

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN
PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD OAXACA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y
APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES
(BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO)

REMOCIÓN Y LLUVIA DE SEMILLAS EN ETAPAS
SUCESIONALES DE BOSQUE DE NIEBLA EN SIERRA NORTE,
OAXACA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:

MARIA ADELA PÉREZ RÍOS

SANTA CRUZ XOXOCOTLÁN, OAXACA, DICIEMBRE DE 2006



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez, Oaxaca siendo las 13:00 horas del día 22 del mes de noviembre de 2006 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)**, para examinar la tesis de grado titulada: **Remoción y lluvia de semillas en etapas sucesionales de bosque de niebla en sierra norte, Oaxaca.**

Presentada por el alumno (a):

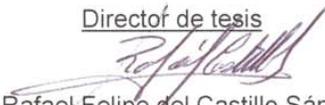
Pérez	Ríos	María Adela
Apellido paterno	materno	nombre(s)
Con registro:		
B	0	4
0	8	4
1		

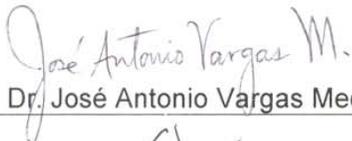
aspirante al grado de: **MAESTRO EN CIENCIAS EN CONSERVACION Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

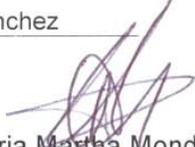
LA COMISION REVISORA

Director de tesis


Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez


Dr. José Antonio Vargas Medoza




Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro

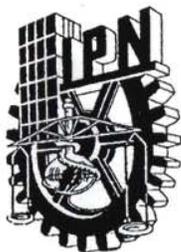

M. en C. Alejandro Flores Martínez

INSTITUTO POLITÉCNICO
NACIONAL
CIIDIR-UNIDAD-OAXACA


M. en C. Sonia Trujillo Argueta

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO


Dra. María del Rosario Arnaud Viñas



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez., Oaxaca, el 24 de noviembre de 2006, la que suscribe **PÉREZ RÍOS MARÍA ADELA**, alumna del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **B040841**, adscrita al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autora del trabajo de Tesis: “**Remoción y lluvia de semillas en etapas sucesionales de bosque de niebla en sierra norte, Oaxaca**”, realizado bajo la dirección del Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez, por lo cual cede los derechos de dicho trabajo, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: **Calle Hornos No. 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca** o e-mail ciidirox@ipn.mx o amprez232002@yahoo.es. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.



PÉREZ RÍOS MARÍA ADELA

RESUMEN

La remoción y lluvia de semillas son factores importantes en la regeneración natural de los bosques y pueden influir en su estructura y composición. Pero poco es lo que se conoce de estos factores en el bosque de niebla.

En el **Capítulo I** se estudió la remoción de semillas de tres especies típicas de etapas sucesionales durante la regeneración del bosque de niebla en El Rincón, Oaxaca, México: *Pinus chiapensis* de etapas iniciales, *Magnolia dealbata* de etapas intermedias y *Chamaedorea liebamannii* de etapas avanzadas. Se colocaron en campo paquetes de 5, 20 y 50 semillas de cada especie en cinco etapas sucesionales, a lo largo de los primeros 100 años después del abandono, durante el verano de 2005 e invierno de 2006. La remoción de las semillas fue monitoreada durante tres días consecutivos posterior a su colocación. Las semillas de cada especie fueron removidas a diferentes tasas, siendo mayor para *Magnolia* seguido de *Pinus* y *Chamaedorea*. La remoción de semillas para *Chamaedorea* disminuyó, a medida que aumentó la cantidad disponible. Pero en *Pinus* y *Magnolia* el número de semillas no afectó la tasa de remoción. Las etapas iniciales y avanzadas fueron las que presentaron mayor remoción de semilla y el invierno presentó la mayor remoción de semillas con respecto al verano. La fenología de semillas influencia las probabilidades de remoción y puede afectar la estructura y composición durante la regeneración del bosque de niebla.

En el **Capítulo II** se estudió la lluvia de semillas a lo largo de un gradiente sucesional durante la regeneración del bosque de niebla en El Rincón, Oaxaca, México. Se utilizaron 66 trampas de semillas de 1 m² distribuidas en seis etapas sucesionales, desde bosque incipiente (<15 años) hasta bosques >100 años. El estudio se realizó durante un año, con 11 visitas en las que se recolectaron las semillas de todas las trampas. Se identificaron 143 morfotipos de semillas de las cuales el 65% se clasificaron taxonómicamente. En general la abundancia de semillas y diversidad incrementó con la edad del bosque. El otoño fue donde se presentó la mayor abundancia de semillas. Las semillas de especies pioneras y avanzadas fueron más

abundantes en los habitats en los cuales se desarrollan, sugiriendo que ambas clases de semillas tienen una dispersión limitada. La abundancia de semillas anemocorias y no anemocorias no presentaron diferencias a lo largo del gradiente sucesional. Se concluye que la lluvia de semillas puede ser un factor importante en la composición de especies durante la sucesión secundaria del bosque de niebla y una limitada dispersabilidad de semillas puede contribuir a explicar la alta diversidad beta de los bosques de niebla.

ABSTRACT

Seed rain and seed removal are important factors for natural regeneration of forests. These factors may influence forest composition and structure, and are little understood in tropical montane cloud forest (TMCF) areas.

Chapter 1 deals with seed removal of three species typical of successional stages during TMCF regeneration in El Rincon, Oaxaca, Mexico: *Pinus chiapensis*, a pioneer species, *Magnolia dealbata*, a species typical of intermediate successional stages and *Chamaeodera liebmanii* of late successional stages. We set in the field packages of 5, 20 and 50 seeds in five successional stages, spanning more than 100 years after abandonment during summer 2005 and winter 2006. Seed removal was monitored the three days after the packages were set. The seeds of each species were removed at different rates, being higher for those of *Magnolia* followed by those of *Pinus* and *Chamaeodera*. In *Chamaeodera*, the rates of seed removal decreased as the initial number of seeds increased. But seed number did not affect the rate of seed removal in *Pinus* and *Magnolia*. The highest rates of seed removal were detected in both the earliest and latest successional stages studied and during the winter compared with summer time. Thus seed phenology may influence the rates at which seeds are removed and may affect the composition and structure of the forest during TMCF regeneration.

Chapter 2 deals with seed rain in a successional gradient during TMCF regeneration in El Rincon, Oaxaca, Mexico. Seed rain was monitored using 66 seed 1 m² traps distributed in 6 successional stages from incipient forest (<15 years after abandonment) to >100 years old growth forest. The study was conducted during one year, including 11 visits to the field in which all the seeds from each trap were collected. We identified 143 morphotypes of which 65 % could be identified taxonomically. In general, seed abundance and diversity increased with the age of the stand. Seeds of both pioneer and late successional species were more abundant in the habitats in which the adult plants occur naturally, suggesting that both kinds of seeds have limited dispersal capabilities.

We could not detect any difference in the abundance of anemocorous vs. non-anemocorous seeds through the successional gradient. We conclude that seed rain may have a significant role in the structure and composition of secondary forest in TMCFs areas and the limited dispersability of the seeds may contribute to explain the high beta diversity of TMCFs areas.

DEDICATORIA

Mis padres:

*ROBERTO PEREZ LUIS
Y
PATRICIA RIOS ALTAMIRANO*

*Por ser los pilares en mi vida, amarme, apoyarme en todas
mis metas y sueños. Gracias por siempre.*

Mis Hermanos

*Celerino, Lucio, Mauricia, Gualberta Teresa, Dionicia y principalmente a
Florencio y Cándido que gracias a su apoyo he logrado uno de mis sueños más
anhelados. Se que siempre que los necesite ellos estarán conmigo de manera
incondicional. Los quiero mucho, gracias.*

A mis sobrinos

Areli, Abril, Dulce, Belleza, Toño, Aldahir y Carritos.

Mis más grandes tesoros. Los quiero mucho.

A mis Cuñados

*Patricia, Jaime y Noe, por formar parte de
mi familia*

AGRADECIMIENTOS

A **Dios**, por darme la dicha de existir y contar con mis seres queridos:

Al **Instituto Politécnico Nacional y al CIIDIR Unidad Oaxaca**, por darme la oportunidad de superarme y crecer profesionalmente.

Esta tesis no hubiese sido posible sin el apoyo de las siguientes instituciones:

- Al **Programa Institucional de Formación de Investigadores del IPN (PIFI)**, por el, apoyo económico brindado para la realización de este trabajo.
- Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)** por el financiamiento otorgado durante mis estudios de postgrado.
- A **Darwin Initiative for the Survival of Species** (United Kingdom).
- A la **comunidad Europea INCO IV programme (BIOCORES project contract no. ICA4-CT 2001-10095)**.
- **Instituto Politécnico Nacional, CGPI: 20050340** (Proyecto: Biología, conservación y restauración de paisajes fragmentados de bosque).

A la **Bióloga Martha Olvera**, encargada de la colección de semillas del MEXU, por el apoyo otorgado en la identificación de algunas de las semillas recolectadas para este estudio y la revisión de ejemplares de herbario.

Al **Colegio de Frontera Sur (ECOSUR) de San Cristóbal de las Casas Chiapas**, por las facilidades otorgadas en la consulta de las especies de semillas con las que cuentan. A todas las personas que me ayudaron y facilitaron en especial a **Angélica Camacho Cruz**, por la ayuda proporcióna en esta investigación.

De manera especial agradezco al **Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez** por su importante colaboración en la revisión y comentarios aportados en la presente investigación.

A **Raúl Rivera García** por su apoyo y colaboración en el trabajo de campo y la elaboración de los mapas de ubicación.

A mis Asesores de Tesis, por brindarme su tiempo y dedicación en la revisión de este trabajo: **M. en C. Alejandro Flores, M. en C Sonia Trujillo, Dra. Demetria Mondragón** y al **Dr. José Antonio Vargas**.

Al **Dr. Rodolfo Solano** por el tiempo que dedico en la revisión y las aportaciones dadas a este trabajo.

A mis Amigas **Dulce Maria, Silvia, Maricela e Irma Flor** porque así las considero, por su ayuda, apoyo y consejo durante este tiempo. Las quiero mucho, gracias.

A todas aquellas personas que me brindaron su apoyo y confianza. Gracias.

ÍNDICE

TEMAS	Pág.
RESUMEN	iv
ABSTRACT	vi
INDICE DE FIGURAS	xii
CAPITULO I REMOCIÓN DE SEMILLAS DE TRES ESPECIES EN CINCO ETAPAS SUCESIONALES EN UN ÁREA DE BOSQUE DE NIEBLA	1
RESUMEN.....	2
SUMARY.....	4
1.1 INTRODUCCIÓN	
1.1.1 Generalidades.....	5
1.1.2 Remoción de semillas previamente dispersadas.....	5
1.1.3 Bosque de niebla y sucesión.....	7
1.1.4 Objetivo.....	9
1.1.5 Hipótesis.....	9
1.2 MATERIALES Y MÉTODOS	
1.2.1 Descripción de la zona de estudio.....	10
1.2.2 Sitios de muestreo y especies seleccionadas.....	11
1.2.3 Muestreo.....	13
1.2.4 Análisis de datos.....	13
1.3 RESULTADOS	
1.3.1 Efecto de la especie.....	15
1.3.2 Efecto de la cantidad de semillas.....	16
1.3.3 Efecto de la época del año.....	18
1.3.4 Efecto de la etapa sucesional.....	18
1.3.5 Efecto etapa-estación.....	18
1.3.6 Presencia de fauna.....	18
1.4 DISCUSIÓN.....	23
1.5 IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN.....	26
1.5 CONCLUSIONES.....	27
1.7 BIBLIOGRAFÍA.....	29
APÉNDICE 1.1 Ilustraciones de las especies de semillas utilizadas en el experimento de remoción y que representan extremos en el estado de madurez del bosque de niebla de El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.	31
CAPITULO II LLUVIA DE SEMILLAS A LO LARGO DE UN GRADIENTE SUCESIONAL EN UN ÁREA DE BOSQUE DE NIEBLA.....	32
RESUMEN.....	33
SUMARY.....	34
2.1 INTRODUCCIÓN.....	
2.1.1 Generalidades.....	35
2.1.2 Lluvia de semillas.....	36
2.1.3 Sucesión secundaria.....	38
2.1.4 Objetivo general.....	41

2.1.5 Objetivos específicos.....	41
2.1.6 Hipótesis.....	42
2.2 MATERIALES Y METODOS	
2.2.1 Descripción de la zona de estudio.....	43
2.2.2 Edad del bosque.....	45
2.2.3 Trabajo de campo.....	46
2.2.4 Trabajo de Gabinete.....	46
2.2.5 Especies Identificadas.....	47
2.2.6 Análisis estadístico.....	48
2.3 RESULTADOS	
2.3.1 Identificación de semillas.....	49
2.3.2 Abundancia de semillas.....	49
2.3.3 Riqueza de especies.....	52
2.3.4 Lluvia de semillas de especies pioneras intermedias y avanzadas a lo largo de la sucesión.....	54
2.3.5 Dispersión anemocoria.....	57
2.4 DISCUSIÓN.....	58
Abundancia de especies	58
Riqueza de especies	59
Lluvia de semillas de especies pioneras, intermedias y avanzadas	60
Dispersión anemocoria	61
2. 6. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN.....	62
2.7 CONCLUSIONES.....	63
2.8 BIBLIOGRAFIA.....	64
APÉNDICE 2.1 Listado taxonómico de las especies identificadas y registradas en la lluvia de semillas en el bosque de niebla de El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca.	67
APÉNDICE 2. 2 Ilustraciones de las semillas identificadas al nivel de familias, géneros o especies. Registradas en la lluvia de semillas en el bosque de niebla de El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	70
APÉNDICE 2.3 Disponibilidad de semillas a lo largo del año de especies que representan a los diferentes estados de sucesión del bosque de niebla, en El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca.....	89

INDICE DE FIGURAS

TEMA	PAG.
Figura 1.1 Ubicación de los sitios de remoción de semillas de <i>P. chiapensis</i> , <i>M. dealbata</i> y <i>C. liebmannii</i> en el bosque de niebla de El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	13
Figura 1.2. Promedio de remoción media por día (± 1 error estandar) de semilla de <i>C. liebmannii</i> (cham) <i>M. dealbata</i> (magn) y <i>P. chiapensis</i> (pino) en un área de bosque de niebla en el Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	15
Figura 1.3. Remoción media por día (± 1 error estándar.) de semilla de <i>C. liebmannii</i> , <i>M. dealbata</i> , y <i>P. chiapensis</i> de acuerdo con la cantidad inicial de semillas, en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.	17
Figura 1.4. Remoción media por día (± 1 error. estándar.) de semillas de niebla en <i>C. liebmannii</i> , <i>M. dealbata</i> , y <i>P. chiapensis</i> de acuerdo con la época del año (verano e invierno) y la etapa sucesional, en un área de bosque de El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	20
Figura 1.5 Semillas de <i>M. dealbata</i> colocadas para evaluar la remoción de semilla de dicha especie que muestran el pericarpio comido por insectos pequeños en el bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte.....	21
Figura 1.6 Semillas de <i>P. chiapensis</i> , comidas donde se observa la presencia de insectos (coleópteros) en el bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	22
Figura 2.1 Ubicación de los sitios de estudio, para evaluar la lluvia de semillas, en el Bosque de Niebla de El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	44
Figura 2.2 Variación sucesional en la cantidad de semillas por unidad de superficie en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	50
Figura 2.3 Variación estacional en la cantidad de semillas por unidad de superficie en un área de bosque de niebla en el Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	51
Figura 2.4 Variación sucesional en la riqueza de especies de semillas por unidad de superficie, en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	52

Figura 2.5 Variación estacional de la riqueza de especies por unidad de superficie, en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	53
Figura 2.6 Proporción de especies de etapas iniciales y la etapa sucesional, en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	54
Figura 2.7 Proporción de especies de etapas intermedias y la etapa sucesional, en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	55
Figura 2.8 Proporción de especies de etapas avanzadas y la etapa sucesional, en un área de bosque de niebla en el Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	56
Figura 2.9 Proporción de especies dispersadas por viento en las etapas sucesionales del bosque de niebla en el Rincón Sierra Norte, Oaxaca.....	57

CAPITULO I

**REMOCIÓN DE SEMILLAS DE TRES ESPECIES A LO LARGO DE UN
GRADIENTE SUCESIONAL EN UN AREA DE BOSQUE DE NIEBLA.**

RESUMEN

Remoción de semillas de tres especies nativas a lo largo de una gradiente sucesional en un área de Bosque de Niebla.

El bosque de niebla se encuentra entre los ecosistemas más diversos del mundo. Es uno de los más amenazado debido a la tala inmoderada como parte del manejo del sistema de roza y quema o por otros factores. Las áreas del bosque de niebla son abandonadas después de ser usadas para cultivar maíz dando lugar a un proceso natural de regeneración del bosque. Este proceso depende de muchos factores como la cantidad y calidad de semillas que arriban y su tasa de remoción de estas una vez dispersadas de la planta madre (sucesión secundaria). El proceso posterior es poco conocido a pesar de su importancia potencial durante la sucesión secundaria. En El Rincón Sierra Madre de Oaxaca, México, se estudió la dispersión secundaria de semillas de tres especies de árboles, *Pinus chiapensis*, *Magnolia dealbata* y *Chamaedorea liebmannii*, las cuales son típicas de etapas iniciales, intermedias y avanzadas, respectivamente. En las áreas del bosque de niebla se estudió si la tasa de cambio de remoción de semillas depende de la cantidad inicial durante las dos épocas del año: invierno y verano en cinco etapas a largo de los primeros cien años después del abandono. Los datos fueron analizados usando el modelo general lineal. Se encontró que la dispersión secundaria de semillas varió significativamente entre las especies estudiadas. La mayor remoción de semillas se presentó en *Magnolia*, seguida de *Pinus* y *Chamaedorea*, dependiendo de la etapa sucesional, para *Magnolia* y *Pinus* hubo mayor remoción de semillas en las etapas iniciales y avanzadas del bosque, en donde se han reportado mayor abundancia de mamíferos. En *C. liebmannii* la fracción de semillas removidas aumentó cuando éstas se presentaron en menor cantidad, pero en *M. dealbata* y *P. chiapensis* fue independiente de la cantidad de semillas iniciales. La remoción de semillas fue mayor en invierno, cuando estas son mas escasas que durante el verano. Se concluye que la fonología de las semillas influencia las probabilidades de remoción. Por lo tanto, para planes de restauración con el uso de semillas se debe considerar la época de año en la cual las semillas son plantadas. Si la remoción de semillas depende de la etapa sucesional y las especies, concluimos que la dispersión

secundaria de semillas puede influir en la composición y estructura del bosque durante la sucesión.

SUMMARY

Seed removal of three native species along a successional gradient in a tropical montane cloud forest area

Tropical montane cloud forests (TMCFs) are among the most diverse ecosystems of the world. Due to land clearing, this ecosystem is also one of the most endangered. As part of the slash-and-burn system of management or for other reasons, TMCF areas are abandoned after being used for growing corn, giving rise to a natural process of forest regeneration. This process depends on many factors such as the quantity and quality of incoming seed and the rate at which seeds are removed once dispersed from the maternal plant (secondary succession). The latter process is poorly understood despite its potential importance during secondary succession. In El Rincon Sierra Madre the Oaxaca, Mexico, we studied secondary seed dispersal of three species, *Pinus chiapensis*, *Magnolia dealbata* and *Chamaedorea liebmannii*, which are typical of early, intermediate, and later stages of succession, respectively, in Mexican TMCF areas. We also explored if the rate of seed removal change depends on the initial amount of seed dispersed during two seasons: winter and summer, in five successional stages spanning more than a hundred years after abandonment. The data were analyzed using general linear models. We found that secondary seed dispersal varied greatly among the species studied. Seed removal was higher for *Magnolia* followed by *Pinus* and *Chamaedorea*, and depends on the successional stage, being higher for *Magnolia* and *Pinus* at both earlier and later stages of forest development, where the abundance of small mammals is reported to be higher. For *Chamaedorea*, seed removal was proportionally higher when the initial amount of seed was lower, but independent of the initial amount for *Pinus* and *Magnolia*. Seed removal was higher during winter time when seeds are scarcer than during summer. We conclude that seed phenology influence the probabilities of seed removal. Therefore, restoration plans using seeds should consider the season at which seeds are sown. Since seed removal depend on the successional stage, and the species, we conclude that secondary seed dispersal may influence the composition and structure of the forest during secondary succession.

