

BANCO Y LLUVIA DE SEMILLAS EN COMUNIDADES SUCESIONALES DE BOSQUES DE PINO-ENCINO DE LOS ALTOS DE CHIAPAS, MEXICO¹

NEPTALI RAMIREZ-MARCIAL
MARIO GONZALEZ-ESPINOSA

y

PEDRO FRANCISCO QUINTANA-ASCENCIO

Area de Conservación de los Recursos Naturales
Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste
Apartado Postal 63
San Cristóbal de Las Casas, Chiapas
29200 México

RESUMEN

Se describen y comparan la composición florística y la abundancia de especies en el banco y en la lluvia de semillas en 8 comunidades sucesionales (1-40 años de desarrollo) derivadas de la agricultura de milpa en un área de bosque de pino-encino de Los Altos de Chiapas. Las menores densidades de semillas se encontraron en el campo de cultivo (112 ind/m²) y el campo recién abandonado (92) y las más altas en el bosque medianamente maduro (698) y el pastizal (578). En todas las muestras predominaron las semillas de especies pioneras (>85%) y no se encontró relación entre la composición florística del banco de semillas y la de la vegetación. Los bordes entre condiciones sucesionales tuvieron la mayor riqueza de especies (74 y 65) e incluyeron el mayor número de especies exclusivas (9-12). La lluvia de semillas fue mayor de octubre a febrero. Se encontró mayor número de semillas de especies anuales en el pastizal y el matorral que en las comunidades arboladas.

Se propone que la fragmentación creciente de los bosques que ocasiona el patrón regional de uso actual del suelo, junto con los atributos biológicos de las semillas de especies pioneras, permite su acumulación en el suelo de las comunidades arboladas remanentes. Esto representa un incremento potencial de una flora invasora de arvenses nativas y exóticas conforme se extiende la deforestación para el uso agrícola del suelo.

ABSTRACT

The floristic composition and species abundance of the seed bank and the rain of seeds are described and compared in eight seral communities (1-40 years old) related to milpa agriculture in a pine-oak forest area in the Highlands of Chiapas, Mexico. Sticky traps were used to evaluate the rain of seeds throughout their major production period (August 1988-April 1989). The abundance of buried seeds in the milpa field (112 seeds/m²) and in the old-field (92) was significantly lower than in the mid-successional forest (698) and grassland (578) stands. The floristic composition of the seed bank and that of the standing

¹ Trabajo subsidiado por la SPP y el CONACYT a través de una beca de 12 meses para tesis de licenciatura a NRM (No. Reg. 58758) y una subvención para un proyecto de investigación (P218CCOC880612) otorgada a MGE.

vegetation were not closely related. Pioneer species accounted for >85% of germinated seeds. Seed banks from the edge of different seral stands were richest in species (74 and 65), and included more exclusive species (9-12) than any of the surrounding communities (1-3). The seed rain showed a broad production and dispersal peak in October-February, and most of the trapped seeds were of pioneer species. An increasing forest fragmentation is occurring in the Highlands of Chiapas as a result of the current land use patterns. This deforestation, together with the biological attributes of pioneer species, allow for their accumulation in the soil of the remnant forested stands, and increase the invasion potential of a weedy and exotic flora.

INTRODUCCION

El banco de semillas incluye a las semillas viables enterradas o presentes sobre el suelo (Simpson et al., 1989) y determina en parte la composición florística de una comunidad que se genera después de una perturbación (Guevara y Gómez-Pompa, 1972; Pickett y McDonnell, 1989). Las semillas del banco pueden germinar si el disturbio elimina restricciones ambientales que mantienen la latencia impuesta (sensu Harper, 1977), o si los cambios del hábitat permiten la maduración de las semillas o el rompimiento de sus mecanismos de latencia innata e inducida (Harper, 1977).

La composición del banco de semillas depende de: (1) el tiempo de acumulación de las semillas en el suelo (Marks, 1974; Epp, 1987); (2) la producción de semillas de individuos presentes en las inmediaciones del sitio perturbado (Marks, 1974; Hobbs y Mooney, 1986; McClanahan, 1986; Houle y Payette, 1990); (3) las facilidades para la dispersión de las semillas (Uhl et al., 1981; Howe y Smallwood, 1982; Hume y Archibold, 1986; Sorensen, 1986; Hughes y Fahey, 1988); (4) el historial de distribución y abundancia de las especies en el área (Epp, 1987); y (5) los patrones de perturbación locales (Keever, 1950; Marks, 1974; Young et al., 1987; Goldberg y Gross, 1988).

Los intentos para predecir la composición florística inicial de la vegetación secundaria a partir del banco de semillas han sido poco venturosos (Kellman, 1974; Thompson y Grime, 1979; Pratt et al., 1984; Vlahos y Bell, 1986; Kramer y Johnson, 1987; Young et al., 1987; pero véanse Marlette y Anderson, 1986; Henderson et al., 1988 y Levassor et al., 1990 como ejemplos positivos). Esta escasa relación se atribuye a que: (1) en los bancos de semillas predominan las herbáceas anuales y perennes de comunidades serales iniciales que mantienen su viabilidad durante períodos largos (Numata et al., 1964; Hayashi y Numata, 1971; Swaine y Hall, 1983; Coffin y Lauenroth, 1989), y (2) las semillas de arbustos y árboles típicos de comunidades sucesionales más avanzadas pierden su viabilidad durante períodos comparables (Fenner, 1987b; Hughes y Fahey, 1988).

Los Altos de Chiapas abarcan una región montañosa de cerca de 18,000 km², donde la agricultura trashumante, la ganadería y el uso de los bosques, tanto para autoconsumo como para fines comerciales, han creado un mosaico de vegetación secundaria en la mayor parte de su extensión. En este trabajo se intenta contestar las siguientes preguntas: (1) ¿Cómo es el banco de semillas de algunas de las diferentes comunidades sucesionales asociadas al patrón actual de uso del suelo?, (2) ¿Qué relación guarda la composición del banco de semillas con la de la vegetación?, y (3) ¿Cuál es la contribución del banco y la lluvia de semillas a la regeneración de la vegetación?

