
| Convolvulaceae | <i>Merremia aegyptia</i> L. Urb.                                    | HA-TR       |
| Convolvulaceae | ?   | D           |
| Cucurbitaceae  | ?   | HA-TR       |
| Euphorbiaceae  | <i>Croton suberosus</i> H.B.K.                                      | AB          |
| Euphorbiaceae  | <i>Euphorbia heterophylla</i> L.                                    | HA          |
| Euphorbiaceae  | ?   | HA          |
| Fabaceae       | <i>Acacia farnesiana</i> (L) Willd.                                 | AB          |
| Fabaceae       | <i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl.                             | AR          |
| Fabaceae       | <i>Caesalpinia</i> sp.  | AR          |
| Fabaceae       | <i>Desmodium</i> sp.  | HA-TR       |
| Fabaceae       | <i>Lonchocarpus constrictus</i> Pittier.                            | AR          |
| Fabaceae       | <i>Phaseolus</i> sp1.   | HA-TR       |
| Fabaceae       | <i>Phaseolus</i> sp2.   | HA-TR       |
| Fabaceae       | <i>Phaseolus</i> sp3.   | HA-TR       |
| Fabaceae       | <i>Piptadenia constricta</i> (Micheli y Rose ex Micheli) J.F Macbr. | AR          |
| Fabaceae       | <i>Senna atomaria</i> (L.) I. & B.                                  | AB-AR       |
| Fabaceae       | ?   | HA-TR       |
| Fabaceae       | ?   | D           |
| Flacourtiaceae | <i>Casearia corymbosa</i> H.B.K.                                    | AB-AR       |
| Julianiaceae   | <i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Schiede ex.            | AR          |
| Lamiaceae      | <i>Hyptis suaveolens</i> (L) Poit.                                  | HA          |
| Malvaceae      | ?   | AB          |
| Mimosaceae     | ?   | D           |
| Mimosaceae     | <i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.                                | AB          |
| Mimosaceae     | <i>Mimosa quadrivalvis</i> L.                                       | AB-TR       |
| Passifloraceae | <i>Passiflora foetida</i> L.  | HP-TR       |

Continuación ANEXO 2.

| <b>Familia</b> | <b>Especie</b>   | <b>F.C</b> |
|----------------|--|------------|
| Poaceae        | <i>Panicum</i> sp1.                                      | HA-HP      |
| Poaceae        | <i>Panicum</i> sp2.                                      | HA-HP      |
| Poaceae        | <i>Setaria</i> .   | HA-HP      |
| Poaceae        | <i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) C.E. Hubb.          | HA-HP      |
| Poaceae sp1    | ?  | HA-HP      |
| Poaceae sp2    | ?  | HA-HP      |
| Polygonaceae   | <i>Antigonon leptopus</i> Hook. & Arn.                   | HA-TR      |
| Polygonaceae   | <i>Coccoloba</i> sp.                                     | AB         |
| Rhamnaceae     | <i>Goaunia</i> sp.                                       | B          |
| Rubiaceae      | <i>Hintonia latiflora</i> (Sessé) y Moc. EX DC. Bullock. | AR         |
| Solanaceae     | <i>Solanum deflexum</i> Greenm.                          | HA         |
| Tiliaceae      | <i>Heliocarpus pallidus</i> Rose.                        | AR         |
| Zigophylaceae  | <i>Kallstroemia</i> sp.                                  | HA         |