1.1 INTRODUCCIÓN

1.1.1 Generalidades

Una vez dispersadas las semillas al piso del bosque por diversos factores (agua, viento, aves, etc.), éstas pueden ser transportadas (mecanismo por el cual la semilla es llevada de un a otro) o removidas (cambio de sitio de las semillas) por animales dispersores y acumuladores como hormigas, escarabajos y roedores (Vander Wall *et al.*, 2005). Este proceso se conoce como dispersión secundaria. Las semillas también pueden germinar y establecerse como plántulas, persistir como semillas en estado latente por un tiempo o morir por factores como depredación, invasión microbiana e infección por hongos (Clark y Wilson, 2003). En el bosque tropical húmedo, una vez que se da la dispersión de frutos o semillas al piso del bosque, gran parte de la fauna silvestre como aves, mamíferos e insectos encuentran en ellas un recurso alimenticio importante (Martínez-Sánchez, 2004). Los mamíferos terrestres como roedores, monos y tapires, consumen grandes cantidades de semillas y frutos que caen en el suelo (Sánchez-Rojas *et al.*, 2004). Entre los mamíferos que remueven semillas están los roedores que pueden ser un factor muy importante para la regeneración exitosa de ciertos árboles (Sánchez-Rojas *et al.*, 2004; Arias-Le Claire, 2001). Sin embargo, las altas tasas de fragmentación de los bosques tropicales han disminuido la diversidad de la fauna en los bosques maduros o de edad avanzada. Por consiguiente la depredación y dispersión secundaria en el piso del bosque por la comunidad de animales consumidores y dispersores de semillas, también puede ser afectada por la perturbación. Sin embargo poco se sabe de este fenómeno, particularmente en bosque de niebla.

1.1.2 Remoción de semillas previamente dispersadas

Numerosos estudios se han enfocado a conocer diversos aspectos de la biología de las semillas, particularmente su dispersión y remoción. Esto puede ser uno de los factores que influyen en la estructura y composición de las comunidades vegetales. Martínez-Sánchez (2004) comparó la remoción de semillas en bosques

tropicales perennifolios continuos y fragmentados, con semillas de frutos carnosos y secos, de tamaños grandes y pequeñas, colocando 100 semillas de cada especie en los sitios de muestreo. Este estudio detectó una mayor presencia de fauna silvestre consumidora de semillas en el bosque fragmentado. Los frutos carnosos tuvieron mayor aceptación que los secos y las semillas pequeñas fueron más removidas que las grandes. Andresen y colaboradores (2005) estimaron la remoción de dos especies de árboles en bosque secundario con o sin aclareo y en un bosque maduro. Estos autores encontraron una mayor remoción de semillas en bosques secundarios que en el bosque maduro, así como diferencias de remoción con las dos especies. La remoción de semillas puede variar dependiendo de la abundancia con la que se presente; por ejemplo, Sánchez-Rojas y colaboradores (2004), estudiaron la remoción de 11 especies tropicales, con densidades bajas (5), medias (25) y altas (50) de semillas. Estos autores encontraron mayor remoción en cantidades altas con respecto a cantidades bajas.

Otro de los factores que puede influir en la remoción de semillas es la época del año. Un estudio realizado por Brewer y Rejmánek (1999) sobre remoción de frutos. En este estudio se concluye que el fruto de *Astrocaryum* presentó una mayor remoción en la estación seca con respecto a la estación húmeda. Esto puede estar influenciado a su vez por la disponibilidad de alimentos para los dispersores de semillas.

Las semillas varían ampliamente en contenido nutrimental, tamaño y calidad entre especies (Harper, 1977). Es por ello que se espera que la tasa de remoción sea muy variable de una especie a otra. Y esta remoción diferencial puede influir en la composición y estructura de un bosque. Es probable que las especies con mayor tasa de remoción sean más comunes en el bosque que aquellas con menor tasa de remoción. En El Rincón en la Sierra Madre de Oaxaca, el *Pinus chiapensis* (Martínez) Andersen domina las etapas sucesionales tempranas del bosque de niebla, su semilla es alada y por lo tanto, dispersada por viento (del Castillo, 1995). *Magnolia dealbata* Zucc., es una especie con un pericarpio de color rojo muy llamativo, lo que sugiere una dispersión por animales. Esta especie es de etapas intermedias en la sucesión, de acuerdo con el estudio de Blanco-Macias (2001). Finalmente,

Chamaedorea liebmanni Marttens, M., es una planta muy común en el sotobosque de bosques maduros de esta región y su fruto con pulpa carnosa de color rojo sugiriendo dispersión por animales. Estas tres especies por lo tanto representan extremos comunes de la zona de los tipos de plantas que se presentan en estos bosques. Por lo tanto, el estudio de la remoción de semillas dichas especies puede ser ilustrativo del tipo de dispersión secundaria que se presenta en estos ecosistemas, ante la imposibilidad de hacer estudios de remoción de semillas de todas las especies de estos bosques.

La mayoría de los estudios de remoción de semillas en zonas tropicales se han llevado a cabo en bosques de baja altitud. Hasta el momento, no se dispone de estudios en bosques de niebla que se establecen en zonas de mayor altitud, a pesar de la posible transferencia de este proceso en la regeneración del bosque.

1.1.3 Bosque de niebla y sucesión

Los bosques de niebla son ecosistemas densos, abundantes en epifitas y plantas vasculares que prosperan gracias a la alta humedad relativa que prevalece durante todo el año (Puig y Bracho, 1987). En los bosques de niebla existe una mezcla de plantas neotropicales y de afinidades boreales y albergan una gran cantidad de especies endémicas de flora y fauna. Este bosque se distribuye de manera discontinua a lo largo de la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental (Puig y Bracho, 1987). Actualmente estos bosques están amenazados por actividades humanas, que han reducido notablemente su extensión. Los disturbios en los bosques en general pueden ser locales y de bajo impacto, o extenso y de alto impacto. Después de que un área agrícola o ganadera es abandonada, ésta es rápidamente ocupada por plantas pioneras, dando lugar al proceso conocido como sucesión sucesión, una vez que la perturbación que destruyó el bosque cese. Este proceso implica una alteración progresiva en la estructura y composición de especies (Grime, 1979 en Anónimo, 2001). A medida que la sucesión progresa, se presenta un incremento en altura y área foliar de las especies. Las especies pioneras son remplazadas por otras más tolerantes a las condiciones más sombrías y húmedas de los bosques maduros.

En la zona de El Rincón en Sierra Norte, Oaxaca, el bosque de niebla ha sufrido disturbios considerables, que lo han fragmentado ocasionando pérdidas en su riqueza florística. Durante los primeros 100 años de desarrollo del bosque se producen grandes cambios en la composición de especies. Como el disturbio se presenta de manera regular, esto ha ocasionado que el paisaje se haya transformado en mosaicos de comunidades con diferentes estados de sucesión. El bosque de niebla de El Rincón presenta una gran riqueza de especies, por lo que es importante su conservación; sin que esto implique el descuido de los bosques secundarios que albergan especies que juegan un papel importantes en la dinámica de los bosques de niebla (Blanco-Macias, 2001).

Pueden ser muchos los factores que influyen en el cambio de la estructura y composición de la vegetación y una de ellos son las diferentes tasas de remoción de semilla que se pueden presentar en las etapas sucesionales del bosque. Un estudio en El Rincón ha mostrado que la mayor abundancia de mamíferos pequeños se presenta en etapas iniciales y avanzadas del bosque de niebla (Hernández, en preparación). Dado que estos organismos son frugívoros o granívoros importantes se espera que los cambios sucesionales afecten la tasa de remoción de semillas a través de cambios en la composición y abundancia de roedores.

En otro estudio sobre lluvia de semillas en diferentes etapas sucesionales del bosque de niebla, se encontró variaciones mensuales importantes en el aporte de semillas. El mayor aporte de semillas fue en el verano con respecto al invierno (ver Cáp. II de este trabajo). De manera que si la disponibilidad de semilla afecta la tasa de remoción de semilla es probable que se encuentren tasas de remoción de semillas diferentes en distintas épocas del año en este tipo de bosque.

1.1.4 Objetivo

Comparar la remoción de semillas en las diferentes etapas de regeneración del bosque de niebla para tres especies, una típica de etapas iniciales, otra de etapas intermedias y otra de etapas avanzadas en dos épocas del año (verano e invierno), variando la cantidad inicial de semilla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

1.1.4 Hipótesis.

1. La tasa de remoción de semillas de *C. liebmannii*, *M. dealbata* y *P. chiapensis* será mayor para las dos primeras especies ya que éstas presentan pulpa carnosa que posiblemente atraiga más a los dispersores y/o consumidores de semillas, que para *P. chiapensis* que carece de estructura.
2. La tasa de remoción de semillas será mayor cuando éstas se presente en menor cantidad, si la cantidad presentada esta por debajo del límite de saciamiento de los dispersores y/o consumidores de semillas.
3. Si la tasa de remoción de semilla esta limitada por la abundancia de animales dispersores, entonces la mayor tasa de remoción de semilla se presentará en las etapas sucesionales iniciales y avanzadas, debido a que en ella se presenta una mayor diversidad de mamíferos pequeños (o roedores).
4. Si las semillas son un recurso limitado para los animales dispersores consumidores de semillas, entonces la mayor tasa de remoción de semillas será en la estación fría (invierno), que en la estación cálida (verano), por presentar la primera menor tasa en el aporte de semillas.

1.2 MATERIALES Y METODOS

1.2.1 Descripción de la zona de estudio

El estudio se realizó en el sureste de México en la Sierra Madre de Oaxaca, en la región conocida como El Rincón, ubicada entre los paralelos 17°23" y 17°23' de latitud N y los meridianos 95°16' y 96°22' de longitud W. Esta región políticamente pertenece a los distritos de Villa Alta e Ixtlán de Juárez. Presenta altitudes que van de los 1,500 a los 3,000 m s.n.m. (Fig. 1.1). El clima varía de templado húmedo a semicálido húmedo y corresponde a las formulas C(m)(w)b(i)g y (A)C(m)w"b(i)g, según el sistema de Köppen modificado por García (1981). La precipitación media es de 1,719 mm anuales, pero puede alcanzar hasta los 3000 mm en los años más lluviosos. La temperatura media anual es de 18.3° C, con un máximo promedio de 22° C y la mínima promedio de 15° C. La zona de estudio está conformada por bosque de niebla, bosque de pino-encino de diferentes edades y acahuales. También se encuentran zonas dedicadas al cultivo de maíz y policultivos (cafetales) (Blanco-Macias, 2001). El suelo varía dependiendo del estado de madurez del bosque. En zonas de acahual y cultivo, la textura es franco arenoso. El bosque incipiente presenta un estado de intemperismo con una textura franco limoso. En bosques jóvenes y maduros la textura es franco arcillosa. En general, estos suelos presentan textura gruesa, con un pH menor a 5, por lo que se le considera ácido y de fácil lixiviación. La acidez es menor en las partes más bajas del perfil y aumenta con la edad del bosque (Bautista-Cruz *et al.*, 2003).

En El Rincón se estudiaron dos sitios en las cercanías de la comunidad de Tanetze de Zaragoza (17°22'27" N, 96°16'52" W) con una altitud media de 1900 m s.n.m. y San Juan Juquila Vijanos (Tarántulas) (17°20'15" N, 96°17'18" W) con una elevación media de 1850 m. Estos sitios presentan características ambientales similares y en ellas se encuentran representados diferentes estados de sucesión secundaria, pues las tierras utilizadas para cultivar maíz se abandonan al cabo de varios años al perder fertilidad. Sobre estas tierras se desarrolla una vegetación secundaria. Así, la zona de bosque de niebla de El Rincón presenta un mosaico de etapas serales que van desde cultivos, acahuales (vegetación secundaria con 15 años

aproximadamente a partir de su abandono), bosques incipientes (≈ 45 años), bosques jóvenes (≈ 75 años) y bosques maduros (≈ 100 años).

1.2.2 Sitios de muestreo y especies seleccionados

Las etapas sucesionales fueron determinadas a partir de las edades de los árboles de *P. chiapensis* presentes en los sitios de estudio, debido a que es uno de los primeros colonizadores después del disturbio, además de ser un árbol heliófilo que no regenera bajo el dosel (del Castillo, 1995). Se tomaron muestras de árboles para contar los anillos desde el núcleo hacia el exterior, debido a que el crecimiento de los anillos coincide con el crecimiento anual de los árboles. Así también se tomó en cuenta la composición florística y estructura de la vegetación de las especies de árboles primarios típicos del bosque de niebla, como la opinión de las personas de las comunidades en los sitios de estudio (Bautista-Cruz & del Castillo, 2005). Cada etapa sucesional consistió en una serie ordenada de cinco categorías de diferentes edades después del abandono; bosque incipiente (< 15 años) con una parcela, bosque joven (≈ 15 años) con una parcela; bosque intermedio (≈ 45 años) con tres parcelas; bosque maduro (≈ 75 años), con dos parcelas y bosque viejo (≈ 100 años) con tres parcelas. Como no fue posible asignar la edad del bosque de manera exacta, a cada etapa sucesional se le asignó un valor ordinal; es decir, 1 para bosque incipiente, 2 para bosque joven y así sucesivamente.

En función de la cantidad disponible de semillas, colectadas y el estado sucesional en el que se encuentran, se seleccionaron tres especies. *Pinus chiapensis*, es un árbol maderable y ecológicamente importante que se encuentra amenazado, además es una especie endémica del sur de México y Guatemala, representativa de estados sucesionales tempranos del bosque de niebla en Sierra Norte, Oaxaca (del Castillo, 1995). Las semillas presentan alas, que se separan al caer al suelo y presentan un color castaño oscuro, globulosas ligeramente comprimidas (Miembro-Rocas, 1989). Las semillas miden aproximadamente 5.7 por 3 mm y pesan 14 mg. *Magnolia dealbata* que es una especie de etapas intermedias. Sus semillas son grandes rojas con testa ariloide, separada del endospermo, pero pegada a el mediante un hilo sedoso (Heywood, 1985). Estas miden 11.5 por 7.1 mm y peso

aproximadamente de 0.1138 mg. *Chamaedorea. liebmannii* es una especie de etapas avanzadas. Sus semilla son redonda con endospermo rojo (al madurar), mide aproximadamente 6.0 mm de diámetro y pesa 0.6117 gr. (Blanco-Macias, 2001; Bautista-Cruz *et al.*, 2003). De acuerdo con las cantidades de semillas utilizadas por Sánchez-Rojas y colaboradores (2004), en este estudio se utilizaron paquetes de 5, 20 50 de cada una de las especies de semillas con el fin de ver diferencias en la cantidad de semillas iniciales.

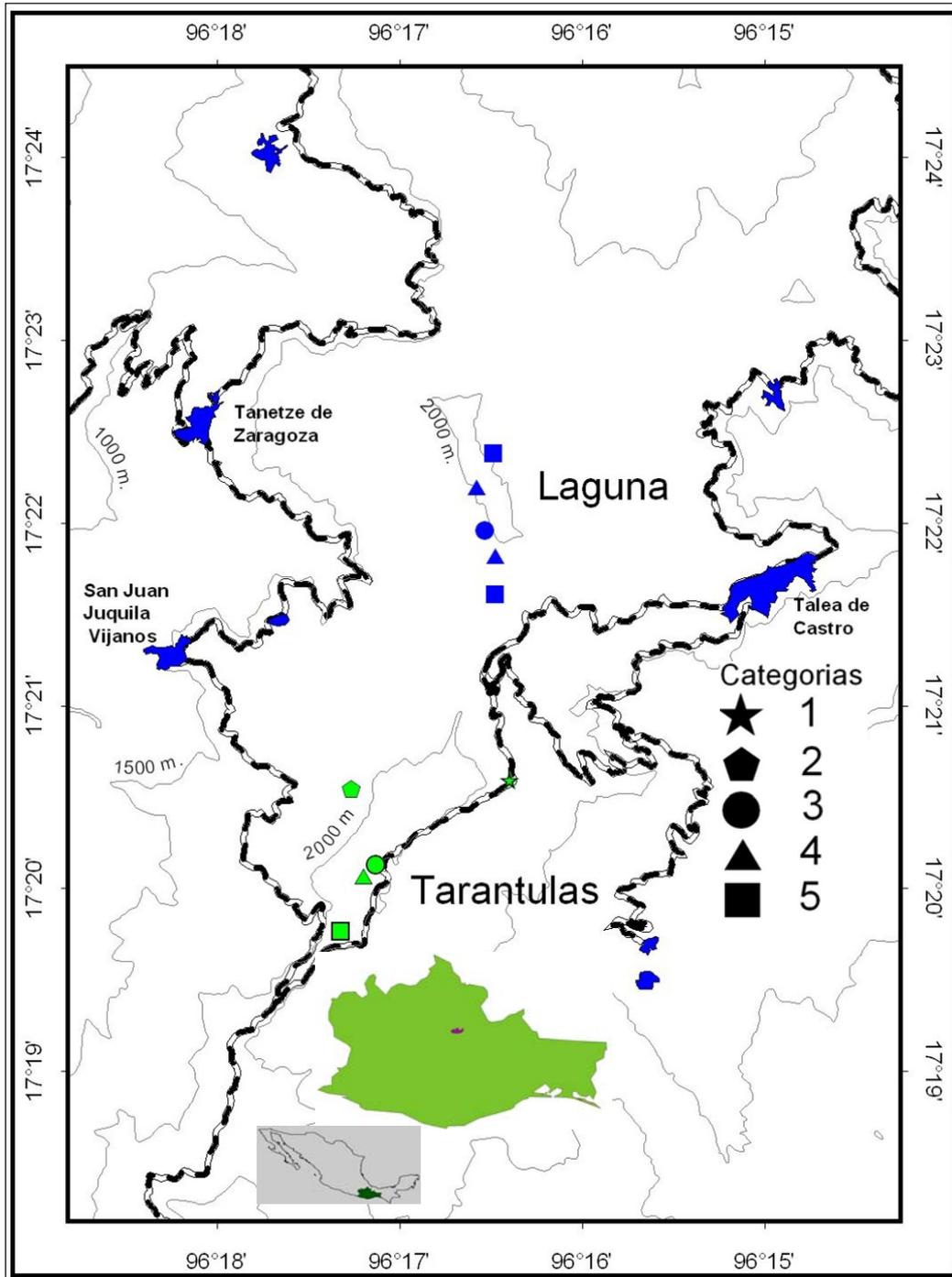


Figura 1.1 Ubicación de los sitios de estudio de remoción de semillas de *P. chiapensis*, *M. dealbata* y *C. liebmanni* en el bosque de niebla de El Rincón Sierra Norte, Oaxaca. Las categorías se refieren a la edad aproximada de los sitios después del abandono. 1, bosque incipiente (≤ 15 años), 2, bosque joven (≈ 15 años), 3, bosque intermedio (≈ 45 años), 4, bosque maduro (≈ 75 años), 5, bosque viejo (≈ 100 años). Mapa realizado por Raúl Rivera García.