AREA DE ESTUDIO

Se localiza en el ejido Chilil (municipio de Huixtán, Chiapas, México; 16°40' N, 92°29' W y 2300-2350 m s.n.m.), en un área de cerca de 30 ha con un mosaico heterogéneo de comunidades representativas del gradiente sucesional. El clima es templado subhúmedo con 14-15°C de temperatura media anual y 1100-1200 mm de precipitación (García, 1987). Los suelos son franco-arcillosos, de color café oscuro, y de 30-50 cm de profundidad sobre rocas calizas. En el dosel superior de los bosques predominan *Pinus oocarpa*, *P. oaxacana*, *P. pseudostrobus*, *Quercus laurina*, *Q. crispipilis*, *Q. crassifolia* y *Q. rugosa*. En las áreas más altas y menos perturbadas se presenta un estrato arbóreo inferior con elementos del bosque mesófilo de montaña como *Clethra lanata*, *Cleyera theaeoides*, *Oreopanax xalapensis*, *Rapanea juergensenii* y *Symplocos limoncillo*. Más información sobre el clima y la vegetación se presentan en Ramírez-Marcial (1989) y González-Espinosa et al. (1991).

METODOS

Muestreo del banco de semillas

Se eligieron ocho comunidades sucesionales (Fig. 1): (A) campo agrícola de maíz; (B) campo agrícola con 3-4 años de abandono; (C) pastizal con pastoreo por ovinos; (D) matorral de *Baccharis vaccinioides* con pastoreo; (E) matorral rozado sin pastoreo; (F) bosque incipiente, de 20-25 años; (G) bosque medianamente maduro, de 40-45 años; y (EG) borde del bosque medianamente maduro con el matorral rozado.

En cada comunidad se colectaron 30 muestras aleatorias de suelo de 17.5 X 17.5 cm, y de profundidad variable según el sitio. En los bosques se distinguieron los estratos de hojarasca (0-3 cm), mantillo humificado (3-9 cm) y suelo sin mantillo (9-15 cm). En el pastizal, matorral y matorral rozado se distinguió un estrato superficial (0-5 cm) y otro inferior (5-10 cm). En los campos de cultivo y abandonado sólo se obtuvo una capa de suelo de 10 cm de espesor.

Las muestras secadas al aire se tamizaron, pesaron y colocaron individualmente sobre una capa de arena de río de 10 cm de profundidad en 16 bancales de madera (150 X 75 X 12 cm) en el Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste en San Cristóbal de Las Casas. Los bancales se cubrieron con malla de alambre y plástico transparente mientras se evaluó la germinación (marzo de 1988 a febrero de 1989, cuando ya no se observaron nuevas plántulas). Dos bancales con suelo esterilizado permitieron cuantificar las semillas (6 plántulas) consideradas como posibles contaminantes de las muestras. Los bancales se regaron 2-3 veces por semana (40-60 litros de agua/bancal).

Las plántulas que emergieron fueron identificadas, contadas y removidas a intervalos periódicos. La determinación botánica se realizó con la ayuda de un catálogo de las plántulas obtenidas de los bancales y por cotejo con ejemplares de herbario. La mayoría de los especímenes fueron determinados en el Herbario-Hortorio del Colegio de Postgraduados (CHAPA), donde se depositó una colección de referencia.

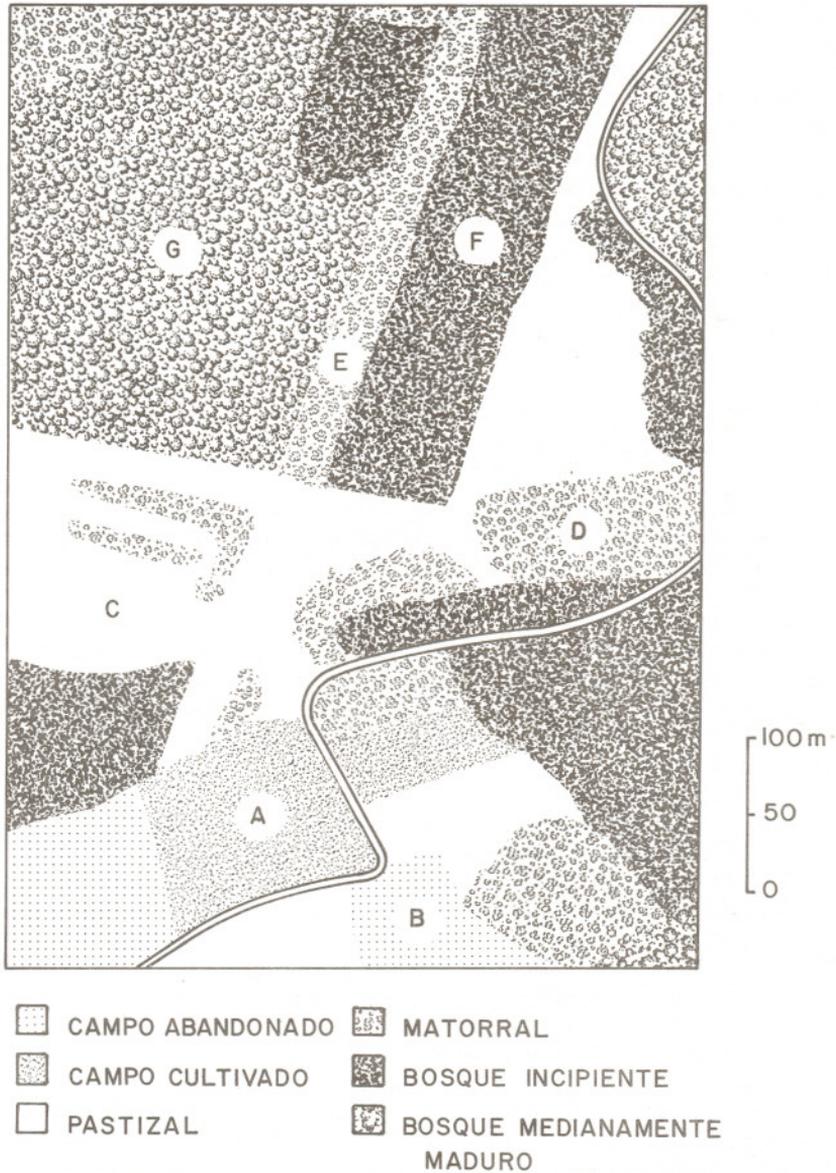


Fig. 1. Mapa del sitio de estudio en Chilil que muestra el mosaico de comunidades sucesionales estudiadas. Las letras indican la ubicación de las diferentes comunidades sucesionales estudiadas (véase Area de Estudio en el texto).