1.2.3 Muestreo

Se realizaron dos experimentos de remoción de semilla que comprendieron a la estación calida (verano) y a la estación fría (invierno) entre septiembre de 2005 y enero de 2006. En cada parcela se trazaron nueve cuadros sobre el piso del bosque de 20 por 20 cm aproximadamente, separados cada tres cuadros a una distancia aproximada de 10 m, a los que previamente se les eliminó la hojarasca. En los primeros tres cuadros se colocaron paquetes de 50 semillas (densidad alta) de cada especie seleccionadas una especie por cuadro. En los siguientes tres cuadros se colocaron 20 semillas (densidad media) y los últimos cuadros paquetes de 5 semillas (densidad baja). Se realizaron revisiones durante tres días a partir del inicio del experimento. En cada día se registro el número total de semillas removidas y el estado de las que quedaron; es decir, si estaban completas o comidas. Se consideró semilla removida si ésta había desaparecido totalmente o había sido roída, quedando solo restos del pericarpio (solamente para *M. dealbata* y *C. liebmanni*, debido a que *P. chiapensis* no tiene pericarpio) en los sitios. En el último día de revisión las semillas restantes fueron retiradas de los sitios de muestreo, a fin de evitar su germinación en el sitio de estudio.

1.2.4 Análisis de datos

A partir de los datos de remoción por día para cada especie en los sitios muestreados, se estimó el porcentaje de remoción diaria de las especies, periodo de muestreo y etapa sucesional. Debido a que las transformaciones recomendadas (arcoseno) no mejoraban la normalidad ni la homogeneidad de las varianzas, supuestos necesarios para la realización del análisis estadístico paramétrico, se realizó una transformación ordinal (Conover, 1980). Los datos se ordenaron de menor a mayor valor. Al dato de menor valor se le asignó el valor 1; al siguiente 2 y así sucesivamente. La prueba de normalidad se realizó con el procedimiento univárate de SAS. Los datos se analizaron por especie usando el modelo general lineal (GLM) de SAS (v.8.01, SAS Institute, 1990) el cual se realizó como a continuación se describe: $Y = \beta_0 + \beta_1a + \beta_2b + \beta_3c + \beta_4ab + \beta_5cb + \beta_6abc + \epsilon$, en donde Y es la tasa de remoción de semilla transformada en escala ordinal, "a" es la cantidad inicial de semilla, "b" se refiere a la estación, "c" es la etapa sucesional y sus

interacciones, β_i son los coeficientes del modelo, β_0 es la media general y ε el error del modelo. El análisis de significancia de las β 's indica que su valor es significativamente diferente de cero y por lo tanto revela si el efecto analizado tiene o no efecto sobre la tasa remoción de semilla.

1.3 RESULTADOS

1.3.1 Efecto de la especie

La tasa de remoción diaria de semilla varió dependiendo de la especie. Las semillas más removidas fueron las de *M.dealbata*, seguida de *P. chiapensis* y por último *C. liebmannii*, (Fig. 1.2). Las diferentes tasas de remoción de semillas a lo largo del gradiente sucesional estudiado fuera diferente entre las especies analizadas. Por ello cada especie se analizó por separado.

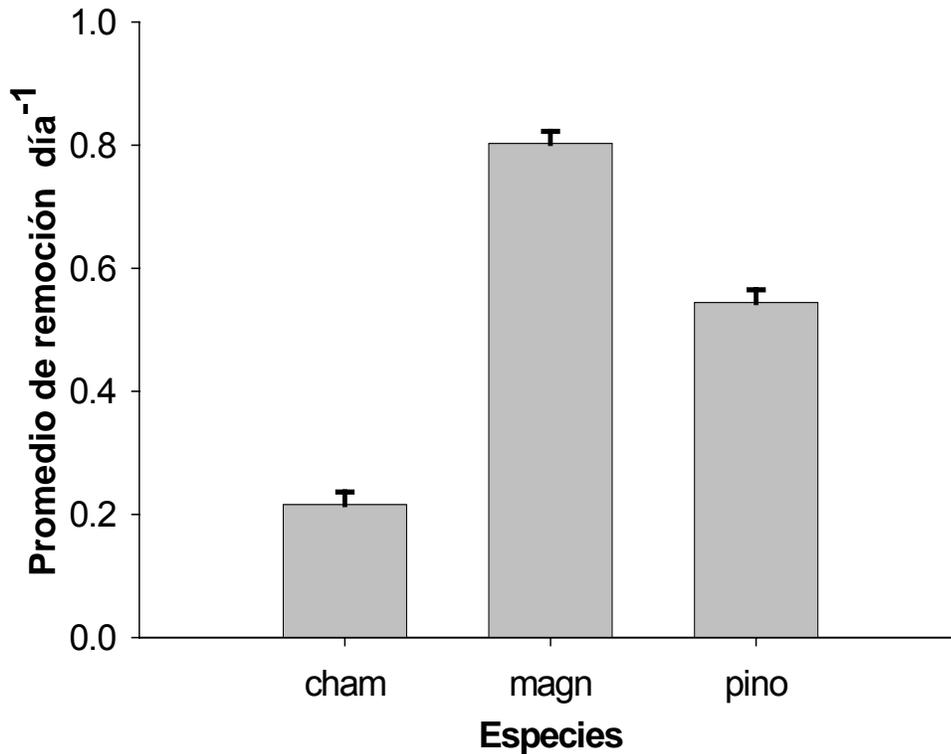


Figura 1.2 Promedio de remoción media por día (± 1 error estándar) de semilla de *C. liebmannii* (cham), *M. dealbata* (magn) y *P. chiapensis* (pino) en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca. Se promediaron los valores durante todas las etapas sucesionales estudiadas y durante las dos épocas del año estudiadas.

1.3.2 Efecto de la cantidad inicial de semillas

La tasa de remoción de semillas es diferente dependiendo de la disponibilidad de éstas. Pero esta afirmación es válida solo para *C. liebmannii*, ($F_{1, 40} = 4.52$, $P = 0.0396$), pues para las otras dos especies no hubo diferencias significativas. La mayor remoción de semillas se observó en los lotes con cantidades bajas (5 semillas) y la menor tasa de remoción en los lotes con mayor cantidad inicial de semilla. En *M. dealbata* ($F_{1, 40} = 1.68$, $P = 0.2019$) y *P. chiapensis* ($F_{1, 40} = 0.06$, $P = 0.8065$) la remoción de semillas fue independientemente de la cantidad inicial de semilla (Fig. 1.3).

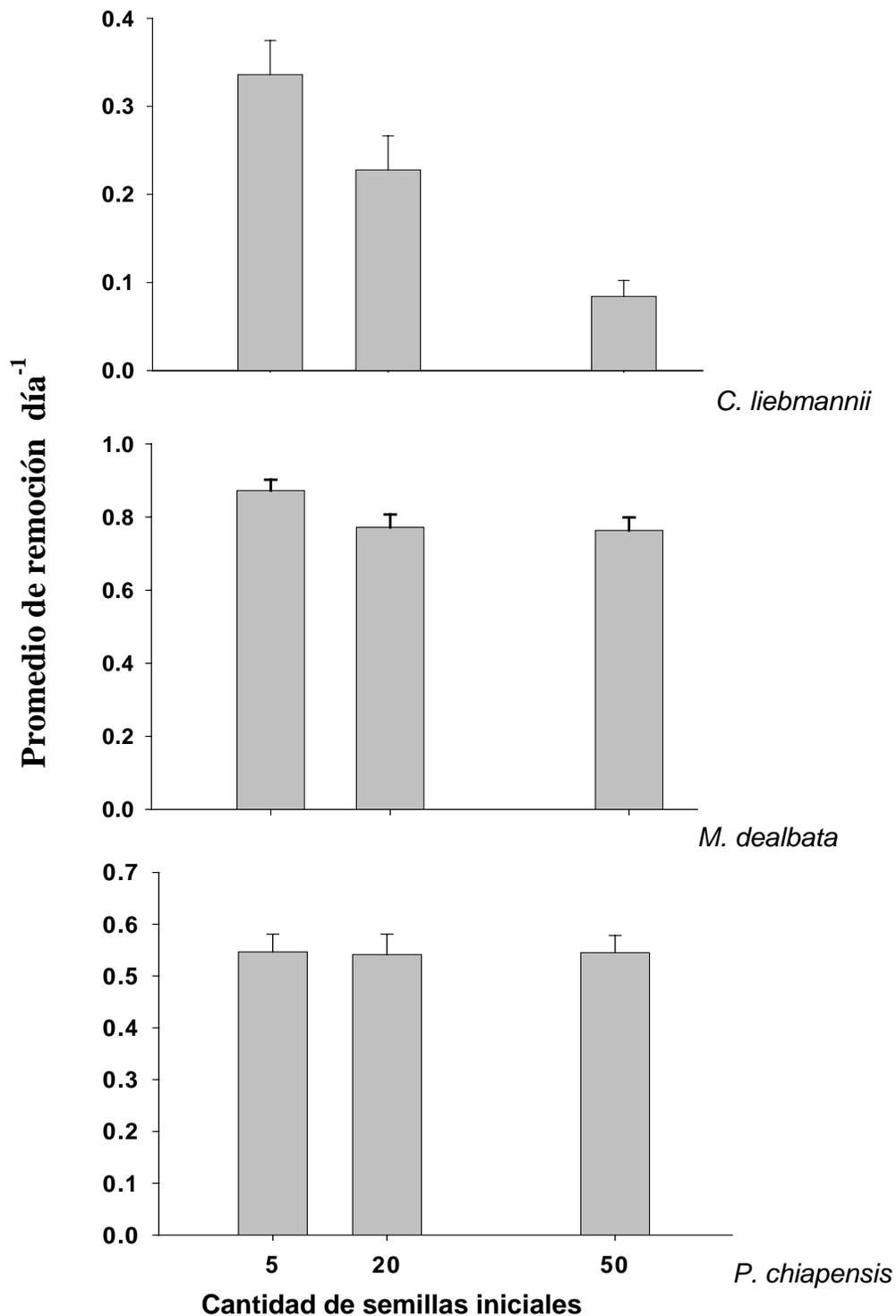


Figura 1.3. Remoción media por día (± 1 error estándar) de semilla de *C. liebmannii*, *M. dealbata* y *P. chiapensis* de acuerdo con la cantidad inicial de semillas, en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

Se encontraron interacciones entre las variables analizadas, sin embargo, cada variable presentó particularidades bien definidas, que se describen a continuación:

1.3.3 Efecto de la época del año

La tasa de remoción de semilla varió dependiendo de la estación del año. El invierno fue donde se presentó la mayor remoción de semillas por día, con respecto a la observada en verano. En *M. dealbata* ($F_{1, 50} = 43.79$, $P < 0.0001$) y en *P. chiapensis* ($F_{1, 50} = 19.15$, $P < 0.0001$) las diferencias fueron al significativas. Para *C. liebmannii* ($F_{1, 53} = 3.88$, $P = 0.0540$) las diferencias no fueron significativas, pero la tendencia fue la misma en las tres especie (Fig. 1. 4).

1.3.4 Efecto de la etapa sucesional

El estado de madurez del bosque influyó de manera significativa en la remoción de semillas de algunas especies. Las tres especies coincidieron en una menor remoción en las etapas intermedias. En *M. dealbata* ($F_{4, 40} = 8.25$, $P < 0.0001$) y en *C. liebmannii* ($F_{4, 40} = 4.18$, $P = 0.0051$) la mayor remoción de semillas se observó en bosques incipientes (etapa 1) y bosques viejos (etapa 5). Sin embargo, para *P. chiapensis* ($F_{4, 40} = 1.29$, $P = 0.2858$) la remoción entre diferentes etapas sucesionales no varió significativamente.

1.3.5 Efecto etapa-estación

La remoción de semillas para algunas especies en los diferentes estados de madurez del bosque, está influenciada por la época del año. En *M. dealbata* ($F_{4, 50} = 3.89$, $P = 0.0079$) y en *P. chiapensis* ($F_{4, 50} = 2.32$, $P = 0.0695$) se detectaron diferencias significativas marcadas en la remoción de semilla en las etapas sucesionales entre las dos estaciones analizadas. En cambio, para *C. liebmannii* ($F_{4, 40} = 1.29$, $P = 0.2889$) la tasa de remoción sugiere el mismo patrón en verano e invierno.

En *M. dealbata* y en *P. chiapensis* las diferencias en la tasa de remoción de semillas a lo largo del gradiente sucesional fueron más acentuadas en el verano que durante el invierno (Fig. 1.4). En particular en el verano no hubo marcadas diferencias

durante las primeras cuatro etapas analizadas. Sin embargo en la etapa de bosque viejo la tasa de remoción en ambas especies tuvo incremento importante. Durante el invierno la tasa de remoción de semilla fue relativamente mayor a lo largo de las etapas sucesionales analizadas. Cabe mencionar que en *C. liebmannii* se presentaron altas variaciones en la tasa de remoción de semilla dentro de cada etapa sucesional, particularmente durante el invierno (Fig. 1.4).

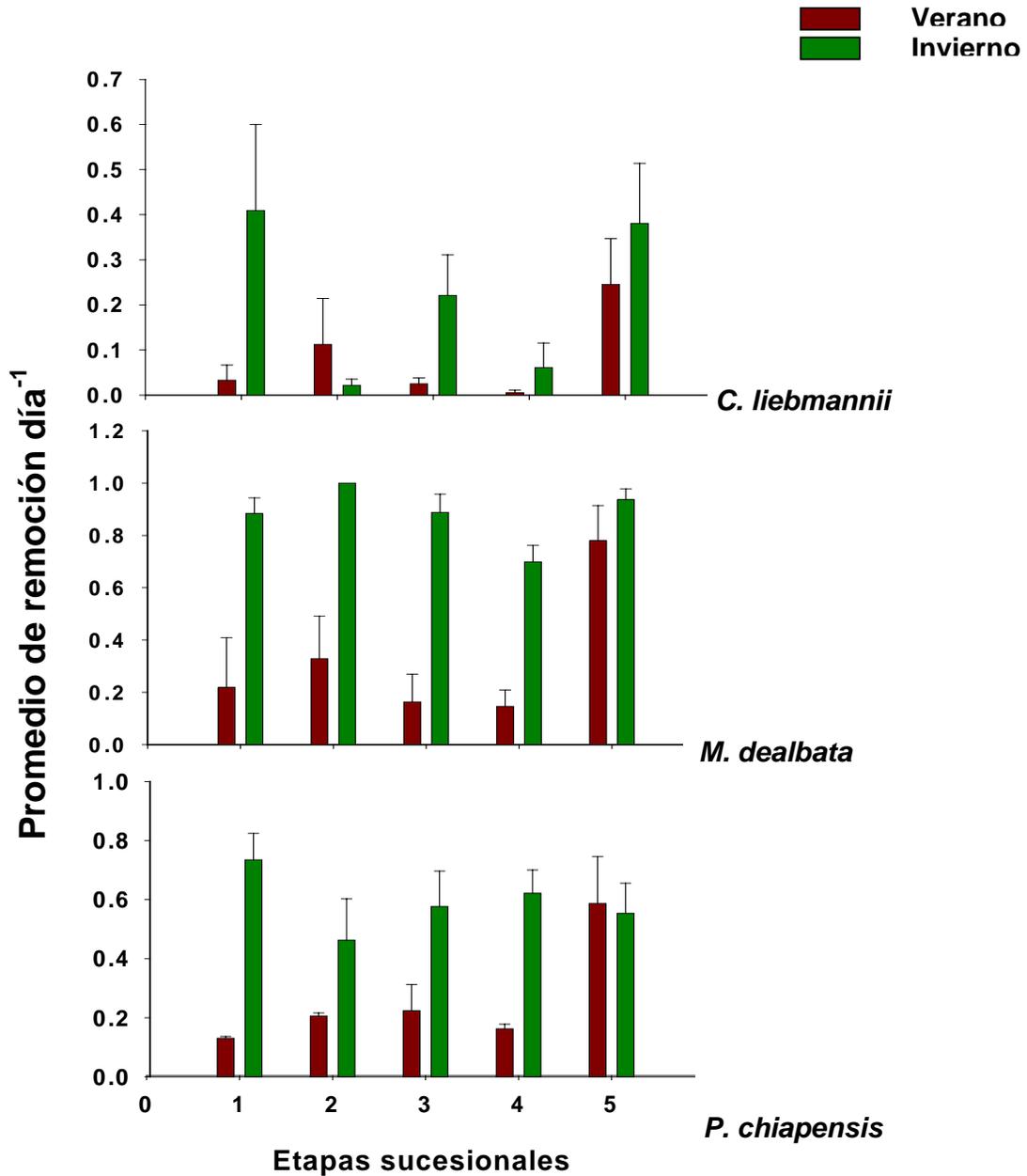


Figura 1.4 Remoción media por día (± 1 error estándar) de semillas de bosque de niebla en *C. liebmannii*, *M. dealbata* y *P. chiapensis* de acuerdo con la época del año (verano e invierno) y la etapa sucesional, en un área de bosque de El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

1.3.6 Evidencia de fauna

Los patrones de consumo observados, fueron distintos entre las especies analizadas. Durante el experimento se observó la presencia de insectos que comieron el pericarpio de las semillas de *M. dealbata*, (Fig. 1.5). Por el tipo de consumo observado puede deducirse que fueron insectos pequeños, como hormigas o colembolos los que comieron se pericarpio de *M. dealbata*.



Figura 1.5 Semillas de *M. dealbata* colocadas para evaluar la remoción de semillas de dicha especie que muestran el pericarpio comido por insectos pequeños en el bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte. Nótese que la semilla está intacta.

Las semillas de *P. chiapensis* fueron consumidas en su totalidad o en ocasiones quedaron sólo restos de ellas. Así mismo, se observó la presencia de insectos (coleópteros) en los sitios en donde se habían depositado las semillas (Fig. 1.6), por lo que posiblemente estos insectos fueron los responsables de la depredación observada.



Figura 1.6 Sitio en donde se colocaron semillas de *P. chiapensis* en donde se observa la presencia de insectos (coleópteros) en el bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

Para *C. liebmannii* solamente en una semilla pudimos detectar evidencia de consumo por animales (insectos). El consumo de la semilla para esta especie fue menor que en *P. chiapensis*.

1.4 DISCUSIÓN

Las diferentes tasas de remoción que presentaron *M. dealbata*, *P. chiapensis* y *C. liebmannii* en el bosque de niebla de El Rincón Sierra Norte, Oaxaca, coincide con lo reportado por Andresen y colaboradores (2005), quienes encontraron que las semillas se remueven de manera diferente dependiendo de la especie en el bosque tropical. Hasta antes de este estudio no se había registrado este tipo de trabajo para bosques de niebla, pero nuestros resultados indican que la remoción de semillas esta condicionada, entre otros posibles factores por el tipo de especie, debido quizá a las propiedades nutrimental de las semillas, a las distintas preferencias en animales que habitan en el bosque de niebla. La semilla de *M. dealbata* es más grande que el de *C. liebmannii* y el de *P. chiapensis*. Esto se puede afectar la remoción de semillas. Las semillas grandes pueden ser más atractivas. Por otra parte la reducción en el tamaño de la semilla puede aumentar las posibilidades de que un gran número de semillas pequeñas escapen a la depredación, en comparación con semillas grandes (Granados-Sánchez, 1994). Por tanto el tamaño de las semillas puede ser un factor importante que esté influyendo en la remoción de semillas en el bosque de niebla. Un resultado un tanto sorprendente es que la tasa de remoción fue más elevada en *P. chiapensis* que en *C. liebmannii*. Nosotros esperábamos que *P. chiapensis* fuera menos consumida pues presenta una dispersión anemocoria y crece aparentemente con menos atributos para atraer a los animales. En cambio *C. liebmannii* presenta una semilla drupácea succulento aparentemente debería ser más atractivo. Esto no fue así posiblemente debido a que las semillas de *P. chiapensis* sea más nutritiva o palatable que la de *C. liebmannii*. Nosotros descartamos que la dispersión secundaria de *P. chiapensis* se debiera al viento porque el ala se desprendía en todas las semillas una vez depositadas en el suelo del bosque.