Lluvia de semillas

La lluvia de semillas se muestreó de agosto de 1988 a abril de 1989 con trampas de cartón (20 X 20 cm) untadas con grasa para engranes como material adhesivo (Werner, 1975; Huenneke y Graham, 1987). Se colocaron bimestralmente veinte trampas durante 48 horas en el pastizal y matorral, y durante 120 h en el matorral rozado, el bosque incipiente y el bosque medianamente maduro. Perturbaciones ajenas al proyecto impidieron mantener las trampas durante períodos similares en todas las condiciones sucesionales. Las semillas capturadas se contaron con microscopio en el laboratorio, y se determinaron por cotejo con los ejemplares de herbario y con colectas de las especies en fructificación en el área de estudio.

Análisis

Se probó con ji cuadrada la hipótesis nula de igualdad del número de especies de diferentes formas biológicas germinadas en cada comunidad sucesional (Siegel, 1956). Se usó la prueba de G de máxima verosimilitud (Zar, 1984) para detectar heterogeneidad de la distribución de las formas biológicas en el banco de semillas y en la estructura de la vegetación. La abundancia de semillas en el banco y la lluvia en las diferentes condiciones sucesionales se analizó con la prueba de Kruskal-Wallis y con pruebas de comparación múltiple de Dunn (Zar, 1984).

RESULTADOS

Banco de semillas

Se encontró un total de 118 especies pertenecientes a 33 familias (Cuadro 1). La riqueza de especies varió desde 40 en el campo de cultivo hasta 65 y 74 en el borde del bosque medianamente maduro y el matorral rozado, respectivamente. Más de 51% del total de las especies correspondieron a compuestas, gramíneas, leguminosas y rubiáceas (Cuadro 1). Las comunidades estudiadas compartieron 20 especies sucesionalmente pioneras, que junto con otras nueve menos frecuentes, sumaron más de 82% de la abundancia total (Cuadro 2).

El valor más alto de semillas germinadas se encontró en el bosque medianamente maduro (698 ind/m²) y las menores densidades en el campo abandonado y el campo de cultivo (92-112 ind/m²; Fig. 2, Cuadro 2). La abundancia de semillas en estas dos últimas comunidades fue diferente a la de las demás condiciones serales ($H=134.85$, $N=240$, $P<0.001$). El número de individuos por especie siguió el patrón de distribución log-normal de Preston (Whittaker, 1965), en el cual unas pocas especies fueron muy abundantes o muy escasas y la mayoría mostró densidades intermedias.

No se encontró relación entre la composición del banco de semillas y la de la estructura de la vegetación (Fig. 3). La mayor proporción de semillas germinadas en todos los bancos correspondió a herbáceas (89%), seguida por la de arbustos (8%) y árboles (3%). En contraste, en la estructura de la vegetación se observó una mayor contribución

Cuadro 1. Relación de familias, número de especies y su porcentaje en la composición florística total en el banco de semillas de todas las comunidades.

FAMILIA	NO. DE ESPECIES	(%)	(%) ACUMULATIVO
COMPOSITAE	32	27.1	27.1
GRAMINEAE	18	15.3	42.4
LEGUMINOSAE	6	5.1	47.5
RUBIACEAE	5	4.2	51.7
LABIATAE	4	3.4	55.1
ROSACEAE	4	3.4	58.5
SOLANACEAE	4	3.4	61.9
CRUCIFERAE	3	2.5	64.4
CYPERACEAE	3	2.5	66.9
EUPHORBIACEAE	3	2.5	69.5
UMBELLIFERAE	3	2.5	72.0
COMMELINACEAE	2	1.7	73.7
CONVOLVULACEAE	2	1.7	75.4
LILIACEAE	2	1.7	77.1
ONAGRACEAE	2	1.7	78.8
AMARANTHACEAE	1	0.8	79.6
AMARYLLIDACEAE	1	0.8	80.5
CHENOPODIACEAE	1	0.8	81.3
CRASSULACEAE	1	0.8	82.2
GERANIACEAE	1	0.8	83.0
IRIDACEAE	1	0.8	83.9
LOGANIACEAE	1	0.8	84.7
MALVACEAE	1	0.8	85.6
MYRSINACEAE	1	0.8	86.4
OXALIDACEAE	1	0.8	87.3
PHYTOLACCACEAE	1	0.8	88.1
PLANTAGINACEAE	1	0.8	89.0
POLYGALACEAE	1	0.8	89.8
POLYPODIACEAE	1	0.8	90.6
PIPERACEAE	1	0.8	91.5
SMILACACEAE	1	0.8	92.4
TILIACEAE	1	0.8	93.2
VERBENACEAE	1	0.8	94.1
Indeterminadas	7	5.9	99.9
TOTAL	118	100.0	100.0

de los arbustos (28%) y árboles (22%). La distribución de estas formas biológicas fue homogénea entre los bancos de semillas ($G=19.2$, 14 g.l., $P>0.05$), pero fue heterogénea en la estructura de la vegetación ($G=72.4$, 10 g.l., $P<0.001$).

Se encontraron entre una y 12 especies exclusivas de las comunidades y bordes estudiados. El mayor número de estas especies germinaron en las muestras del matorral rozado (*Adiantum andicola*, *Agrostis* aff. *hiemalis*, *Cologania broussonetii*, *Cologania* sp., *Chenopodium album*, *Desmodium molliculum*, *Echeandia macrocarpa*, *Galium aschenbor-*