Los estudios realizados en bosque tropicales han encontrado que cuando es mayor la disposición (o disponibilidad) de semilla, éstas pueden removerse más lentamente. Tal es el caso del estudio de Martínez-Sánchez (2004), quien estudio la remoción de paquetes de 100 semillas en diferentes especies. En este tipo de ecosistemas donde las semillas fueron revisadas consecutivamente durante tres meses, tiempo en que las semillas fueran removidas del piso del bosque o germinaron. Este periodo de

tiempo es extenso si lo comparamos con nuestro trabajo, en el que solo se evaluó la remoción de semillas por un periodo de tres días. En nuestros resultados no es muy evidente la variación en la remoción de semillas iniciales, debido a que *P. chiapensis* y *M. dealbata* no presentaron tendencias de remoción diferentes respecto a las cantidades colocadas en las etapas sucesionales (5, 20, 50 semillas). Además, en nuestros datos se analizó la remoción de semillas por día y no la total, debido a que para el último día de muestreo en su mayoría las semillas ya habían desaparecido por completo. Sin embargo para *C. liebmanni*, se observa una tendencia a remover en mayor proporción las semillas cuando estas se presentan en cantidades pequeñas (5 semillas). Esta tendencia fue disminuyendo a medida que aumentaba la cantidad de semillas presentadas. Esto sugiere que la tasa de remoción de semilla para *C. liebmanni* está condicionada por la densidad de semillas. Esto puede sugerir que más allá de cierta cantidad de semilla se presenta un saciamiento por parte de los animales consumidores y dispersores de semillas.

Estos resultados contrastan con los de Sánchez-Rojas y colaboradores realizados en un bosque tropical deciduo. Ellos encontraron que los frutos y semillas de árboles mostraron valores más altos de remoción de semillas en parcelas con densidades altas (42.8%) y medias (45.9 %) que en las de densidad baja (30.6%). En conjunto nuestros resultados y los de Sánchez-Rojas y colaboradores revelan la gran heterogeneidad de patrones de remoción con relación a la disponibilidad de semillas entre especies y ecosistemas. De acuerdo con Corzo-Domínguez & Martínez-Ramírez (2006) la remoción de semillas se presenta en mayor proporción al encontrarse éstas disponibles de manera individual que cuando estaban agrupadas.

En la mayoría de los ecosistemas templados de bosque, la primavera marca el periodo de floración de las plantas y en el verano se da el periodo de mayor fructificación. Se esperaría por lo tanto que en el bosque de niebla en el verano se presente una mayor disponibilidad de recursos alimenticios particularmente semillas y frutos para la fauna local. Por lo tanto si hay evidencia de saciamiento, se esperaría que en el verano la tasa de remoción de semillas fuera más baja. Este planteamiento es consistente con nuestros resultados pues para *C. liebmanni*, *M. dealbata* y *P. chiapensis* la mayor remoción de semillas se presentó en invierno con respecto a verano. Es decir, hay mayor remoción de semillas cuando estas se

encuentran menos disponibles en el sotobosque. Estos resultados coinciden con lo reportado por Ramón-Obeso y Fernández-Calvo (2002) para *Ilex aquifolium* L. (Aquifoliaceae) en Europa en donde se reporta que la remoción de semillas de esta especie ocurre en mayor proporción entre mediados de noviembre y mediados de enero, correspondiendo a la época de invierno. Es posible que la fauna local en verano al encontrar mayor abundancia de alimento tienda a remover semillas en menor proporción, debido a que tiene una mayor abundancia de semillas de diferentes especies y pueden ser selectivos en el tipo de alimento. Los animales al no encontrar variedad de alimentos en el invierno tienden a ser oportunistas y consumir lo que el medio les proporcione. Esto sugiere que durante el verano hay mayor disponibilidad de recursos para la fauna frugívora-granívora que la que puede consumir estos animales y la menor tasa de remoción puede ser debido al saciamiento. En invierno es posible que los mamíferos al ser homeotermos tengan mayores requerimientos calóricos por las bajas y este los obliga a aumentar su consumo alimenticio (Prosser, 1973).

Las etapas sucesionales avanzadas (5) y las iniciales (1) presentaron una mayor remoción de semillas por día para las tres especies estudiadas. Estos resultados contrastan con lo reportado por Andresen y colaboradores (2005) en el bosque tropical seco, en el que encuentran una mayor remoción en bosques secundarios y menor en el bosque maduro. De la misma manera Corzo-Domínguez y Martínez Ramos (2006) encontraron diferencias en la remoción de semillas en especies pioneras y persistentes en diferentes etapas sucesionales de la selva mediana en Chiapas. Para nuestro estudio se sugiere una mayor abundancia de fauna en etapas iniciales y avanzadas del bosque, que de acuerdo con Hernández (en preparación) en las etapas sucesionales del bosque de niebla encontró una mayor abundancia de mamíferos en los primeros estados de sucesión del bosque y los de etapas avanzadas que en las etapas intermedias. Esto explica las tasas de remoción que se presentaron en los diferentes estados de madurez del bosque.

1.5 IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

Los resultados del presente estudio sugieren que la remoción de semillas, es un factor que puede limitar la regeneración de un bosque de niebla. La disponibilidad de recursos alimenticios puede limitar las poblaciones de hormigas, aves y roedores que son sus principales consumidores. Estas poblaciones pueden afectar también a los animales depredadores como felinos, águilas, entre otros. Sin embargo, para comprender mejor los patrones que pueden influir en la remoción de las semillas en el bosque de niebla, es necesario llevar a cabo estudios más exhaustivos que expliquen los factores que influyen en la remoción de las semillas como afecta en la regeneración de la vegetación.

No todas las semillas de las especies que fueron dispersadas en las áreas del bosque de niebla son removidas en igual cantidad. Existen diferencias marcadas entre ellas. Por lo tanto es posible que la composición florística del bosque, se vea afectada no solo por las semillas que llega si no también por la que es removida. Las altas tasas de remoción observadas en invierno sugieren que la probabilidad de establecimiento extenso depende no solo de la cantidad de semilla disponible si no también de la época del año en que esta es dispersada. El invierno puede ser más desfavorable si la remoción de semillas tiene un efecto negativo para las poblaciones de plantas. Además las bajas temperaturas pueden limitar también el establecimiento de las plantas en general, por razones fisiológicas asociadas con las bajas temperaturas.

1.6 CONCLUSIONES

Especies

- ✓ La tasa de remoción de semillas depende de la especie.
- ✓ Las semillas de las tres especies estudiadas fueron removidas a diferentes tasas, siendo la mas removidas las de *M. dealbata* después las de *P. chiapensis* y por último las de *C. liebmannii*. El tipo de dispersión de la semilla en si mismo no parece tener un patrón consistente en sus tasas de remoción.

Cantidad de semillas

- ✓ Para *C. liebmannii* el aumento en la cantidad inicial de semillas disminuye significativamente la tasa de remoción.
- ✓ En *M. dealbata* y *P. chiapensis* la remoción es independiente de la cantidad inicial de semillas.

Época del año

- ✓ Para *C. liebmannii*, *M. dealbata* y *P. chiapensis* la remoción de semillas parece estar condicionada por la época de año, presentándose una mayor remoción en el invierno que en el verano.

Etapas sucesionales

- ✓ En *C. liebmannii*, *M. dealbata* y *P. chiapensis* la remoción de semillas es dependiente de la etapa sucesional. Las etapas iniciales (1) y las avanzadas (5) fueron las que presentaron más remoción de semillas.

- ✓ Para *M. dealbata* y *P. chiapensi* la remoción de semillas estuvo condicionada con la etapa sucesional y la estación del año. Durante el verano las diferencias de remoción de semillas entre etapas sucesionales fueron más acentuada que durante el invierno.

1.7 BIBLIOGRAFÍA

Andressen, E., L. Pedroza-Espinoza, E. B. Allen, y D. R. Pérez-Salicrup, 2005. Effects of Selective Vegetation Thinning on Seed Removal in Secondary Forest Succession. *Biotropica*. 37: 145-148.

Anónimo. 2001. Resumen ejecutivo. Bosques secundarios. pp 141-156

Arias-Le Caire, H. 2001. Remoción y germinación de semillas de *Dipterix panamensis* y *Carapa guianensis* en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 34:42-46

Bautista-Cruz, C. A., R. F. del Castillo y C. Gutiérrez. 2003. Patrones de desarrollo del suelo asociados con sucesión secundaria en un área originalmente ocupada por el bosque mesófilo de montaña. *Ecosistemas* Vol. 3. Oaxaca, México.

Bautista-Cruz A. y R. F. del Castillo. 2005. Soil Changes during Secondary Succession in a Tropical Montane Cloud Forest Area. *Soil Sci. Soc. Am.* 69:906-914.

Brewer, S. W. y M. Rejmánek. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *J. Veg. Science*. 10: 165-174.

Blanco-Macias, A. M. 2001. Análisis sucesional del bosque mesófilo de montaña en el Rincón, Sierra Norte de Oaxaca. Tesis de Licenciatura Facultad de estudios superiores Iztacala, UNAM. Los Reyes Iztacala. 60 pp.

Clark, D. L. y M. Wilson. 2003. Post-dispersal seed fates of four prairie species. *Jour. Ecol. of Bot.* 90(5): 730-735.

Conover, W. J. 1980. *Practical Nonparametric Statistics*. Wiley & Sons. New. York.

Corzo-Domínguez, A. y M. Martínez-Ramos. 2006. Remoción de semillas en la sucesión secundaria de selva húmeda en una región Cálido-Húmeda de México. Libro de resúmenes. IX Congreso Latinoamericano de Botánica. Santo Domingo, República Dominicana. 740 p. (428).

del Castillo, R. F. 1995. Aspectos autoecológicos en *Pinus chiapensis*. Segundo coloquio regional de investigación.

García, E. 1981. Modificación al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 3ra. ed. Instituto de geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 252 pp.

Granados-Sánchez, D. 1994 *Ecología y dispersión de las plantas*. Universidad Autónoma Chapingo. México. 111 pp.

Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academia Press, London.

Hernández, A. V. En preparación. Ecología de comunidades de pequeños mamíferos en tres estados sucesionales de Bosque Mesofilo de Montaña en Oaxaca, México.

Heywood, V. H. 1985. Las plantas con flores. Traducido por Fernández-Galiano y Domínguez-Vilches, E. Edit. Reverte. España. 332 pp.

Martínez-Sánchez, J. L. 2004. Fragmentación y remoción de semillas en el piso de la selva húmeda tropical: el caso de la reserva natural de los Tuxtla, sureste de México. Universidad y Ciencia. 20(39): 7-14.

Miembro Rocas, A. 1989. Semillas de plantas leñosas. Morfología comparada. Edt. Limusa. México. 224 pp.

Pérez-Ríos, M. A. Capítulo II. Lluvia de semillas en etapas sucesionales de bosque de niebla en Sierra Norte, Oaxaca. Tesis de Maestría. CIIDIR-Unidad Oaxaca. Oaxaca.

Prosser, C. L. 1993. Temperatura In C.c Prosser ed. Comparative animal physiology, 3ra edición. Saunders, Philadelphia. Pp 362-428

Puig, H. y R. Bracho. 1987. El Bosque Mesofilo de Montaña de Tamaulipas. Instituto de ecología A.C. México. 186 pp.

Ramón-Obeso, J. y I. C. Fernández-Calvo. 2002. Fruit removal, pyrene dispersal, post-dispersal predation and seedling establishment of a bird-dispersed tree. Plant Ecol. 165: 223-233.

SAS Institute. 1990. SAS/STAT user's guide. V.6. SAS Inst., Cary, NC. Schlesinger, W.H., L.,A. Bruijnzeel, M.B. Bush, E.M. Klein, K.A. Mace, J.A. Raikes, & R.J. Whittaker. 1998. The biogeochemistry of phosphorus after the first century of forest development on Rakata Island, Krakatau, Indonesia. Biogeochemistry 40: 37-55.

Sánchez-Rojas, G., V. Sánchez-Cordero y M. Briones. 2004. Effects of plant Species, Fruti density and Habitat on Post-dispersal Fruit and Seed Removal by Spiny Pocket Mice (*Liomys pictus*, Heteromyidae) in a tropical Dry Forest in Mexico. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 39: 1-6.

Vander Wall, S.B, K. M. Kunn. y M. J. Beck. 2005. Seed removal, seed depredation, and secondary dispersal. Ecol. 86: 801-806.

Apéndice 1.1 Ilustraciones de las especies de semillas utilizadas en el experimento de remoción y que representan extremos en el estado de madurez del bosque de niebla de el Rincón Sierra Norte, Oaxaca. Nótese los cambios en la morfología, tamaño, color, etc., que existe entre ellas



P. chiapensis, especie de etapas iniciales



M. dealbata, especie de etapas intermedias



C. liebmannii, especie de etapas avanzadas

CAPITULO II

LLUVIA DE SEMILLAS A LO LARGO DE UN GRADIENTE SUCESIONAL EN UN ÁREA DE BOSQUE DE NIEBLA.

RESUMEN

Lluvia de semillas a lo largo de un gradiente sucesional en un área de Bosque de Niebla.

La regeneración natural así como la composición y estructura de los bosques depende en gran parte de la cantidad y calidad de semilla que llegue a ellos. Diversos estudios se han enfocado a la dispersión y lluvia de semillas en pastizales, bosques tropicales maduros y secundarios. Sin embargo, muy escasos son los trabajos relacionados con la lluvia de semillas en los bosques de niebla. Estos bosques presentan un alto grado de especies endémicas y altos niveles de explotación y deforestación. El objetivo del presente trabajo fue estudiar la lluvia de semillas en diferentes etapas sucesionales en un área de bosque de niebla en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca, como un elemento esencial en el proceso de regeneración natural de estos bosques. El trabajo de campo se realizó de marzo de 2005 a enero 2006, en tres sitios (Tanetze, Tarántulas y Siete Picachos). Se definieron un total de 11 parcelas de muestreo que representaron seis estados de sucesión del bosque, desde acahuales menores de 15 años a partir del abandono hasta bosques maduros con más 100 años de edad. Se colocaron un total de 66 trampas de semilla que se revisaron mensualmente para estimar la cantidad y diversidad de semillas que en ellas llegaban. Los datos se analizaron usando modelos generales lineales, con contrastes para probar tendencias en el comportamiento de la cantidad y diversidad de semillas a lo largo de la sucesión. Se registraron 143 morfotipos de semilla de las cuales se identificaron 91 (65%) a nivel de familia, género o especie. Las etapas avanzadas fueron las que presentaron la mayor abundancia de semillas y riqueza de especies. El otoño fue la estación en la que se presentó mayor abundancia de semillas, pero no se encontraron diferencias estacionales en la diversidad de especies. Las especies pioneras y avanzadas tuvieron mayor aporte de semillas en los hábitats donde pertenecen normalmente. La lluvia de semillas, por lo tanto, puede ser un factor importante en la composición de especies durante la sucesión secundaria del bosque de niebla y esta dispersión restringida puede contribuir a explicar la alta diversidad beta de los bosques de niebla.

SUMMARY

Seed rain in a successional gradient in a tropical montane cloud forest area

Natural forest regeneration as well as forest composition and structure depend greatly upon the quantity and quality of the seeds dispersed onto them. As a consequence, several studies in the tropics have focused on seed rain in grasslands, and primary and secondary lowland tropical forest. Nevertheless, very little is known about seed rain in tropical montane cloud forests (TMCF_s). This kind of forests is rich in plant species, many of which are endemic, but rates of deforestation and land use change are high. Studies of seed rain are important as they provide valuable information regarding the natural capabilities of forest regeneration. The goal of this paper was to study seed rain in different successional stages in a TMCF_s area. Field work was conducted from March 2005 to January 2006 in three sites in El Rincon area, Sierra Madre de Oaxaca, Mexico, in 11 stands which comprise six successional stages from incipient forests younger than 15 years after abandonment, to mature forests (>100 years). A total of 66 seed traps were set in the field. We checked and collected monthly all seeds on the traps in order to estimate the quantity and diversity of the seeds dispersed. We used general linear models to analyze the data using contrasts to detect general tendencies. We registered 143 morphotypes of seeds and other kinds of propagules, of which 65% could be taxonomically identified at family, genus or species level. The greatest abundance and species richness of seeds were found in the latest successional stage. Seeds were more abundant during fall time, but we could not detect seasonal differences in species richness. Seeds of both pioneer and late-successional species were more common on the stands in which they naturally belong. Therefore, natural seed rain can be an important factor in species composition during secondary succession in TMCF_s areas. Such a restricted dispersion may contribute to explain the high beta diversity detected in Mexican TMCF_s.

2.1 INTRODUCCIÓN

2.1.1 Generalidades

Los bosques han sido apreciados por ser grandes reservorios de biodiversidad y proveedores tanto de servicios ecosistémicos (la captura de carbono, retención de suelo, balance hídrico, etc.), como de recursos naturales, incluyendo materiales maderables y plantas para diversos usos. Entender los mecanismos que mantienen la gran biodiversidad de los bosques es fundamental para su conservación, la restauración y el manejo de ecosistemas forestales. Además, en sí mismo el estudio de estos aspectos tiene un gran valor científico, por que aún es poco lo que se sabe de ellos, particularmente de bosques tropicales. Estos bosques son diversos en especies sin embargo, los mecanismos que mantienen esta diversidad no son muy conocidos. Existen dos hipótesis para explicar el mantenimiento de la diversidad de especies en una comunidad. a) Las hipótesis de equilibrio plantea que las diferencias funcionales entre especies permiten su coexistencia. Estas diferencias pueden ser su selectividad de hábitat, las relaciones con depredadores, el tipo de suelo, etc. b) El mecanismo de no equilibrio predice que la composición de especies es el resultado de un balance entre migración y extinción (Chave *et al.*, 2002). Esta hipótesis por lo tanto no considera ninguna diferencia funcional entre especies. Esto da lugar a un cambio constante en la composición de especies, sin que se llegue a un estado de equilibrio. Así, según la hipótesis de no-equilibrio, la migración es un mecanismo fundamental en la composición de los bosques, la cual comienza con la dispersión de semillas. Así, los bosques remanentes pueden ser de gran valor al ser la fuente de abastecimiento de semilla a zonas adyacentes que han sido deforestadas, por lo que son vitales en la regeneración de áreas adyacentes deforestadas. Sin embargo, la migración efectiva depende finalmente de que las plantas que llegan se establezcan después de haber sido dispersadas. Este proceso de establecimiento o reclutamiento está limitado por la densidad, germinación, sobrevivencia, depredación de las semillas, entre otros, los cuales pueden disminuir las probabilidades de regeneración de plántulas en áreas que han sido deforestadas.

2.1.2 Lluvia de semillas

La lluvia de semillas puede ser un factor crucial para comprender los patrones de diversidad de árboles y su distribución. Esta ocurre cuando agentes dispersores como el viento, el agua, la gravedad y los animales transportan la semilla fértil y la depositan en sitios para su germinación (Corral y Rico, 2004). Por lo tanto, la dispersión puede ser un factor importante en la colonización de nuevos hábitat, y tener implicaciones en la sucesión, regeneración y conservación de los ecosistemas.

La dispersión está sujeta principalmente al tamaño, forma y características de la cubierta de la semilla o a las estructuras persistentes del fruto, tales como: aristas en las semillas de ciertos zacates, la pelusa en el algodón, espinas y púas de varias formas o la presencia de alas, como en ciertas semillas de algunos árboles (Granados-Sánchez, 1994). En el presente trabajo, usaremos el término semilla como la unidad de dispersión de las plantas. En algunos casos esta unidad incluye parte del fruto o todo el fruto.