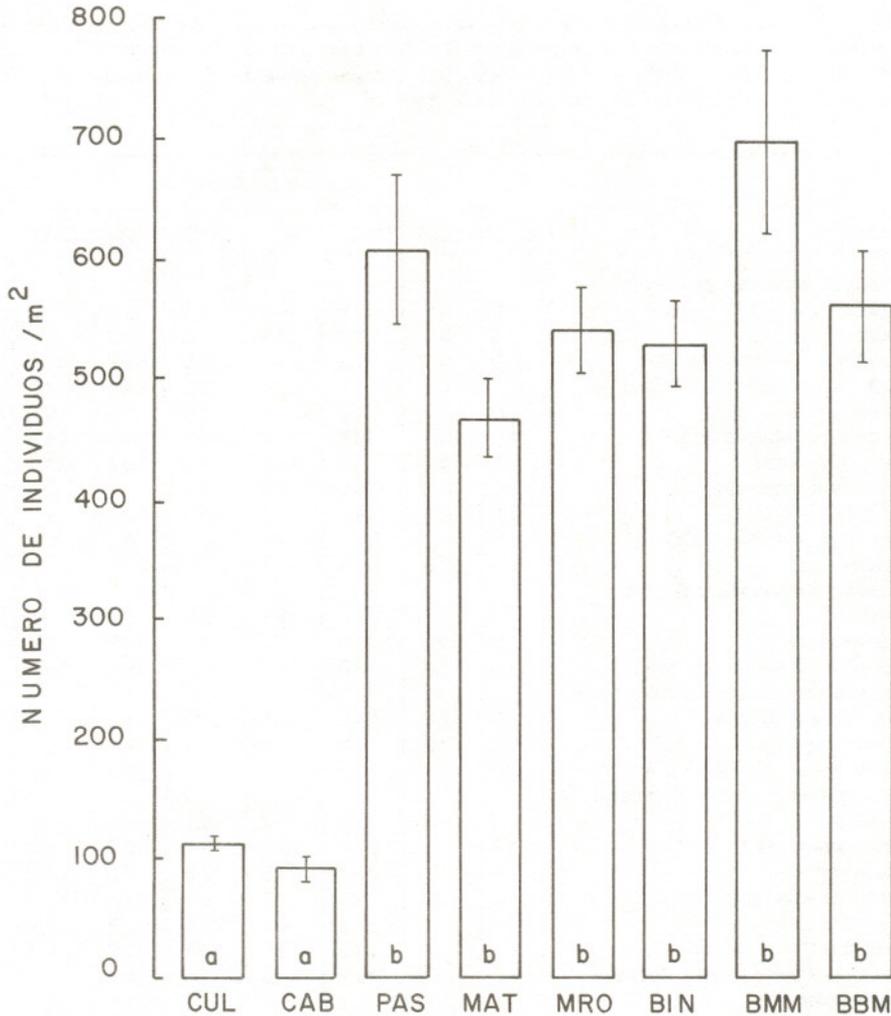


Fig. 2. Número de individuos/m² (media \pm error estándar) en el banco de semillas de las ocho comunidades sucesionales estudiadas. Comunidades con la misma letra al pie de las barras no difieren significativamente al 0.05 (prueba de Dunn).

nii, *G. uncinatum*, *Geranium vulcanicola*, *Physalis philadelphica* y *Stachys coccinea*) y del borde de bosque medianamente maduro (*Borreria laevis*, *Commelina erecta* var. *angustifolia*, *Dalea leporina*, *Echeveria* sp., *Euphorbia* sp., *Peperomia galioides*, *Rubus adenotrichus*, *Senecio barba-johannis*, y la especie Compositae 7). Ninguna de estas especies contribuyó con una abundancia mayor a 0.06% del total de cada comunidad.

Cuadro 2. Abundancia de semillas (No./m²) de las especies comunes y/o más abundantes en el banco de semillas de las comunidades sucesionales (CUL, campo de cultivo; CAB, campo abandonado; PAS, pastizal; MAT, matorral; MRO, matorral rozado; BIN, bosque incipiente; BMM, bosque medianamente maduro y BBM, borde del bosque medianamente maduro).

Especie	Condición Sucesional							
	CUL	CAB	PAS	MAT	MRO	BIN	BMM	BBM
<i>Aegopogon cenchroides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	3.5	0.6	10.8	16.0	1.4	-	0.9	1.4
<i>Alchemilla</i> spp.*	1.5	3.0	3.9	3.7	12.5	1.7	4.6	0.9
<i>Baccharis vaccinioides</i> H.B.K.	0.2	0.2	1.3	3.3	9.5	23.6	61.0	25.0
<i>Bidens ostruthioides</i> (DC.) Sch. Bip.	-	0.2	-	0.9	7.5	4.7	5.0	77.5
Compositae 1	1.0	0.7	1.7	1.1	3.9	7.0	9.8	5.2
<i>Coryza coronopifolia</i> H.B.K.	24.8	10.1	33.0	45.9	30.3	154.5	160.6	124.0
<i>Cyperus odoratus</i> L.	0.6	0.9	6.8	15.9	75.2	89.9	223.0	60.5
<i>Dichondra sericea</i> Sw.	3.9	0.8	16.0	4.8	2.3	0.4	0.3	0.6
<i>Eragrostis</i> sp.	6.5	0.8	4.8	1.4	0.8	0.5	1.8	5.5
<i>Eupatorium ligustrinum</i> DC.	-	-	-	-	2.1	6.8	3.7	14.6
<i>Euphorbia</i> sp.	4.4	2.2	49.1	63.1	0.9	-	-	-
<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz & Pavón	1.0	0.4	3.6	19.1	0.3	0.4	0.6	-
<i>Gnaphalium</i> sp.	0.2	0.6	1.9	0.3	9.0	12.9	23.9	14.5
<i>Gnaphalium americanum</i> Miller	0.8	1.5	5.8	14.4	21.3	13.4	26.7	10.9
<i>Houstonia serpyllacea</i> (Schlecht.) C. L. Smith ex Greenm.	21.0	2.4	154.6	84.5	14.9	4.2	6.1	2.8
<i>Lepidium virginicum</i> L.	1.2	0.2	4.5	1.5	0.2	7.8	8.1	4.5
<i>Oenothera rosea</i> L'Hér. ex Ait.	0.4	1.0	0.3	0.7	1.1	1.9	4.6	3.0
<i>Orthrosanthus exsertus</i> (R. Foster) Ravenna	-	0.3	0.8	1.7	55.7	56.9	17.7	15.1
<i>Oxalis corniculata</i> L.	11.2	7.6	71.9	29.4	13.1	0.7	1.5	0.8
<i>Panicum</i> sp.	1.6	0.2	2.3	17.8	67.8	7.0	1.9	25.2
<i>Phytolacca icosandra</i> L.	3.6	1.2	6.5	9.9	9.9	14.0	11.0	19.1
<i>Poa annua</i> L.	0.2	4.1	5.5	4.2	29.5	3.6	5.9	18.8
<i>Rubus</i> spp.**	-	0.2	0.3	-	18.2	12.2	9.8	20.8
<i>Setaria geniculata</i> (Lam.) Beauv.	1.5	0.7	19.9	27.6	1.5	0.4	-	-
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	0.4	1.7	1.1	1.9	5.5	5.1	2.6	9.3
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	2.1	0.4	2.6	5.5	4.4	2.4	3.4	3.5
<i>Stevia ovata</i> Willd.	0.8	0.2	0.3	2.2	0.3	1.0	1.1	3.4
<i>Stevia serrata</i> Cav.	2.8	0.2	0.6	3.8	0.2	1.3	4.8	3.1
<i>Tagetes filifolia</i> Lag.	0.8	4.1	88.7	1.6	-	-	-	-
Otras especies	31.1	54.4	252.9	220.7	218.6	173.8	135.1	221.3
Total	112.1	92.2	578.3	473.1	531.1	526.6	697.7	562.2

* Incluye *Alchemilla aphanoides* L.f. y *A. pectinata* H.B.K.** Incluye *Rubus coriifolius* Lieb., *R. pringlei* Rydb. y *R. sapindus* Schlecht.

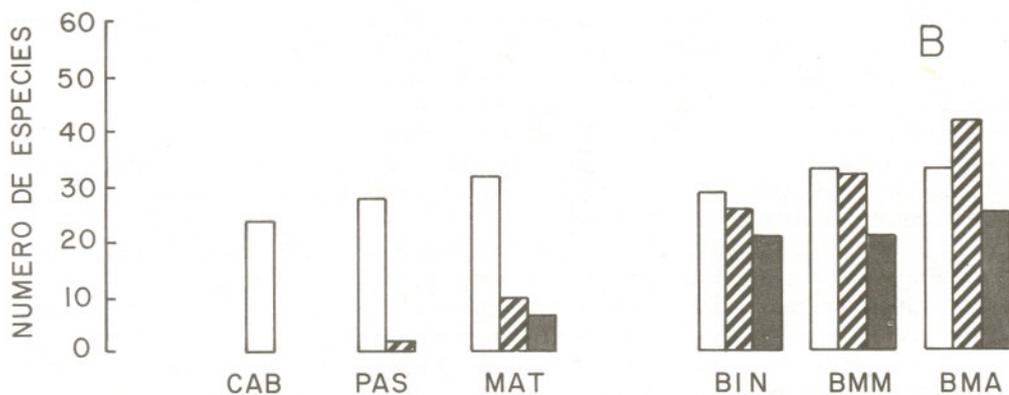
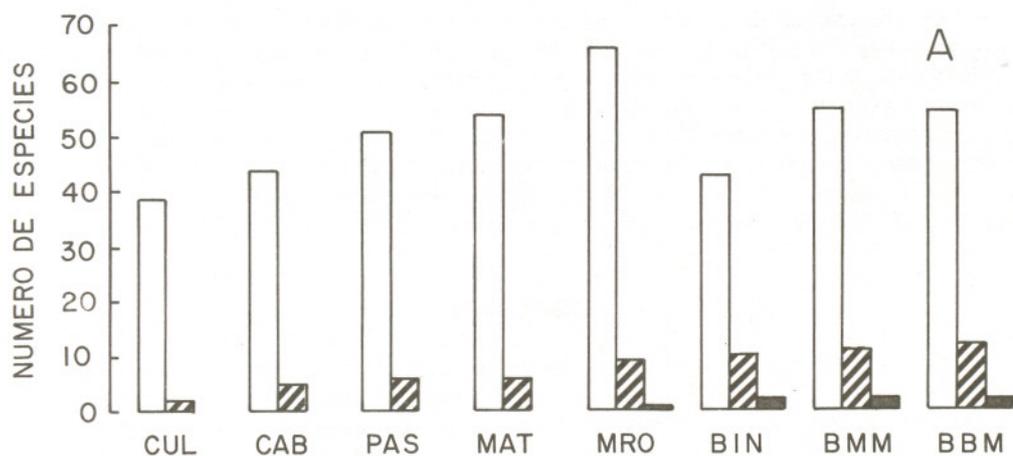


Fig. 3. Frecuencia de herbáceas (barras blancas), arbustos (barras con diagonales), y árboles (barras negras) registrados en (A) banco de semillas y (B) estructura de la vegetación.

Lluvia de semillas

Se registraron 56 especies en cinco muestreos de la lluvia de semillas (Cuadro 3). El pastizal, matorral y matorral rozado mostraron la mayor riqueza de especies, en su mayoría de herbáceas anuales (Fig. 4). Las semillas de especies perennes fueron más abundantes en los sitios arbolados que en las comunidades abiertas.

La abundancia de semillas dispersadas varió ampliamente durante el período de muestreo (Fig. 5). La menor lluvia de semillas ocurrió en agosto (39 semillas/m²/día; promedio de todas las condiciones), se incrementó en octubre (961 semillas/m²/día), alcanzó máximos valores en diciembre y febrero (1191 y 1026 semillas/m²/día, respectivamente), y disminuyó de manera acentuada en abril (289 semillas/m²/día). El mayor número de semillas dispersadas entre octubre y abril se registró en el matorral y el pastizal (octubre, H=56.04, N=95, P<0.001; diciembre, H=102.61, N=140, P<0.001; febrero, H=70.33, N=116, P<0.001; abril, H=38.47, N=108, P<0.001).

DISCUSION

Las semillas de especies típicas de comunidades serales iniciales fueron las más abundantes en los bancos de todas las condiciones sucesionales estudiadas. Esto se observó incluso en los sitios arbolados donde no estaban presentes sus adultos, lo cual puede deberse a: (1) la continua dispersión de semillas desde áreas de cultivos, pastizales y matorrales (Swaine y Hall, 1983; Augspurger y Franson, 1988); (2) la capacidad para permanecer viables por largos períodos (Brown y Venable, 1986; Pratt et al., 1984); y (3) la prevalencia en el suelo forestal de condiciones desfavorables para el rompimiento de su latencia (Cheke et al., 1979; Epp, 1987; Baskin y Baskin, 1989).