Se ha sugerido que a una escala local la dispersión es importante o el factor más importante en determinar las tasas de colonización de especies. Por lo tanto, estudiar el fenómeno de dispersión de semillas es un requisito necesario para entender los procesos de regeneración natural de los bosques. En las primeras etapas de regeneración del bosque donde hay escasa cobertura vegetal y, por lo tanto, pocos obstáculos, además de escaso alimento disponible para animales dispersores de semillas, es probable que la dispersión por viento sea más común. Por otra parte, en las etapas más avanzadas del bosque donde hay mayor abundancia de recursos para posibles dispersores de semillas, y más obstáculos para la libre movilidad de las semillas dispersadas por viento, es probable que la dispersión zoocórica (por animales) sea más común. Es por lo tanto, posible que la tasa de dispersión por viento y por animal tenga restricciones distintas que cambien durante la sucesión secundaria.

En áreas tropicales de México los estudios de lluvia de semillas han sido escasos. Ramírez-Marcial y colaboradores (1992) estudiaron el banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de un bosque de pino-encino en los altos de Chiapas. Este trabajo hizo una comparación florística y la abundancia en el banco y lluvia de semillas en ocho comunidades sucesionales. Las semillas de especies perennes fueron más abundantes en los sitios arbolados que en zonas abiertas. La menor lluvia de semillas ocurrió en agosto (39 semillas /m²/día) y alcanzó los valores máximos en diciembre y febrero (1191 y 1026 semillas /m²/día, respectivamente).

Benítez-Malvido y colaboradores (2001) encontraron que en pastizales abandonados hay menor abundancia en la lluvia de semillas, que en el bosque primario y secundario dentro del ecosistema del bosque tropical de tierras bajas en la selva lacandona en Chiapas. Así mismo ellos evaluaron la lluvia de semillas de especies pioneras y especies características de sucesión tardía. Las especies tardías se presentaron en mayor proporción en los tres sitios de estudio (bosque primario, bosque secundario y pastizal abandonado) que las especies pioneras. Es decir, las especies pioneras tienen una dispersión más restringida

Díaz-Martín y Vargas-Ríos (2004) evaluaron la variación espacio-temporal de la lluvia de semillas en dos pastizales con diferentes edades de abandono. La mayor abundancia (7.162 semillas frente a 3.946 semillas), diversidad (74 especies frente a 56) se encontró en el pastizal más viejo, con respecto al joven. En cuanto a la variación temporal, la lluvia de semillas en los dos pastizales se concentró en los meses del año con menor precipitación.

Flores y Dezzeo (2005) estudiaron la variación temporal a lo largo de un gradiente bosque-sabana conformado por bosque primario, bosque ligeramente afectado por fuego, bosque fuertemente afectado por fuego y sabana abierta. Ellos encontraron mayor lluvia de semillas en los bosques fuertemente afectados por el fuego. La lluvia de semillas varió con respecto a la estación del año y presentó un patrón distinto dependiendo del tipo de vegetación.

Existen una gran variedad de estudios enfocados a la lluvia de semillas, establecimiento y factores que afectan el reclutamiento de las plantas en zonas deforestadas del bosque tropical perennifolio, zonas de pastizales, matorrales, etc. Pero poco se sabe sobre la lluvia de semillas en el bosque de niebla y menos aún, sobre la disponibilidad de semillas y de las limitantes que puedan inferir en su establecimiento. Tal es el caso de Cortéz (2006) que estudiaron la variación espacio temporal de la lluvia de semillas durante siete meses en un bosque de niebla homogéneo de Colombia. Este estudio se realizó mediante el uso de trampas colectoras de semillas ubicada a 1.5 m de altura y las muestras se recogieron mensualmente. Encontraron que la mayor cantidad de semillas es proveniente de los árboles dominantes de la comunidad y encontraron gran abundancia de semillas de Orquídeas. Algunas de las morfoespecies más representativas fueron *Miconia* sp. Orchidaceae, *Weinmannia* sp, Asteraceae, *Clusia* sp y *Brunellia occidentalis*. Establecieron que los meses de febrero y marzo son los de mayor producción de semillas, con más de 28.000. Luego hay una disminución que se hace muy marcada en los meses de julio y agosto, con menos de 6.000 semillas.

El bosque de niebla es uno de los ecosistemas más importantes en cuanto a diversidad de especies y por presentar un alto grado de endemismo en México, sobre todo de orquídeas, helechos y musgos, así también como de mamíferos, reptiles, anfibios y mariposas. Este bosque se encuentra frecuentemente cubierto de niebla y es considerado como uno de los más amenazados por las actividades humanas (Jardel, 1992; Rzedowski, 1993, Toledo y Ordóñez, 1993; citados por Challenger, 1998; Rzedowski, 1978). Cuando ocurre un disturbio que acabe con la vegetación original como la fragmentación de este tipo de vegetación, se inicia el proceso de sucesión secundaria.

2.1.3 Sucesión secundaria

La sucesión secundaria se define como el proceso de regeneración de comunidades vegetales iniciada por especies pioneras que pueden facilitar el establecimiento subsiguiente de las especies típicas de un bosque maduro. Así, una vez eliminado el bosque por diversas causas como la extracción de madera, leña y carbón, fines agrícolas o ganaderos y eliminadas las causas del disturbio, se inicia el proceso de sucesión con especies que son reemplazadas por otras de transición, hasta llegar finalmente al clímax del bosque, aunque este no siempre ocurre (Anónimo, 2002). En este sentido el fuego (accidental o provocado) en bosques puede ser un factor que reduce la abundancia de semillas y el banco de éstas y por consecuencia, el número de plántulas que se establecen después del incendio (Miller, 1999). Algunas especies pioneras son resistentes al fuego. Por ello, son de gran importancia durante la regeneración del bosque original. Algunas especies de pino son particularmente favorecidas por éste. Las especies de pino son uno de los primeros colonizadores de estos sitios pues se adaptan al incremento de la temperatura en la superficie del suelo (Fardel, 1991, citado por Challenger, 1998).

El desarrollo de la vegetación secundaria en áreas originalmente ocupadas por el bosque de niebla está asociado con cambios notables en la composición mineralógica y de la génesis y la clasificación del suelo. Estos cambios a su vez, afectan la disponibilidad de nutrimentos para las plantas y, por su magnitud, es probable que ejerzan una influencia importante en la composición y estructura de la vegetación a lo largo de la sucesión (Bautista-Cruz y colaboradores, 2003). La lluvia de semillas es otro factor que puede influenciar en las características de la vegetación pero pocos son los estudios disponibles sobre este proceso.

En los bosques húmedos de montaña de la Sierra Madre de Oaxaca, el abandono de los campos de cultivo a diferentes tiempos, origina un mosaico de comunidades con diferentes etapas sucesionales. Es decir, existe de manera simultánea diferentes etapas del proceso de regeneración natural del bosque, lo cual crea una serie de preguntas en relación con el establecimiento de las plantas, ¿Cómo cambia el aporte de semillas durante la regeneración del bosque? ¿De dónde provienen

éstas? ¿La composición de semillas es la misma en diferentes etapas sucesionales del bosque? ¿En etapas de regeneración del bosque se depositan más semillas? ¿Cambia la lluvia de semillas durante la regeneración del bosque? ¿La proporción de semillas dispersadas por viento es diferente a las dispersadas por otros medios durante la regeneración de los bosques? ¿La capacidad dispersora de las semillas esta asociada con el estado sucesional? Por ejemplo la semilla pionera tiene mayor/menor capacidad dispersora que las semillas de plantas de etapas avanzadas. Este tipo de preguntas es importante porque puede ayudar a entender cuales son los mecanismos que determinan la composición y estructura de estos bosques en una etapa sucesional. Si la capacidad de colonización esta dada por la capacidad de dispersión, entonces las especies pioneras deben de mostrar mayor desplazamiento que las tardías. Si por el contrario son los diferentes mecanismos fisiológicos de las especies las que determinan su existencia en una etapa sucesional y no su dispersión, entonces, las especies pioneras no necesariamente presentarán mayor capacidad de dispersión que las tardías. A pesar de la importancia de este tipo de procesos para la regeneración del bosque, existe poca información al respecto en los bosques de Oaxaca. Por ello se plantea como objetivo:

2.1.4 Objetivo general

Estudiar la lluvia de semillas en las diferentes etapas sucesionales en un área de bosque de niebla en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca, como un elemento esencial en el proceso de regeneración natural de bosques de niebla.

2.1. 5 Objetivos específicos

1. Determinar la abundancia y composición de semillas durante un ciclo anual en diferentes etapas sucesionales en un área de bosque de niebla
2. Elaborar un catalogo preliminar de las semillas del bosque de niebla que son depositadas en diferentes etapas serales a estudiar a fin que pueda servir de referencia para el estudio y otras investigaciones.
3. Determinar la fenología de la dispersión de semillas de las principales especies encontradas en las etapas serales en periodo de un año.
4. Evaluar si la tasa de dispersión por viento y por otros medios cambia durante el curso de la sucesión.

2.1.5 Hipótesis

1. Si la lluvia de semillas es un factor limitante en la composición florística a lo largo del proceso de regeneración del bosque, entonces se esperaría que haya diferencias en la composición florística de especies de semillas en los diferentes estados de madurez del bosque de niebla. Alternativamente una dispersión no limitada implicara que los diferentes estados de sucesión reciban un aporte similar de semillas tanto en composición como en abundancia.
2. Si el aporte de especies es restringido, se espera que las especies pioneras sean más abundantes en las etapas iniciales del bosque y las especies de bosques maduros sean dispersadas en mayor proporción en bosques de etapas avanzadas.
3. Si durante el curso de la sucesión se presentan restricciones diferentes entre especies dispersadas por viento y por otro medio, se esperaría una variación en el tipo de dispersión de las especies (viento y no-viento) de una etapa seral a otra. En particular las especies dispersadas por viento deberán ser más abundantes en etapas iniciales donde hay menos obstáculos para el libre movimiento de estas semillas, mientras que las de etapas avanzadas deberán ser predominantemente dispersadas por animales pues este tipo de bosque atrae probablemente más recursos por los dispersores de semillas.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Descripción de la zona de estudio

El área de estudio se encuentra ubicada en la región de El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca, entre los paralelos 17°23" y 17°23' de latitud N y los meridianos 95°16' y 96°22' de longitud W. Políticamente pertenece a los distritos de Villa Alta e Ixtlán de Juárez. El clima varía de templado húmedo a semicálido húmedo y corresponde a las formulas C(m)(w)b(i)g y (A)C(m)w"b(i)g, según el sistema de Köppen modificado por García (1981). La precipitación media es de 1,719 mm anuales, pero puede alcanzar hasta los 3000 mm en los años más lluviosos. Presenta una temperatura media anual de 18.3° C, una máxima de 22° C y la mínima de 15° C. La zona de estudio está conformada por bosque de niebla, bosque de pino-encino de diferentes edades y acahuales. Así también se encuentran zonas dedicadas a la agricultura de plantas anuales (maíz) y perennes (cafetales) (Blanco-Macias, 2001). El suelo varía dependiendo del estado de madurez del bosque. En zonas de acahual y cultivo, la textura es franco arenoso; en el bosque incipiente presenta un estado de intemperismo con una textura franco limoso; en bosques jóvenes y maduros la textura es franco arcillosa. En general, estos suelos presentan textura gruesa, con un pH menor a 5, por lo que se le considera ácido y de fácil lixiviación. La acidez es menor en las partes más bajas del perfil y aumenta con la edad del bosque (Bautista-Cruz y colaboradores, 2003).

En El Rincón, se estudiaron tres sitios. En las cercanías de la comunidad de Tanetze de Zaragoza (17°22'27" N, 96°16'52" w) con una altitud media de 1900 msnm y San Juan Juquila Vijanos (Tarántulas) (17°20'15" N, 96°17'18" w) con una elevación media de 1850m. Estos sitios presentan características ambientales similares y en ellas se encuentran representados diferentes estados de sucesión secundaria. Otro sitio muestreado fue Siete Picachos cercano al sitio de Tarántulas que representa a un bosque de niebla mejor conservado que los sitios anteriores.

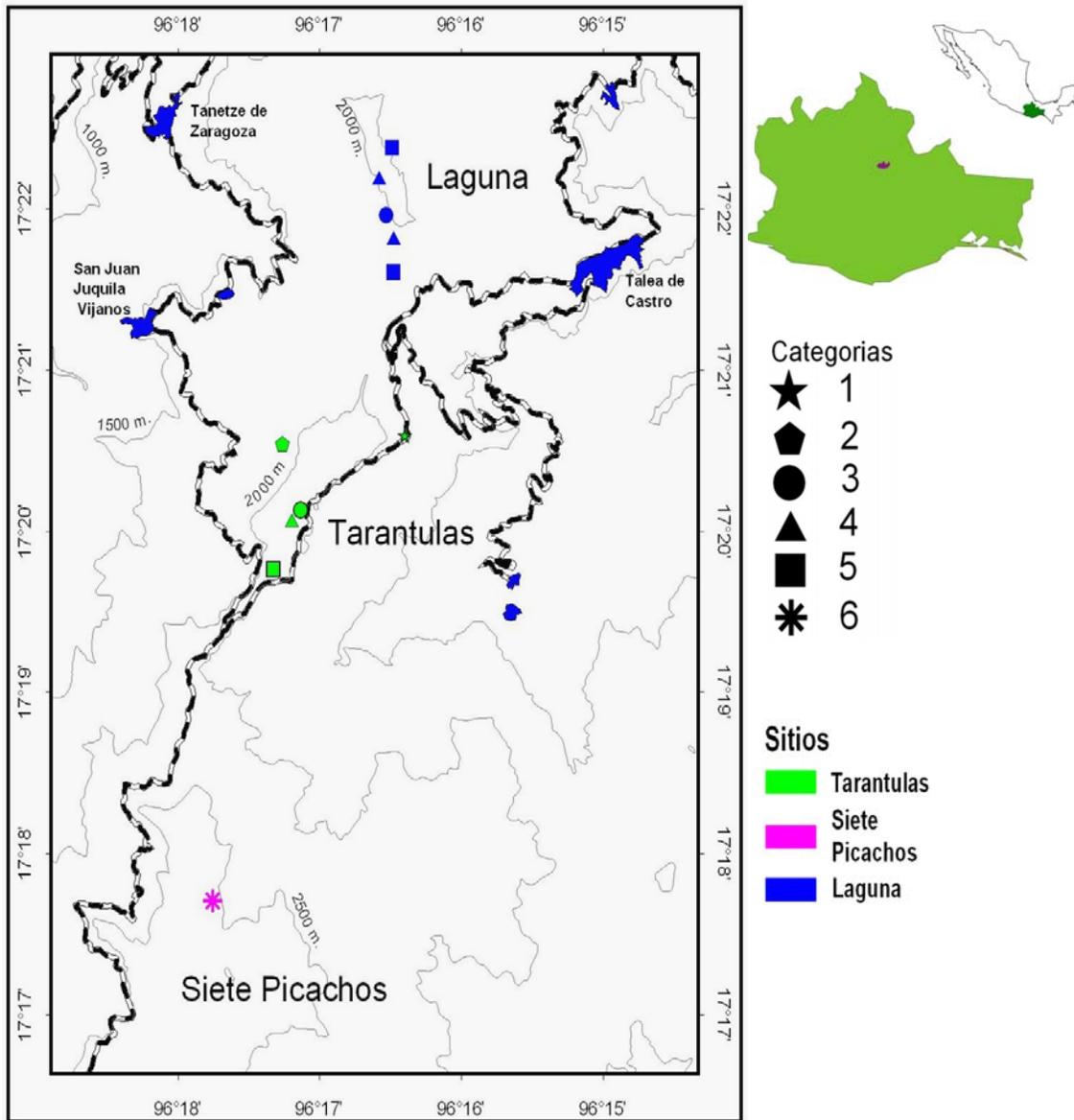


Figura 2.1 Ubicación de los sitios de estudio, para evaluar la lluvia de semillas en el bosque de niebla de El Rincón Sierra Norte, Oaxaca. Las categorías se refieren a la edad aproximada de los sitios después del abandono. 1, bosque incipiente (≤ 15 años), 2, bosque joven (≈ 15 años), 3, bosque intermedio (≈ 45 años), 4, bosque maduro (≈ 75 años), 5, bosque viejo (≈ 100 años) y 6, bosque de niebla mejor conservado (≥ 100 años). Mapa realizado por Raúl Rivera García

2.2.2 Edad del bosque

Se definieron seis etapas sucesionales; bosque incipiente (≤ 15 años) con una parcela, bosque joven (≈ 15 años) con una parcela; bosque intermedio (≈ 45 años) con dos parcelas; bosque maduro (≈ 75 años), con tres parcelas y bosque viejo (≈ 100 años) con tres parcelas. Como no fue posible asignar la edad del bosque de manera exacta, a cada etapa se le asignó un valor en escala ordinal; es decir 1 para bosque incipiente, 2, para bosque joven y así sucesivamente. La categoría 6 fue asignada para Siete Picachos, por ser un bosque más viejo con características típicas de un bosque de niebla, así como la presencia de especies típicas del bosque como *Osmanthus americanus* (L.) Benth & Hook. f. ex A. Gray, *Dendropanax populifolius* (Marchal) A. C. Smith *Oreopanax xalapensis* (HBK) Decae & Planchon, *Weinmannia pinnata* L., etc. Las etapas sucesionales del bosque fueron determinadas a partir de las edades de los árboles de *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen, presentes en los sitios de estudio. Debido a que es uno de los primeros colonizadores después del disturbio (del Castillo, 1995). Se tomaron muestras de los árboles de las parcelas para medir el diámetro a la altura del pecho, se le extrajo a cada árbol una muestra de fuste. Las muestras se fijaron en monturas de madera, se lijaron y se contaron el número de anillos desde el núcleo hacia el exterior, debido a que el crecimiento de los anillos coincide con el crecimiento anual de los árboles. A la edad obtenida se le añadió el tiempo medio que tarda un árbol en alcanzar la altura de 1.30 m (siete años aproximadamente). También se consideró la estructura y composición florística de la vegetación de las especies de árboles primarios típicos del bosque de niebla, entre los que se encuentran especies como *Beilschmiedia ovalis* (Blake), *Osmanthus americanus* (L) Benth. & Hook, entre otros. Al mismo tiempo se tomó la opinión de las personas de las comunidades que conocían los sitios de estudio (Bautista-Cruz y del Castillo, 2005, Blanco-Macias, 2001).

2.2.3 Trabajo de campo

Los sitios de muestreo se seleccionaron con base en su accesibilidad y representatividad; es decir, que representaran diferentes etapas sucesionales y que estuvieran libres de actividades humanas. Se realizaron muestreos para evaluar la lluvia de semillas en los sitios ubicados en bosque primario, bosque de pino, y acahuales de diferentes edades después del abandono donde se colocaron trampas de malla plástica fina de 1 mm² de apertura y de 1 m de diámetro y colocadas a una altura de 30 cm. del suelo. Se colocaron al azar 4 trampas de malla fijadas de semillas en cada parcela, para dar un total de 66 trampas en total. Cinco parcelas en Tanetze, cuatro parcelas en Tarántulas y un adyacente que representara a un acahual incipiente, en donde se colocaron 10 trampas debido a que la parcela era de mayor extensión y 1 parcela en Siete Picachos (Fig. 2.1). En esta última se colocaron 20 trampas sobre un transecto lineal que abarcaba aproximadamente 300 m. Todas las trampas fueron etiquetadas de acuerdo con el sitio y etapa seral para facilitar su identificación. Las trampas se colocaron a una distancia mínima de 15 m entre ellas. Se recolectaron frutos y semillas de las plantas que se encontraron en período de fructificación, como material de referencia para la identificación de las semillas que sean depositadas en las trampas.

2.2.4 Trabajo de Gabinete

El material colectado en campo se trasladó a las instalaciones del CIIDIR Oaxaca, en donde se procedió a separar las semillas de la hojarasca y otros materiales que cayeron en las trampas. Estas fueron secadas, contadas, pesadas y etiquetadas de acuerdo con el número de trampa en la que se encontró. A través de la revisión de ejemplares de herbario y bibliografía especializada, estas semillas fueron identificadas. Sin embargo debido a la falta de un listado florístico completo de la zona y a la falta de ejemplares con frutos y semillas en los herbarios consultados, no fue posible la identificación de todas las semillas encontradas y en algunos casos no fue posible identificar a nivel de especies, quedando la identificación a nivel de género. Tomamos como **concepto de semillas** a las diásporas, la cual se define como la unidad de diseminación del embrión

o embriones y el complejo orgánico acompañante que la planta separa de sí para la propagación (Font-Quer, 1979).

2.2.5 Especies Identificadas

Para la identificación de semillas se revisaron ejemplares de plantas con frutos y semillas colectadas en la zona, depositadas en el herbario del Centro de Investigación Interdisciplinario de Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca (CIIDIR). Se revisaron ejemplares de la colección rustica de semillas del Colegio de Frontera Sur (ECOSUR) de San Cristóbal de las Casas, Chiapas. Así también se revisó la colección de semillas y ejemplares del Herbario Nacional (MEXU), con la colaboración de la bióloga Martha Olvera. Del mismo modo se revisó literatura especializada (Martín y Barkley, 1961; Miembro-Rocas, 1989; Lentz y Dickau, 2005, Castillo, *et al.*, 2002; Gumn y Ritchie; 1988, Department of Agriculture, 1980) como apoyo para la identificación. Las semillas no identificadas se les asignaron un nombre provisional para ayudar a distinguir las del resto de las semillas.

Las especies identificadas fueron clasificadas en tres categorías; etapas iniciales, intermedias o avanzadas, de acuerdo con estudios previos sobre sucesión en el sitio de estudio (Blanco-Macias, 2001). De acuerdo con la morfología observada de la semilla a nivel microscópica de disección y la revisión de literatura (Martín y Barkley, 1961; Miembro-Rocas, 1989; Granados-Sánchez, 1994; Lentz y Dickau, 2005) las especies se agruparon en anemocoras y no anemocoras que incluye especies dispersadas por animales o gravedad. No fue posible darle otra categoría, debido a que no se realizó un estudio exhaustivo de que animales dispersan a estas semillas.

2.2.6 Análisis estadístico

Para analizar las diferencias en la abundancia, riqueza de especies de semillas en las etapas sucesionales y la estación del año, así como variaciones en la lluvia de semillas de especies pioneras, intermedias y bosque maduro y el tipo de dispersión en las diferentes etapas de sucesión. Se usaron modelos generales lineales, y el paquete de análisis estadístico SAS (v.8.01, SAS Institute, 1990). Para estos análisis se tomó en cuenta el número de semillas de todas las especies identificadas o no, así como las etapas sucesionales del bosque en que fueron muestreadas. Debido a que el número de semillas por trampa tenían una distribución similar a la de Poisson, estos se normalizaron con la transformación a la raíz cuadrada. Los datos se analizaron de acuerdo con el modelo: $Y = \beta_0 + \beta_1a + \beta_2b + \beta_3c + \varepsilon$, en donde Y es la lluvia de semillas por m² (Abundancia) o el número de especies (riqueza), las variables independientes consideradas fueron; etapa sucesional a, época b y mes c. En donde β_i son los coeficientes ajustados del modelo, β_0 la media general y ε es el error del modelo. A fin de explicar con mayor detalle los efectos asociados con la edad del bosque y si había alguna tendencia. Se realizaron contrastes lineales (si es significativo indicaría que la variable evaluada tiende a incrementarse o disminuir de manera lineal a lo largo de la etapa sucesional), cuadráticos (revelaría la existencia curvilínea con un máximo) o cúbicos (revelaría un máximo y un mínimo) del componente etapa. De igual forma se analizaron la riqueza de especies identificadas y se categorizaron de acuerdo con la etapa en que fueron encontradas en iniciales, intermedias y avanzadas, siguiendo a Blanco-Macias (2001) así como las especies dispersas por viento o no-viento, cantidad de diásporas, en las estaciones de muestreo y etapas sucesionales. Para hacer comparaciones entre medias de acuerdo con la época del año se realizó la prueba de Tukey (Spiegel, 2002). Durante el periodo de muestreo tuvimos pérdidas en los datos, debido al robo de seis trampas (se recuperaron tres, quedando datos faltantes en un mes) y una desaparecida por fenómenos naturales. Para el análisis estos datos se tomaron como ausentes.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Identificación de semillas

De marzo de 2005 a enero de 2006 se registraron 143 morfotipos de semilla de las cuales se identificaron 91 (65%) a nivel de familia, género o especie del total de especies registradas en la zona muestreada (Apéndice 2.1).

2.3.2 Abundancia

La lluvia de semillas varió con la edad del bosque. El número de semillas colectadas por trampa mostró diferencias entre las etapas ($F_{5, 673} = 19.40, P < .0001$). La etapa 6 fue la que presentó mayor número de semillas por unidad de dispersión m^2 , seguida de la etapa 5. Las etapas intermedias resultaron tener menor aporte de semillas que las avanzadas o las iniciales (Fig. 2.2). Los resultados sugieren que hay un incremento no lineal en la abundancia de especies al aumentar la etapa de sucesión ($t_{673} = 6.63, P < 0.0001$). Componente cuadrático ($t_{673} = 2.96, P = 0.0032$)

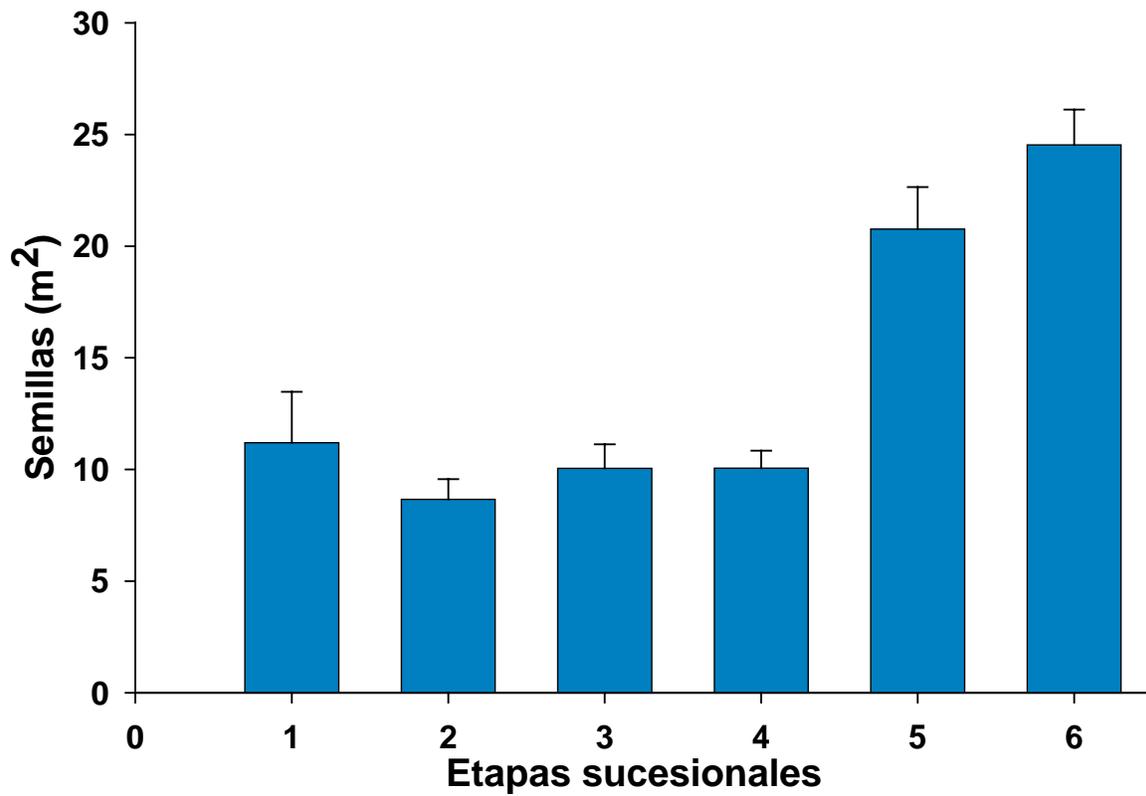


Figura 2.2 Variación sucesional en la cantidad de semillas por unidad de superficie, en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

La cantidad de semillas depositadas por unidad de dispersión varió a lo largo del año durante la regeneración del bosque de niebla. En particular se observan diferencias significativas entre las estaciones del año ($F_{3, 678}=15.45$, $P <.0001$). La estación que presentó mayor abundancia de semillas fue el otoño. (Fig. 2.3). La prueba de Tukey reveló que esta estación era la única diferente. Las otras tres (primavera, verano e invierno) no mostraron diferencias significativas en el aporte de semillas entre ellas.

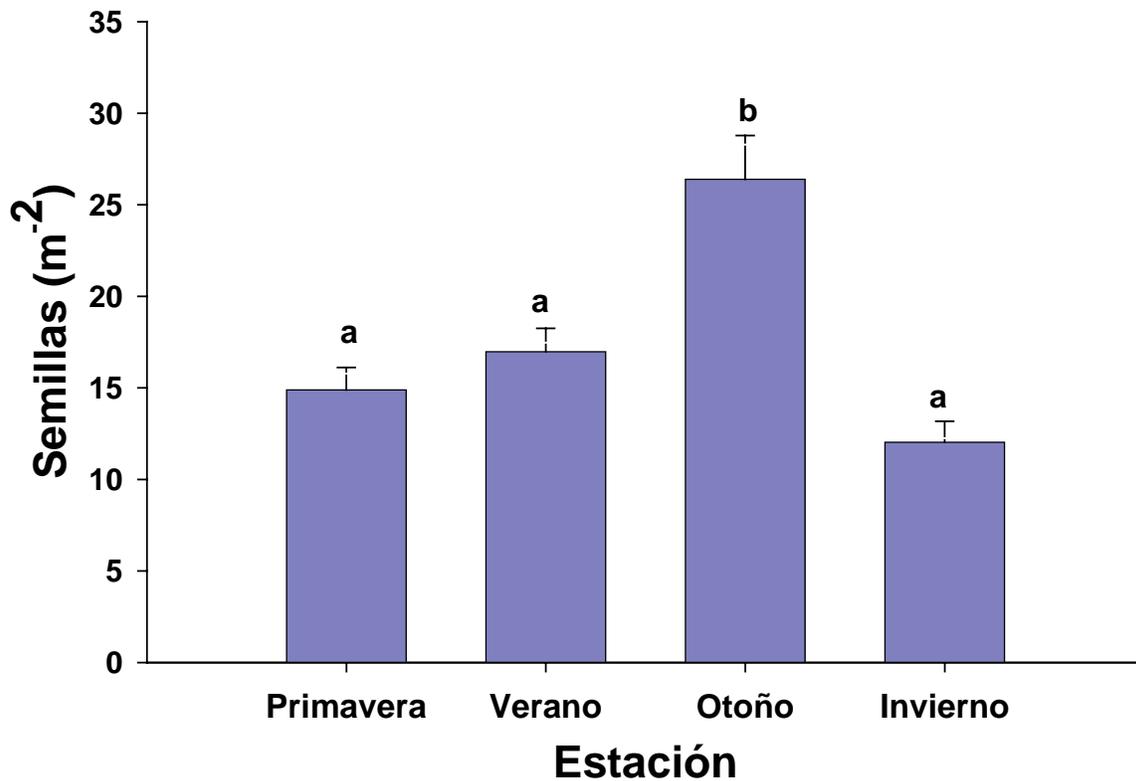


Figura 2.3 Variación estacional en la cantidad de semillas por unidad de superficie, en un área de bosque de niebla en el Rincón Sierra Norte, Oaxaca. Estación con la misma letra son significativamente iguales.

2.3.3 Riqueza de especies

A medida que avanza la edad del bosque se observan diferencias claras en la riqueza de especies de semillas. El número de especies registradas por trampa en las etapas sucesionales, muestran claras diferencias ($F_{5, 710} = 150.81$, $P < 0.0001$). En general se observa una tendencia a un incremento en el aporte de semillas, al aumentar la edad del bosque. La etapa 6 fue la que presentó mayor riqueza de especies en la lluvia de semillas, seguido de la etapa 5. Las etapas iniciales e intermedias no mostraron diferencias significativas entre sí. Los datos sugieren que hay un incremento no lineal en la diversidad de semillas al aumentar la etapa de sucesión (componente lineal $t_{710} = 20.97$, $P < 0.0001$; componente cuadrático $t_{710} = -4.51$, $P < 0.0001$ y cúbico $t_{710} = 5.38$, $P < 0.0001$).

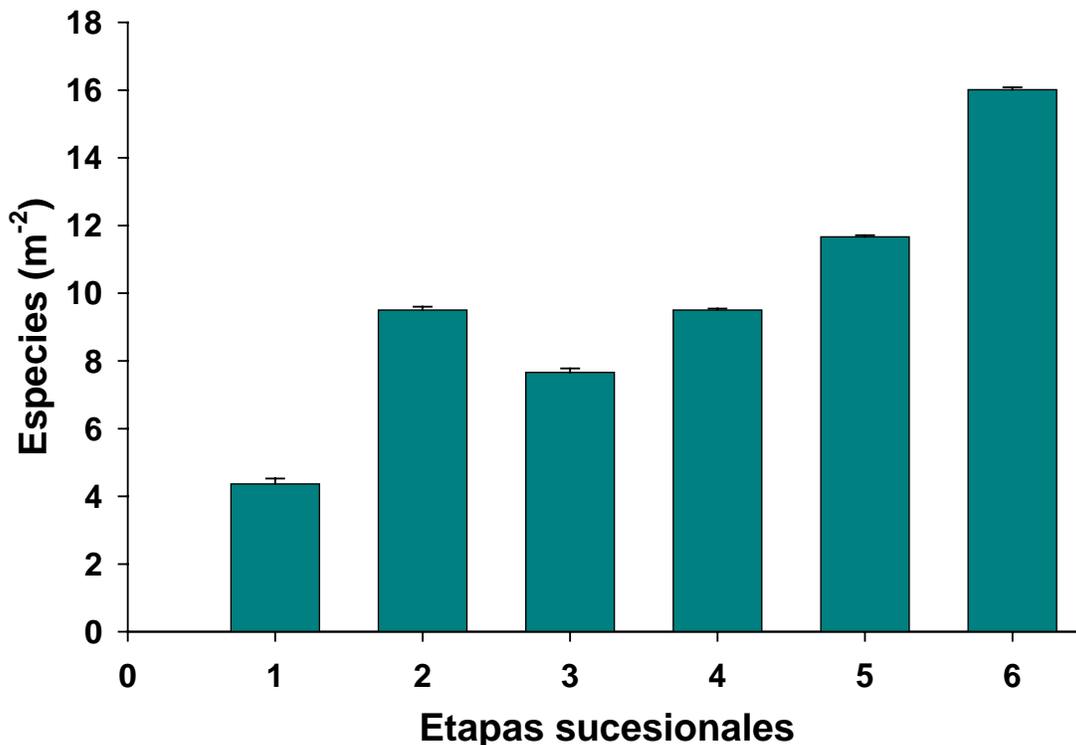


Figura 2.4 Variación sucesional en la riqueza de especies de semillas por unidad de superficie en un área de bosque de niebla en el Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

La riqueza de especies parece no variar a lo largo del año en el Bosque de Niebla de El Rincón. Los resultados obtenidos muestran que no hay diferencias estadísticamente significativas, entre las estaciones del año, con respecto a la riqueza de especies ($F_{3,722} = 0.28$ $P = 0.8397$) (Fig. 2,5).

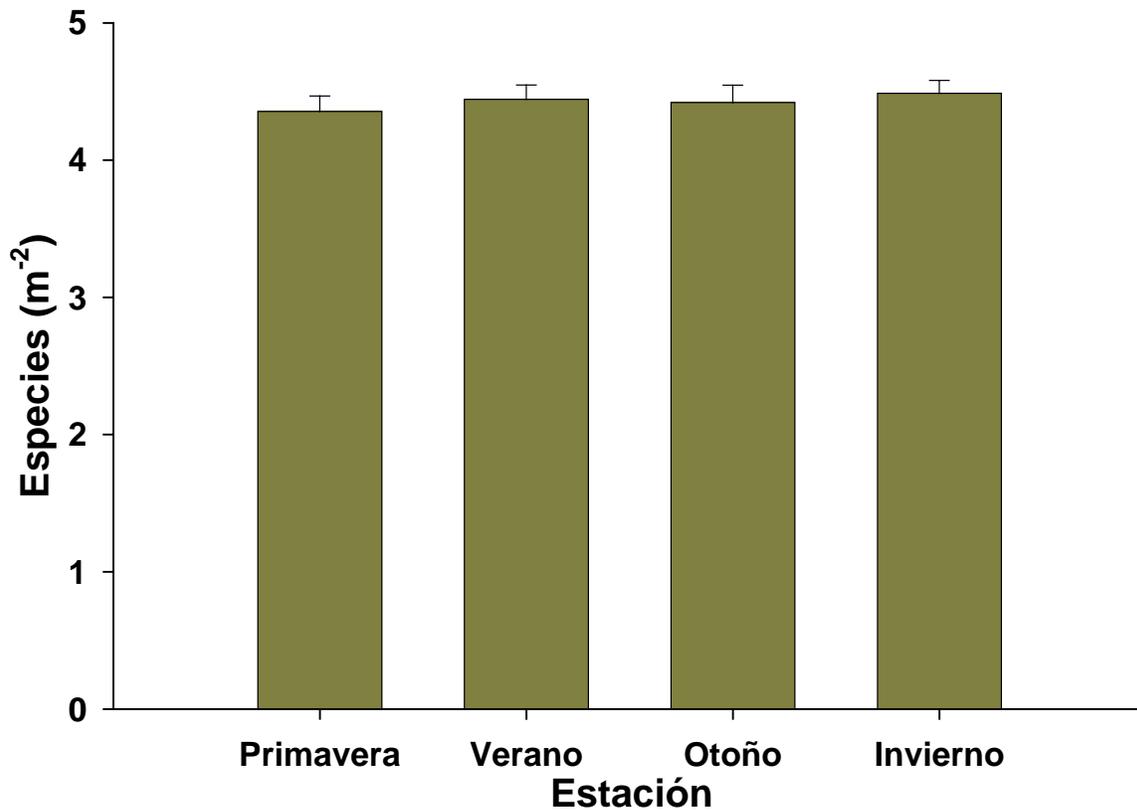


Figura 2.5 Variación estacional de la riqueza de especies por unidad de superficie en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

2.3.4 Lluvia de semillas de especies pioneras intermedias y avanzadas a lo largo de la sucesión.

El análisis general lineal no pudo detectar diferencias significativas en la abundancia de especies pioneras a lo largo de la sucesión ($F_{5, 53} = 1.68$, $P = 0.1567$, componente cuadrático $t_{53} = 0.66$; $P = 0.6563$). Sin embargo, el contraste lineal, reveló una tendencia negativa altamente significativa ($t_{53} = -2.68$; $P = 0.0098$), que sugiere que la abundancia de semillas pioneras disminuyen su dispersión a medida que avanza la edad del bosque. (Fig. 2.6)