En áreas boscosas extensas el avance de la sucesión forestal tiende a reducir las poblaciones de semillas de especies pioneras (Archibold, 1989). En Los Altos de Chiapas se ha mantenido durante los últimos 40 años una tendencia hacia una mayor fragmentación de los bosques maduros y su sustitución por áreas de cultivo y comunidades secundarias asociadas a la agricultura de milpa (Wagner, 1962; B. M. Díaz Hernández, CIES, com. pers.). Este cambio de uso del suelo propicia el flujo de semillas de especies pioneras desde las comunidades abiertas hacia los bosques contiguos, y puede representar a nivel regional un potencial de modificación de la composición florística original. Es significativo que en los bancos de semillas estudiados se encontraran componentes exóticos de la flora regional (p. ej. *Poa annua*, *Pennisetum clandestinum*, *Taraxacum officinale*, *Bromus* spp., *Sonchus oleraceus*), que son especies altamente invasoras, típicas de las etapas iniciales de la sucesión al abandonarse la milpa.

Las especies arbóreas y arbustivas dominantes de los bosques estudiados no germinaron en sus bancos de semillas. Sin embargo, González-Espinosa et al. (1991) encontraron numerosas plántulas de estas especies en los mismos sitios. Esto sugiere, como se ha documentado para otros taxa, que para su regeneración no dependen tanto de un banco de semillas, como de la presencia de adultos que periódicamente aporten propágulos que mantienen un banco permanente de plántulas (Grubb, 1977; Grime, 1982; Fenner, 1987a, b; Hughes y Fahey, 1988).

Cuadro 3. Presencia de especies capturadas en la lluvia de semillas de cinco comunidades sucesionales durante 5 evaluaciones bimestrales (1=agosto 1988; 2=octubre 1988; 3=diciembre 1988; 4=febrero 1989 y 5=abril 1989). Abreviaturas de las condiciones sucesionales como en Cuadro 2.

ESPECIE	CONDICION SUCESIONAL																													
	PAS				MAT					MRO					BIN				BMM											
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5					
COMPUESTAS																														
<i>Baccharis vaccinioides</i> H.B.K.					X					X														X						X
<i>Cirsium</i> sp.															X															
<i>Eupatorium ligustrinum</i> DC.																								X						X
<i>E. mairetianum</i> DC.										X					X															X
<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz & Pavón										X																				
<i>Stevia serrata</i> Cav.										X					X															
<i>Stevia ovata</i> Willd.										X					X															
COMPOSITAE 2																														
<i>Tagetes filifolia</i> Lag.										X					X															
GRAMINEAS																														
<i>Aegopogon cenchrroides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.										X					X															
<i>Digitaria</i> sp.										X					X															
<i>Eragrostis</i> sp.										X					X															
<i>Panicum</i> sp. 1										X					X															
<i>Paspalum jaliscanum</i> Chase										X					X															
<i>Paspalum</i> sp.										X					X															
<i>Poa annua</i> L.										X					X															
<i>Trinichloa stipoides</i> (H.B.K.) Hitchc.										X					X															X
<i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze) Hitchc.										X					X															
<i>Setaria geniculata</i> (Lam.) Beauv.										X					X															
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.										X					X															
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) S.F. Gray										X					X															
<i>Zeugites americana</i> Willd. var. <i>mexicana</i> (Kunth) McVaugh										X					X															
Gramineae 1										X					X															
OTRAS																														
<i>Alnus acuminata</i> ssp. <i>arguta</i> (Schlecht.) Furlow															X															X

Continuación Cuadro 3.

ESPECIE	CONDICION SUCESIONAL																								
	PAS					MAT					MRO					BIN					BMM				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Cologania</i> sp.								X				X	X							X					
<i>Cologania broussonetii</i> (Balb.) DC.														X											
<i>Commelina erecta</i> var. <i>angustifolia</i> (Michx.) Fern.						X					X							X							
<i>Cymbispatha commelinoides</i> (Roem. & Schult.) Pichon								X			X					X		X							
<i>Desmodium</i> sp.												X													
<i>Fuchsia</i> sp.											X	X	X					X							X
<i>Galium aschenbornii</i> Schauer												X													
<i>Hydrocotyle umbellata</i> L.																									X
<i>Litsea glaucescens</i> H.B.K.																					X	X			
<i>Micropleura renifolia</i> Lag.	X					X	X				X	X	X	X					X					X	X
<i>Monnina xalapensis</i> H.B.K.								X						X											X
<i>Oxalis corniculata</i> L.									X																
<i>Plantago australis</i> Lam. ssp. <i>hirtella</i> (H.B.K.) Rahn								X	X																
<i>Pteridium aquilinum</i> L.		X				X					X														
<i>Quercus laurina</i> Humb. & Bonpl.																		X	X						
<i>Rhamnus</i> sp.																		X	X	X		X	X		X
<i>Rubus</i> spp.						X					X	X													
<i>Salvia karwinskii</i> Benth.																				X					
<i>Saurauia latipetala</i> Hemsl.																									X
<i>Smilax jalapensis</i> Schlecht.																			X						
<i>Stachys</i> sp.			X			X					X					X					X				
<i>Trifolium amabile</i> H.B.K.			X				X					X													
<i>Viburnum</i> aff. <i>elatum</i> Benth.																		X							
<i>Viola</i> sp.	X	X		X															X						
Especie 25	X	X				X					X														
Especie 77			X																						
Especie 104						X																			
Especie 106								X																	
Especie 117		X				X																			
Especie 118		X				X					X		X					X							
Especie 139				X															X						
Especie 140													X												X
Total	56	9	17	10		5	14		5		12	8		-		1	6		5		0	2		4	
		13	9			18	14				11	13				7	3				5	6			

La mayor riqueza de especies se encontró en los bancos de semillas del matorral rozado y en el borde del bosque medianamente maduro, en ambos casos con una considerable proporción de plantas exclusivas (13-16%). Además, en estas dos