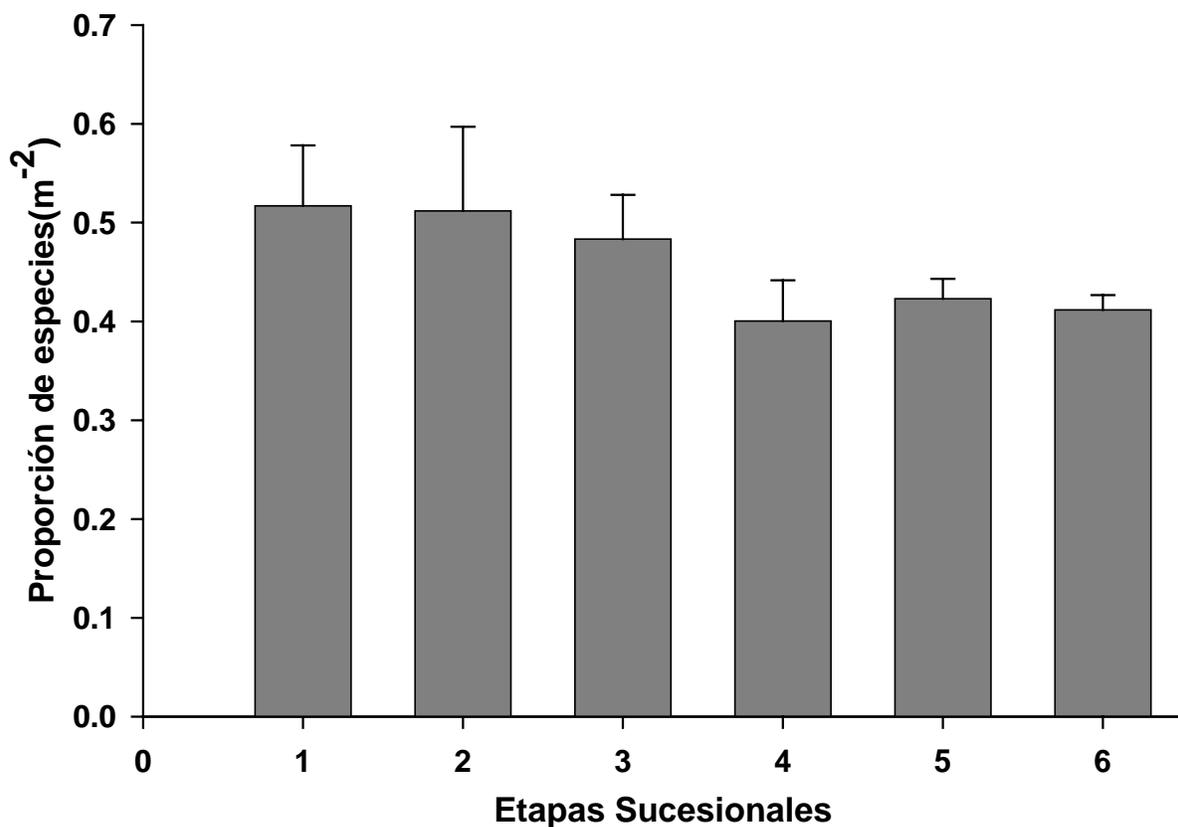


Figura 2.6 Proporción de especies de etapas iniciales y la etapa sucesional, en un área de bosque de niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

Para las especies de etapas intermedias el estado de madurez del bosque no parece influir en su dispersión ($F_{5,53}=1.30$, $P = 0.2784$) Fig. 2.7

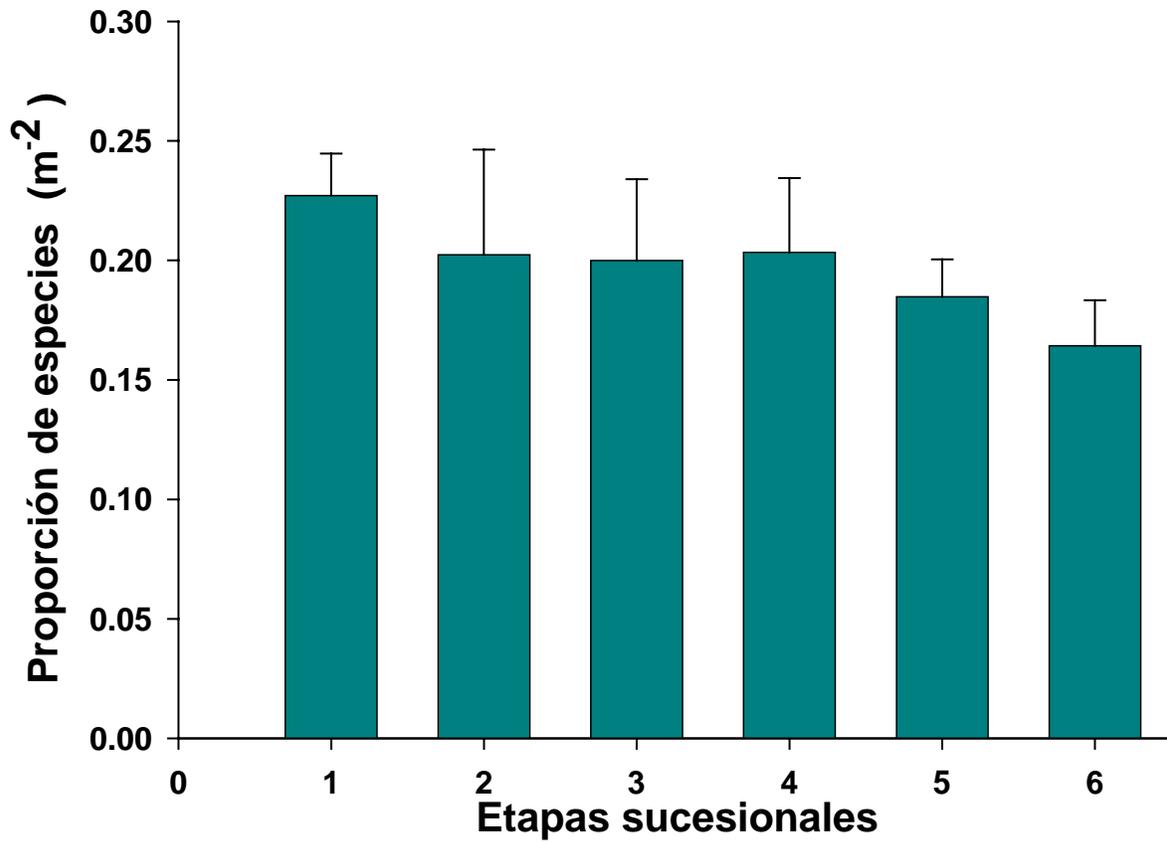


Figura 2.7 Proporción de especies de etapas intermedias y la etapa sucesional, en un área de Bosque de Niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

La lluvia de semillas de especies de etapas avanzadas varió significativamente con el estado sucesional del bosque durante el periodo de muestreo ($F_{5, 53} = 2.84$, $P = 0.0240$). En particular el análisis de contrastes reveló una tendencia lineal positiva significativa al aumentar la edad del bosque ($t_{53} = 3.48$, $P=0.0010$), no así el cuadrático ($t_{53} = -0.02$; $P = 0.9810$) (Fig. 2.8).

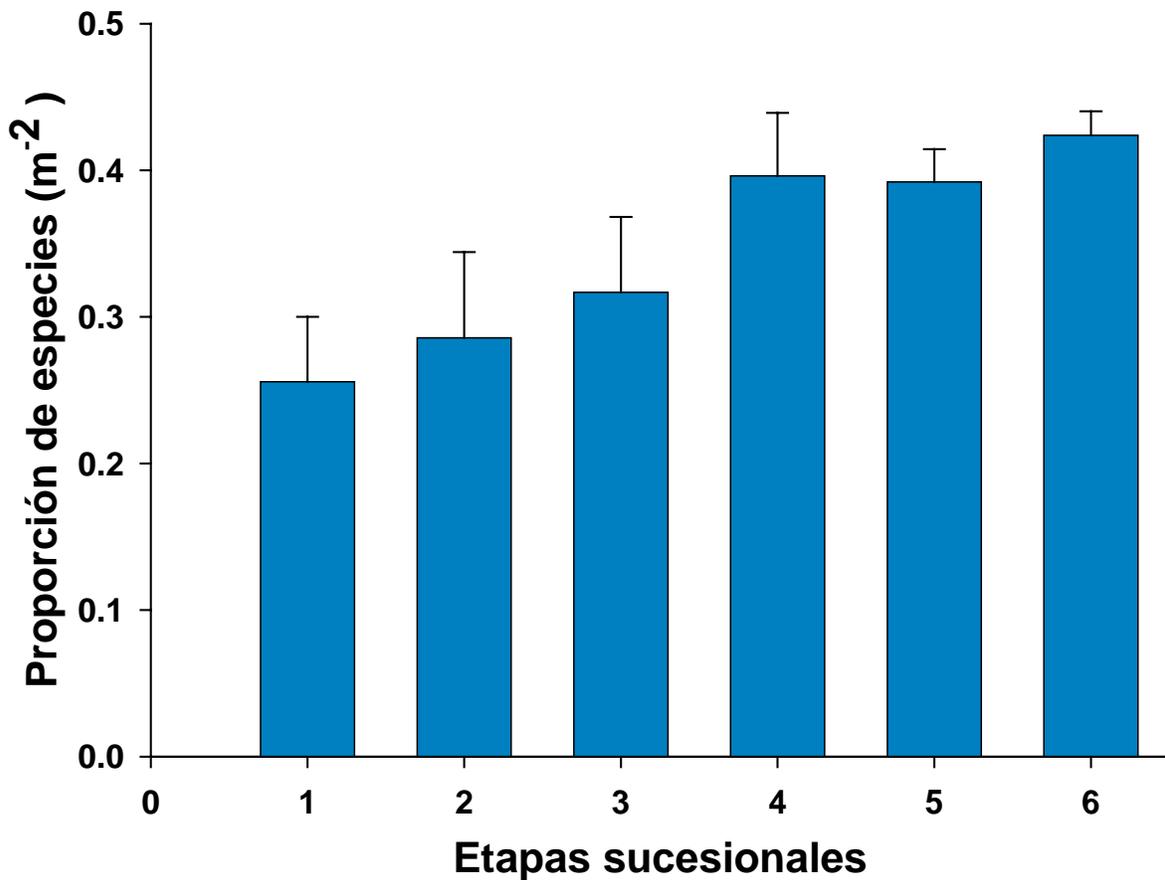


Figura 2.8 Proporción de especies de etapas avanzadas y la etapa sucesional, en un área de Bosque de Niebla en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

2.3.5 Dispersión anemocoria

La proporción de especies anemocoria no cambio significativamente durante la regeneración del bosque ($F_{5, 59} = 0.43$, $P = 0.8266$). (Fig. 2.9)

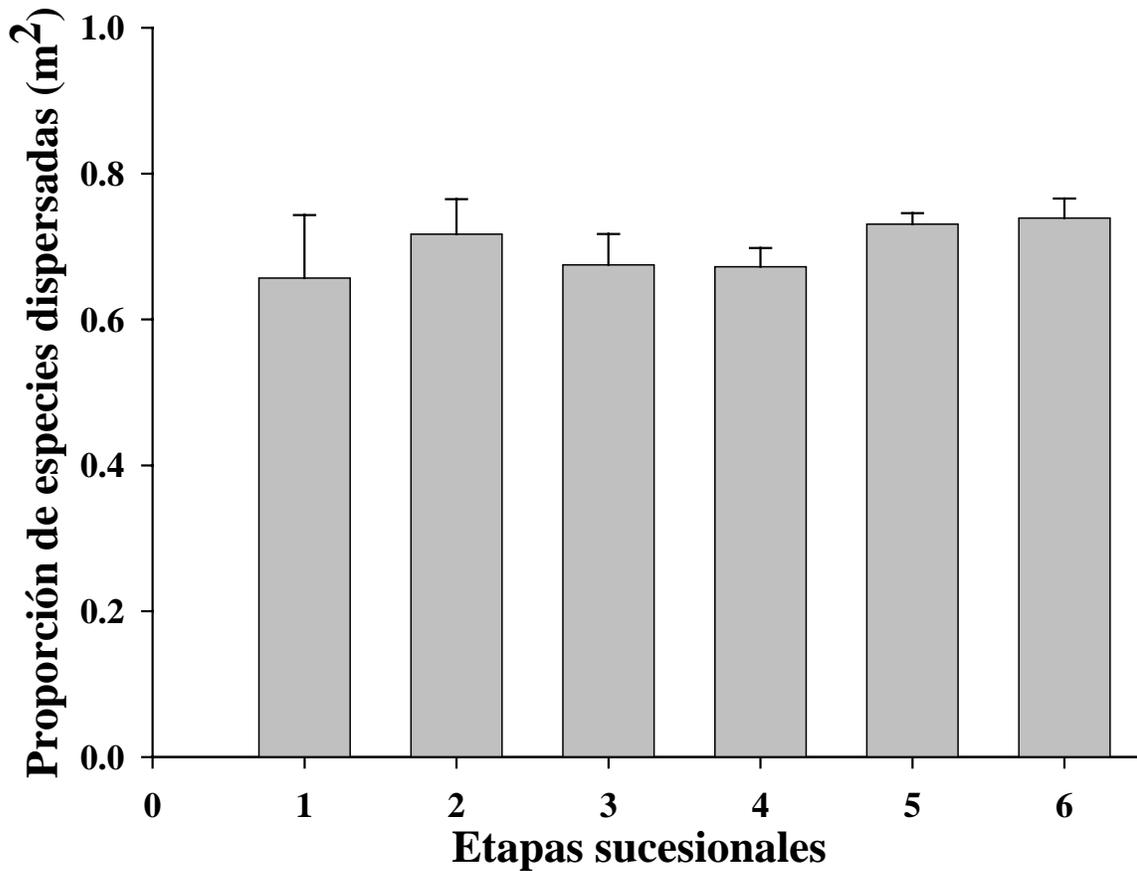


Figura 2.9 Proporción de especies dispersadas por viento en las etapas sucesionales, del bosque de niebla en el Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

2.4 DISCUSIONES

Abundancia de especies

Los resultados obtenidos sugieren que la cantidad de semillas que recibe el bosque puede limitar su recuperación. Las etapas sucesionales avanzadas 5 y 6 fueron las recibieron mayor cantidad de semillas por unidad de superficie de todas las etapas analizadas. Estos resultados concuerdan de manera significativa con lo encontrado en el pastizal activo (vegetación secundaria) y el borde del bosque tropical en Puerto Rico, en donde definen que pocas semillas son dispersadas al pastizal, encontrando mayor abundancia de semillas en el borde del bosque (Cubiña y Mitchell, 2001). Por lo tanto un solo subgrupo de las especies del bosque contribuirá al proceso de recuperación inicial. Resultados similares también han sido reportados en un bosque alto andino (bosque de niebla) en el que la mayor abundancia de semillas se registró en el bosque de mayor edad (López-Aldana, 2005), Aunque estos autores estudiaron solamente dos estados de madurez del bosque (vegetación secundaria y vegetación primaria). Estos patrones consistentes para diferentes tipos de vegetación puede ser un reflejo de la alta diversidad de especies que generalmente caracterizan las etapas sucesionales maduras.

La disponibilidad de semillas varía a lo largo del año. El otoño fue donde se presentó la mayor abundancia de semillas. Así, primavera verano e invierno no presentaron diferencias significativas en el aporte de semillas. Estos resultados contrastan con lo encontrado en dos pastizales con diferentes edades de abandono en donde el invierno reportó la mayor abundancia en la lluvia de semillas que en verano (Díaz-Martín y Vargas-Ríos, 2004). Resultados similares se reportan en el bosque tropical de África (Hardesty y Parker 2002) y en un bosque de niebla homogéneo en Colombia (Cortéz, 2006) que aunque este último es igual al que estudiamos, nuestros resultados difieren de el, debido quizá a que en Colombia son mas marcadas las estacionalidades y además se encuentran en lugares diferentes, separados por barrera geográficas y que pueden variar florísticamente. Además estos autores estudiaron solamente dos épocas

del año. La cantidad de semillas que cae temporalmente en un sitio determinado ha sido considerado como una fuente importante de propágulos para la regeneración de bosque en áreas que han sido sometidas a perturbaciones constantes (Aide *et al.*, 1995). Los resultados anteriores muestran que el potencial de regeneración del bosque puede variar a lo largo del año. Si la duración de la viabilidad de la semilla es limitada o la depredación de esta, entonces es posible que la regeneración sea más exitosa en ciertas épocas del año.

Riqueza de especies

La riqueza de especies en la lluvia de semillas puede ser que este limitando la composición y regeneración de los bosques. Nuestros resultados de manera general indican que los bosques de etapas avanzadas (Categoría 6) presentan una mayor diversidad de especies. Estos resultados concuerdan con lo reportado en pastizales (Díaz-Martín y Vargas-Díaz 2004), en donde la riqueza de especies (74 especies frente a 56) fue mayor en el pastizal más viejo, con respecto al joven. Así mismo en un estudio sobre análisis sucesional del bosque mesófilo, encontró que la riqueza florística varía significativamente a lo largo de las etapas sucesionales del bosque, siendo en general ésta mayor en bosques maduros que en los bosques incipientes en concordancia con nuestros resultados.

Sin embargo cabe mencionar que nuestros resultados muestran un pico significativo en el aporte de especies de semillas en el bosque incipiente (2) que es un bosque de 15 años aproximadamente. Este incremento se puede deber a que esta categoría está cerca del bosque maduro, por lo que es posible que recibieran semillas de este bosque, además, de presentar una pendiente que propicia que las especies de semillas se dispersen hacia él por acción del viento o gravedad principalmente. Sin embargo se requiere quizá un estudio más minucioso que pueda explicar esta tendencia en este tipo de vegetación. Así las perturbaciones afectan la estructura y composición florística de los bosques y por lo tanto modifican en mayor o menor grado la dinámica de semillas, afectando los procesos de regeneración de los bosques.

La riqueza de especies a lo largo del año, en nuestro estudio no presentó diferencias entre las estaciones. Sin embargo en pastizales y en bosques de pino-encino han encontrado que la mayor diversidad de especies en la lluvia de semillas se reporta en el invierno (Díaz-Martín y Vargas-Díaz 2004, Ramírez-Marcial *et al.*, 1992). Estos resultados difieren de los nuestros debido quizá al tipo de vegetación y al periodo de muestro, ya que estos autores estudiaron dos épocas del año.

Lluvia de semillas de especies Pioneras, Intermedias y Avanzadas

Las especies pioneras y avanzadas tuvieron mayor aporte de semillas en los habitats donde pertenecen normalmente. Esto indica que ambas clases de especies tienen una dispersión restringida. Esto se puede ilustrar claramente en algunas especies como *Ticodendron incognitum* Gómez-Laurito & Gómez-P. y *Weinmannia pinnata* L. que solamente se registraron semillas en bosque de etapas avanzadas. Sin embargo en un bosque tropical húmedo en Chiapas registró que las especies pioneras o de estados de sucesión temprana tienen menos capacidad de dispersión a lo largo del proceso de regeneración del bosque que las especies de estados de sucesión avanzada (Benítez-Malvido y colaboradores, 2001). Pero ellos solamente estudiaron dos categorías (especies de estados sucesionales tempranas y tardías) y nosotros tres (especies pioneras, intermedias y avanzadas), en la que no se observaron diferencias significativas en las especies de etapas intermedias en la lluvia de semillas a lo largo de las diferentes etapas sucesionales del bosque de niebla. Nuestros resultados sugieren que muchas especies son de dispersión restringida y que solo se dispersan en las proximidades del área donde se desarrollan.