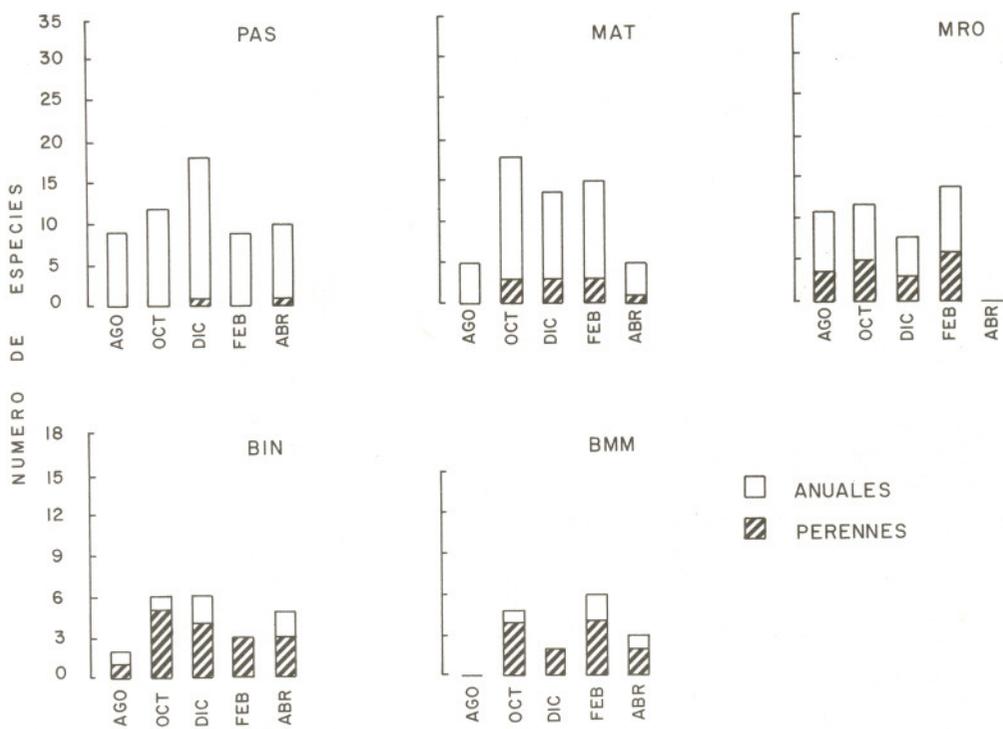


Fig. 4. Número de especies anuales (porción blanca de las barras) y perennes (porción sombreada) registradas en la lluvia de semillas por mes y comunidad.

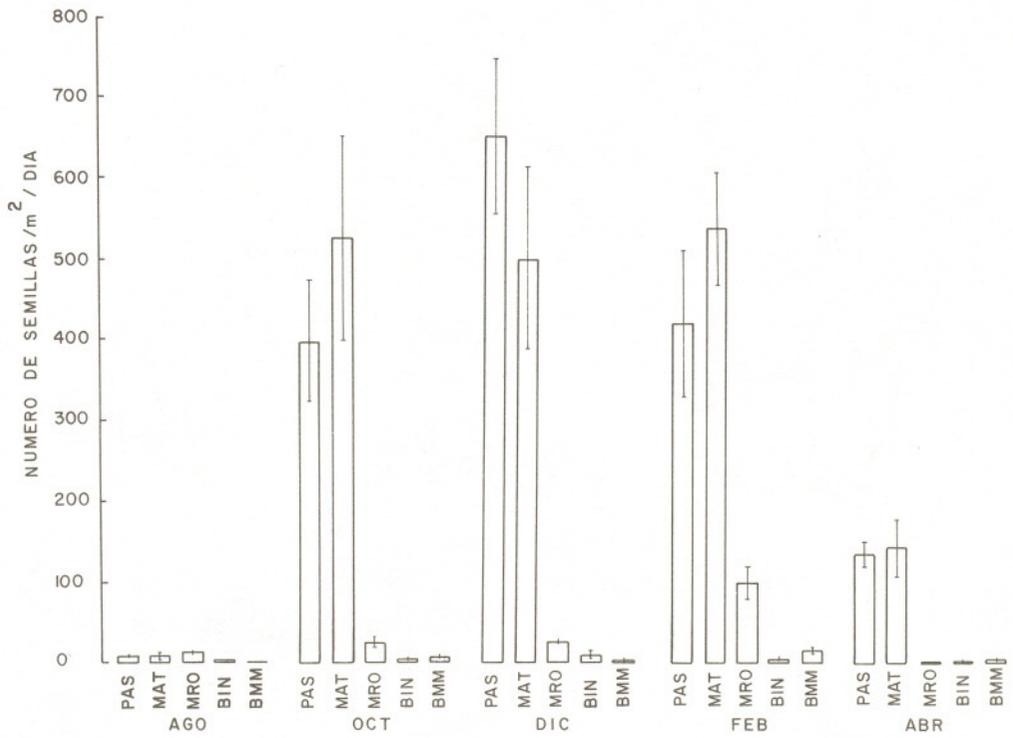


Fig. 5. Número de semillas capturadas en las trampas adhesivas (media \pm error estándar) por mes y comunidad sucesional.

comunidades se encontraron las mayores densidades de semillas de especies compartidas con todas las condiciones estudiadas, principalmente aquellas asociadas con ambientes muy perturbados. Los efectos potenciales de los bordes entre comunidades sobre la conservación de las floras regionales apenas comienzan a ser explorados (Hume y Archibold, 1986; Wilcove et al., 1986; Salonen, 1987; Williams-Linera, 1990; Saunders et al., 1991). El abigarrado mosaico de comunidades sucesionales de Los Altos de Chiapas, al incluir un enorme número de muy diversos tipos de bordes, puede favorecer la presencia de un alto número de especies propias de hábitats perturbados. Sin embargo, estas mayores posibilidades de incremento regional en la riqueza de especies, al incluir primordialmente las propias de fases sucesionales tempranas, pueden no compensar la pérdida de las de estadios serales avanzados, que no forman bancos de semillas y requieren para su regeneración de la presencia de adultos reproductivos (ver Mooney, 1988, para el caso de ecosistemas mediterráneos). Esto representa un incremento potencial de una flora invasora de arvenses nativas y exóticas conforme se extiende la deforestación para el uso agrícola del suelo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a M. Martínez Icó y P. Gaytán Guzmán por su entusiasta y calificada ayuda en este estudio. J. D. García Pérez (CHAPA) identificó la mayoría de nuestros ejemplares de herbario. M. C. Vargas-Mendoza y dos revisores anónimos ofrecieron valiosos comentarios sobre versiones preliminares del texto. M. L. Soto Pinto ayudó en la determinación de algunas especies. S. Meza Díaz apoyó en el análisis estadístico y el procesamiento electrónico de la información.

LITERATURA CITADA

- Archibold, O. W. 1989. Seed banks and vegetation processes in coniferous forests. In: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). Ecology of soil seed banks. Academic Press. San Diego. pp. 107-122.
- Augspurger, C. K. y S. E. Franson. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a neotropical forest. *J. Trop. Ecol.* 4: 239-252.
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. In: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). Ecology of soil seed banks. Academic Press. San Diego. pp. 53-66.
- Brown, J. S. y D. L. Venable. 1986. Evolutionary ecology of seed-bank annuals in temporally varying environments. *Am. Nat.* 127: 31-47.
- Cheke, A. S., W. Nanakorn y C. Yankoses. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. *Biotropica* 11: 88-95.
- Coffin, D. P. y W. K. Lauenroth. 1989. Spatial and temporal variation in the seeds banks of a semiarid grassland. *Am. J. Bot.* 76: 53-58.
- Epp, G. A. 1987. The seed bank of *Eupatorium odoratum* along a successional gradient in a tropical rain forest in Ghana. *J. Trop. Ecol.* 3: 139-149.
- Fenner, M. 1987a. Seedlings. *New Phytol.* 106 (Supplement): 35-47.

- Fenner, M. 1987b. Seed characteristics in relation to succession. In: Gray, A. G., M. J. Crawley y P. J. Edwards (eds.). Colonization, succession and stability. Blackwell. Oxford. pp. 103-114.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 221 pp.
- Goldberg, D. E. y K. L. Gross. 1988. Disturbance regimes of midsuccessional oldfields. Ecology 69: 1677-1688.
- González-Espinosa, M., P. F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. J. Veg. Sci. 2: 351-360.
- Grime, J. P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Limusa. México, D.F. 291 pp.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52:107-145.
- Guevara, S., S. y A. Gómez-Pompa. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. J. Arnold Arbor. 53: 312-329.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London. 892 pp.
- Hayashi, I. y M. Numata. 1971. Viable buried-seed population in the *Miscanthus* and *Zoysia* type grasslands in Japan; ecological studies on the buried-seed population in the soil related to plant succession VI. Jap. J. Ecol. 20: 243-252.
- Henderson, C. B., K. E. Petersen y R. A. Redak. 1988. Spatial and temporal patterns in the seed banks and vegetation of a desert grassland community. J. Ecol. 76: 717-728.
- Hoobs, R. J. y H. A. Mooney. 1986. Community changes following shrub invasion of grassland. Oecologia (Berlin) 70: 508-513.
- Houle, G. y S. Payette. 1990. Seed dynamics of *Betula alleghaniensis* in a deciduous forest of north-eastern North America. J. Ecol. 78: 677-690.
- Hughes, J. W. y T. J. Fahey. 1988. Seed dispersal and colonization in a disturbed northern hardwood forest. Bull. Torrey Bot. Club 115: 89-99.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology and seed dispersal. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 201-228.
- Huenneke, L. F. y C. Graham. 1987. A new sticky trap for monitoring seed rain in grasslands. J. Range Managem. 40: 370-372.
- Hume, L. y O. W. Archibold. 1986. The influence of a weedy habitat on the seed bank of an adjacent cultivated field. Can. J. Bot. 64: 1879-1883.
- Keever, C. 1950. Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. Ecol. Monogr. 20: 229-250.
- Kellman, M. C. 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. J. Appl. Ecol. 11: 669-677.
- Kramer, N. B. y F. D. Johnson. 1987. Mature forest seed banks of three habitat types in central Idaho. Can. J. Bot. 65: 1961-1966.
- Levassor, C., M. Ortega y B. Peco. 1990. Seed banks dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. J. Veg. Sci. 1: 339-344.
- Marks, P. L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. Ecol. Monogr. 44: 73-88.
- Marlette, G. M. y J. E. Anderson. 1986. Seed banks and propagule dispersal in crested-wheatgrass stands. J. Appl. Ecol. 23: 161-175.
- McClanahan, T. R. 1986. Seed dispersal from vegetation islands. Ecol. Model. 32: 301-309.
- Mooney, H. A. 1988. Lessons from Mediterranean-climate regions. In: Wilson, E. O. (ed.). Biodiversity. National Academy Press. Washington. pp. 157-165.
- Numata, M., I. Hayashi, T. Komura y K. Oki. 1964. Ecological studies on the buried seed population in the soil as related to plant succession. I. Jap. J. Ecol. 14: 207-215.
- Pickett, S. T. A. y M. J. McDonnell. 1989. Seed banks dynamics in temperate deciduous forest. In: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). Ecology of soil seed banks. Academic Press. San Diego. pp. 123-147.

- Pratt, D. W., R. A. Black y B. A. Zamora. 1984. Buried viable seeds in a Ponderosa pine community. *Ca. J. Bot.* 62: 44-52.
- Ramírez-Marcial, N. 1989. Banco y lluvia de semillas en la sucesión de bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 139 pp.
- Salonen, V. 1987. Relationship between the seed rain and the establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. *Holarct. Ecol.* 10: 171-174.
- Simpson, R. L., M. A. Leck y V. T. Parker. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. In: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press. San Diego. pp. 3-8.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation; a review. *Conserv. Biol.* 5: 18-32.
- Siegel, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. MacGraw-Hill. New York. 312 pp.
- Sorensen, A. E. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 443-463.
- Swaine, M. D. y J. B. Hall. 1983. Early succession in cleared forest land in Ghana. *J. Ecol.* 71: 601-627.
- Thompson, K. y J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893-921.
- Uhl, C., K. Clark, H. Clark y P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the Upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *J. Ecol.* 69: 631-649.
- Vlahos, S. y D. T. Bell. 1986. Soil seed bank components of the northern Jarrah forest of western Australia. *Aust. J. Ecol.* 11: 171-179.
- Wagner, P. L. 1962. Natural and artificial zonation in a vegetation cover: Chiapas, Mexico. *Geogr. Rev.* 52: 253-274.
- Werner, P. A. 1975. A seed trap for determining patterns of seed deposition in terrestrial plants. *Can. J. Bot.* 53: 810-813.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250-259.
- Wilcove, D. S., C. H. McLelland, y A. P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soulé, M. (ed.). *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, Mass. pp. 237-256.
- Williams-Linera, G. 1990. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22: 235-241.
- Young, K. R., J. J. Ewel, y B. J. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* 71: 156-173.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Second edition. Prentice-Hall. Englewood-Cliffs, New Jersey. 718 pp.