Dispersión anemocoria

El viento ha sido considerado como el más activo de todos los agentes dispersores de semillas (Granados-Sánchez, 1994). Sin embargo nuestros resultados no mostraron diferencias entre el tipo de dispersión a lo largo del gradiente sucesional en el que se categorizaron las especies identificadas. Esto se puede deber a que las categorías utilizadas por tipo de dispersión requieren quizá incluir clases más finas, es decir más específicas del tipo de animales que pueden dispersar a las especies. Este estudio no se realizó debido a la falta de información sobre el tipo de organismos que dispersan las semillas de las especies registradas en la lluvia de semillas para el bosque de niebla.

2.5 IMPLICACIONES PARA SU CONSERVACIÓN

Los resultados del presente estudio sugieren que la dispersión es un factor limitante para la regeneración del bosque, pues esta se encuentra restringida. Tanto especies pioneras como avanzadas muestran mayor dispersión en los hábitats en los que se encuentran naturalmente. Además la lluvia de semillas varió significativamente entre etapas sucesionales. Estos resultados pueden contribuir a explicar la gran diversidad beta encontrada en bosques de niebla.

Por otra parte la regeneración natural de estos bosques dista de ser completa, al recibir solo un subconjunto del total de especies que pueden colonizar estos sitios. Claramente con este tipo de dispersión la conservación de estos bosques requiere de grandes extensiones de superficie para poder garantizar una buena representación de toda la biodiversidad del área.

Este estudio apoya por lo tanto la hipótesis de que la migración es un factor determinante en la composición y estructura del bosque, aun a nivel local.

La fauna en el bosque de niebla puede variar enormemente en el espacio y tiempo. Esto puede estar influenciado por la disponibilidad de alimento. Los resultados del presente estudio sugieren que la mayor abundancia de semillas se presenta en las etapas iniciales y avanzadas del bosque de niebla. Así mismo, estas etapas sucesionales son las que presentan la mayor abundancia de especies de mamíferos (186 y 183 individuos), registrados en el bosque de niebla (Hernández, en preparación). Es posible, por lo tanto, que los mamíferos pueden influir de manera significativa en el establecimiento de la vegetación en los bosques de niebla de El Rincón.

Los bosques de niebla de acuerdo con el grado de sucesión presentan en general una elevada diversidad beta. Esto implica que para conservar este tipo de vegetación se requiere de áreas extensas que garanticen una mayor protección y conservación de las especies de flora debido a la gran variedad de la diversidad de especies que se presentan en los estados de sucesión del bosque de niebla.

2.6 CONCLUSIONES

- La lluvia de semillas es un factor importante en la composición de especies durante la sucesión secundaria en un área de bosque de niebla.
- Existe una gran variación estacional en aporte de semillas, a lo largo del año.
- La abundancia de semillas varió a lo largo de las diferentes etapas sucesionales siendo las etapas avanzadas las que obtuvieron mayor cantidad de semillas por trampa.
- La mayor riqueza de especies en la lluvia de semillas se registró en los bosques maduros.
- El aporte de semillas difiere en cantidad y calidad. Así, los bosques de etapas avanzadas son los que presentaron mayor abundancia y diversidad en la lluvia de semillas que los bosques incipientes y de etapas intermedias.
- La regeneración natural del bosque esta condicionada por una dispersión restringida.
- La diversidad beta en esta zona puede ser muy alta, debido a una dispersión restringida de las especies.
- Tanto especies pioneras como especies avanzadas se distribuye preferentemente en los habitats donde se encuentran en estado adulto.
- La dispersión anemocoria y no anemocoria parecen no influir en la lluvia de semillas a lo largo del gradiente sucesional del bosque de niebla.

2.8 BIBLIOGRAFIA

Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario y M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecol. Manag.* 77:86.

Anónimo, 2002. Dinámica de los Bosques. En la Ciencia Ecológica.

Bautista, C. A., R. F. del Castillo y C. Gutiérrez. 2003. Patrones de desarrollo del suelo asociados con sucesión secundaria en un área originalmente ocupada por el bosque mesófilo de montaña. *Ecosistemas* Vol. 3. Oaxaca, México.

Bautista-Cruz y R. F. del Castillo. 2005. Soil Changes During Secondary Successión in a Tropical Montane Cloud Forest Area. *Soil Sci. Soc. Am.* 69:906-914.

Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos y E. Ceccon. 2001. Seed rain vs see bank, and effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Bot.* 346: 185-203.

Blanco-Macias, A. M. 2001. Análisis sucesional del bosque mesófilo de montaña en el Rincón, Sierra Norte de Oaxaca. Tesis de Licenciatura Facultad de estudios superiores Iztacala, UNAM. Los Reyes Iztacala. 60 pp.

Castillo A., S. Guadarrama, P. Martínez, P. E. Mendoza-Hernández, O. Niñez-Castillo, M. A. Romero-Romero, y I. Sánchez-Gallon. 2002. Diásporas del pedregal de San Angel. Dpto de Ecol. y Rec. Nat. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 204 pp.

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. CONABIO. México. 847 pp.

Chave, J., H. C. Muller-Landau y S. A. Levin. 2002. Comparing Classical Community Models Theoretical Consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist.* 159: 1-23

Corral A., J. y G. Rico P. 2004. El bosque esta vivo. *Ciencia y el Hombre.* 17(2).

Cortéz, F. Noticyt. Recuperación de bosques degradados (Ecología de bosques andinos colombianos). Julio de 2006.

Cubiña, A. y T. Mitchell. 2001. The Effect of Distance from Forest Edge on Seed Rain and Soil Seed Bank in a Tropical Pasture. Department of Biology, University of Puerto Rico, San Juan, Puerto Rico 00931, U.S.A.

Department of agriculture. 1980. Major weed family identification guide. Profesional Developmen center. Plant protection and quarantine animal and plant health inspection service. Creative universal. Michigan United states. 161 pp.

del Castillo, R. F. 1995. Aspectos autoecológicos en *Pinus chiapensis*. Segundo coloquio regional de investigación.

Díaz-Martín, R. M & O. Vargas-Ríos. 2004. Variación-espacio temporal de la lluvia de semillas en pastizales abandonados de alta montaña tropical (reserva forestal municipal de cogua). Act. Biol.

Flores, S. & N. Dezzeo. 2005. Variaciones temporales en cantidad de semillas en el suelo y en lluvia de semillas en un gradiente bosque-sabana en la gran sabana, Venezuela. Venezuela. 30:39-43.

Font Q., P. 1979. Diccionario de Botánica. Labor. 7^a reimpresión. Barcelona, España. 1244 pp.

García, E. 1981. Modificación al sistema de clasificación de Copen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 3ra. Ed. Instituto de geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 252 pp.

Granados-Sánchez, D. 1994 Ecología y dispersión de las plantas. Universidad Autónoma Chapingo. México. 111 pp.

Hardesty, B. D. y V. T. Parker. 2002. Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a west African tropical forest. Plant Ecol. 164: 49-64.

Hernández, A. V. En preparación. Ecología de comunidades de pequeños mamíferos en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en Oaxaca, México

Gunn, N. C. & C. A. Ritchie. 1988. Identification of disseminule listed in the federal noxious weed. Act. Bot. Num. 1719. Dpto. of the Agriculture. Unites states. 313 pp.

Lentz, D. L. y R. Dickau. 2005. Seedeas of Central America and Southern Mexico. The Economic Species. The New York Botanical Garden. Vol. 91. 296 pp.

López-Aldana, A. 2005. Libro de resúmenes. IX Congreso Latinoamericano de Botánica. Santo Domingo, República Dominicana. 740 p. (410).

Martín, A. C. y W. D. Barkley. 1961. Seed identification manual the regents of the University of California. Press. Berkeley. Los Ángeles y London. 221 p.

Miembro Rocas, A. 1989. Semillas de plantas leñosas. Morfología comparada. Edt. Limusa. México. 224 pp.

Miller, P. M. 1999. Effects of forestation on seed banks in a tropical deciduos forest or western México. *Tropical Ecology*. 15: 179-188 pp.

Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y P. F. Quintana-Ascencio. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de Pino-Encino de los altos de Chiapas, México. *Act. Bot. Méx.* 20: 59-75.

Rzedowsky, J. 1978. Vegetación de México. Edit. Limusa. México. 432 pp.

SAS Institute. 1990. SAS/STAT user's guide. V.6. SAS Inst., Cary, NC. Schlesinger, W.H., L.A. Bruijnzeel, M.B. Bush, E.M. Klein, K.A. Mace, J.A. Raikes, & R.J. Whittaker. 1998. The biogeochemistry of phosphorus after the first century of forest development on Rakata Island, Krakatau, Indonesia. *Biogeochemistry* 40:37-55.

Spiegel, M. R. 2002. Estadística. 3^{ra}. ed. McGraw-Hill Interamericano. México. 541 p.

Apéndice 2.1 Listado taxonómico de las especies identificadas y registradas en la lluvia de semillas en el bosque de niebla de El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca. En donde INI = etapas iniciales; INT = etapas intermedias; AVA = etapas avanzadas, de acuerdo con (Blanco-Macias, 2001). DIS = Tipo de dispersión; V = Anemocórica; NV = No Anemocórica.

Familia	Especie	INI	INT	AVA	DIS
Pinaceae	<i>Pinus chiapensis</i> (Martínez) Adensen	x	.	.	V
Pinaceae	<i>Pinus</i> sp1	x	.	.	V
Pinaceae	<i>Pinus</i> sp2	x	.	.	V
Actinidaceae	<i>Saurauia</i> sp.	.	.	x	NV
Amaranthaceae	Amarantace	.	.	x	NV
Aquifoliaceae	<i>Ilex pringlei</i> Standley	.	X	.	NV
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i> sp.	.	X	.	NV
Araliaceae	<i>Dendropanax populifolius</i> (Marchal) A. C. Smith	.	.	x	NV
Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne & Planchon	.	.	x	NV
Araliaceae	<i>Araliaceae</i>	.	.	x	NV
Asteraceae	<i>Mykania pyramidata</i> Donn-Smith	x	.	.	V
Asteraceae	<i>Asteracea b</i>	x	.	.	V
Asteraceae	<i>Asteracea</i>	x	.	.	V
Asteraceae	<i>Podochaenium pachyphyllum</i> (Klatt) Cansen	x	.	.	V
Asteraceae	<i>Asteracea d</i>	x	.	.	V
Betulaceae	<i>Alnus acuimata</i> Kunth	x	.	.	V
Boraginaceae	Borraginácea	.	X	.	NV
Caprifoliaceae	<i>Viburnum discolor</i> Benth	x	.	.	NV
Celastraceae	<i>Zinowiewia integerrima</i> (Turcz) Turcz	.	.	x	V
Celastraceae	<i>Perrottetia ovata</i> Hemsley	.	.	x	NV
Clethraceae	<i>Clethra</i> sp.	.	.	x	V
Cloranthaceae	<i>Hedyosmun mexicanum</i> Cordemoy	.	X	.	NV
Cornaceae	<i>Cornus disciflora</i> DC	x	.	.	NV
Cunoniaceae	<i>Weinmannia pinnata</i> L.	.	.	x	V
Ericaceae	<i>Bejaria</i> sp.	.	.	x	V
Ericaceae	<i>Gaultheria odorata</i> Willd.	.	X	.	NV
Ericaceae	<i>Gaultheria acuimata</i> Schldl. & Cham.	.	X	.	NV
Ericaceae	<i>Vaccinium consanguineum</i> Klotzsch	.	.	x	NV
Ericaceae	<i>Vaccinium leucanthum</i> Schldl.	.	.	x	NV
Ericaceae	<i>Lyonia squamulosa</i> Mart. & Gal.	.	X	.	V
Escalloniaceae	<i>Phyllonoma laticuspis</i> (Turcz.) Engl	.	.	x	NV
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i> Sw	.	X	.	NV
Euphorbiaceae	Euphorbiacea	x	.	.	NV
Fabaceae	<i>Fabacea</i>	x	.	.	NV

Familia	Especie	INI	INT	AVA	DIS
Fagaceae	<i>Quercus candicans</i> Née	.	.	x	NV
Fagaceae	<i>Quercus laurina</i> Humb	.	.	x	NV
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp c	.	.	x	NV
Guttiferae	<i>Clusia guatemalensis</i> Hemsley	x	.	.	NV
Hamamelidaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	x	.	.	V
Hipocastanaceae	<i>Billia hippocastanum</i> Peyr.	.	.	x	NV
Lauraceae	<i>Beilschmiendia ovalis</i> (Blake) C: K. Allen	.	.	x	NV
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	.	.	x	NV
Lauraceae	<i>Lauaracea</i>	.	.	x	NV
Liliaceae	Liliácea	x	.	.	NV
Loganiaceae	<i>Gelsenium sempervirens</i> (L.) Pers.	.	.	x	NV
Magnoliaceae	<i>Magnolia dealbata</i> Zucc.	.	X	.	NV
Melastomataceae	Melastomatácea	.	X	.	NV
Melastomataceae	<i>Myconia chrysoneura</i> Triana	.	.	x	NV
Melastomataceae	<i>Miconia oligotricha</i> (DC) Naudin	.	.	x	NV
Menispermaceae	<i>Cissampelos pareira</i> L.	x	.	.	NV
Moraceae	<i>Trophis</i> sp.	.	X	.	NV
Myricaceae	<i>Myrica mexicana</i> Willd.	x	.	.	NV
Myrsinaceae	<i>Rapanea</i> sp.	.	X	.	NV
Myrtaceae	<i>Eugenia aff. Oerstediana</i>	.	X	.	NV
Oleaceae	<i>Osmanthus Americana</i> (L.) Benth. & Hook	.	.	x	NV
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> sp1	x	.	.	NV
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> sp2	x	.	.	NV
Passifloraceae	<i>Pasiflora cooki</i> Killip	.	.	x	NV
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca</i> sp.	x	.	.	NV
Piperaceae	<i>Piper</i> sp.	.	.	x	NV
Poligalaceae	<i>Monima xalapensis</i> Kunth	.	X	.	NV
Rhamnaceae	<i>Rhamnus aff. Sharpii</i> M.C. & L.A. Johnst	.	.	x	NV
Rosaceae	<i>Prunus lundeliana</i>	.	X	.	NV
Rosaceae	<i>Rubus</i> sp.	x	.	.	NV
Rosaceae	<i>Prunus</i> sp.	.	X	.	NV
Rubiaceae	<i>Psychotria galeottiana</i> (Mart) Taylor & Lorence	.	.	x	NV
Rubiaceae	<i>Rondeletia budleiodes</i> Benth.	.	X	.	NV
Rubiaceae	Rubiácea	x	.	.	NV
Solanaceae	<i>Physalis</i> sp.	x	.	.	NV
Solanaceae	<i>Solanum schlechtendalianum</i> Walp.	x	.	.	NV
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp1	x	.	.	NV
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp2	x	.	.	NV
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp3	x	.	.	NV

Familia	Especie	INI	INT	AVA	DIS
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp4	x	.	.	NV
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp5	x	.	.	NV
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp6	x	.	.	NV
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp7	x	.	.	NV
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp8	x	.	.	NV
Symplocaceae	<i>Symplocus pycnantha</i> Hemsley	.	.	x	NV
Theaceae	<i>Ternstroemia hemsleyi</i> (Rose) Melchior	.	.	x	NV
Theaceae	<i>Cleyera theaoides</i> (Sw.) Choisy	.	.	x	NV
Thymelaceae	<i>Daphnopsis</i> sp.	.	.	x	NV
Ticodendraceae	<i>Ticodendron incognitum</i> Gómez- Laurito & Gómez-P.	.	.	x	NV
Tiliaceae	<i>Triumfetta</i> sp.	x	.	.	NV
Tiliaceae	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	x	.	.	V
Vitaceae	<i>Vitis</i> sp.	.	.	x	NV
Winteraceae	<i>Drymis granadensis</i> A. C. Smith	.	.	x	NV
Cyperaceae	<i>Rhynchospora</i> sp.	x	.	.	V
Cyperaceae	<i>Uncinia</i> sp.	x	.	.	V
Poaceae	<i>Poace</i>	x	.	.	V
Smilacaceae	<i>Smilax</i> sp.				

Apéndice 2.2 Ilustraciones de las semillas identificadas a nivel de familias, géneros o especies. Registradas en la lluvia de semillas en el bosque de niebla de El Rincón Sierra Norte, Oaxaca.

Familia Pinaceae



Pinus chiapensis



Pinus sp1



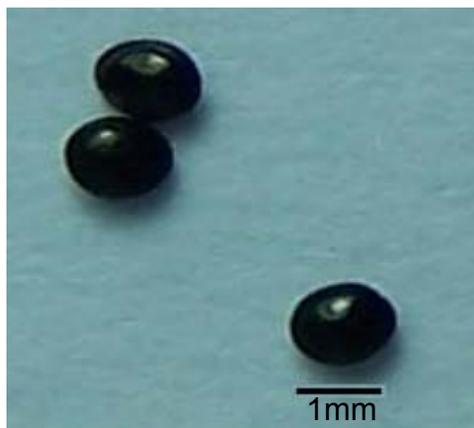
Pinus sp 2

Familia Actinidaceae



Saurauia sp.

Familia Amaranthaceae



Familia Aquifoliaceae



Ilex pringlei



Ilex sp

Familia Araliaceae



Dendropanax populifolius



Oreopanax xalapensis



Araliaceae

Familia Asteraceae



Mykania pyramidata



Aster sp b



Aster sp c



Podachaenium pachyphyllum



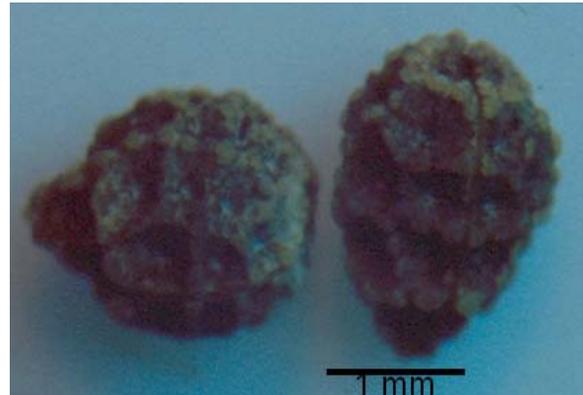
Aster sp d

Familia Betulaceae



Alnus acuminata

Familia Boraginaceae



Boraginácea

Familia Caprifoliaceae



Viburnum discolor

Familia Celastraceae



Perrottetia ovata



Zinowiewia integerrima

Familia Clethraceae



Clethra sp

Familia Chloranthaceae



Hedyosmun mexicanum

Familia Cornaceae



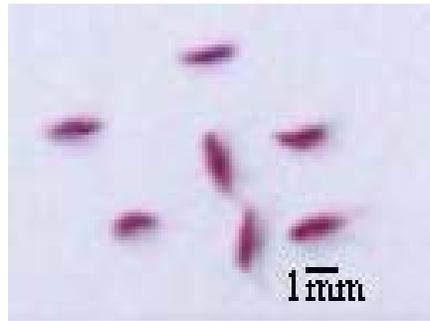
Cornus disciflora

Familia Cunoniaceae

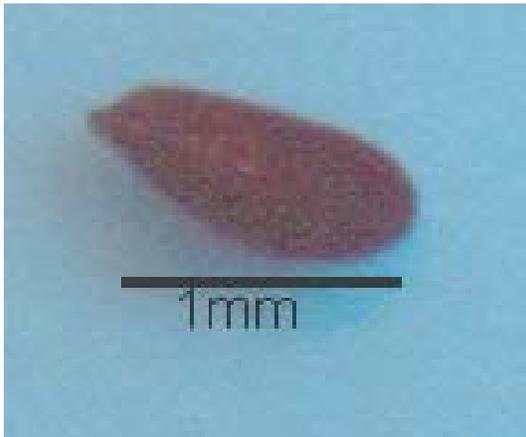


Weinmannia pinnata

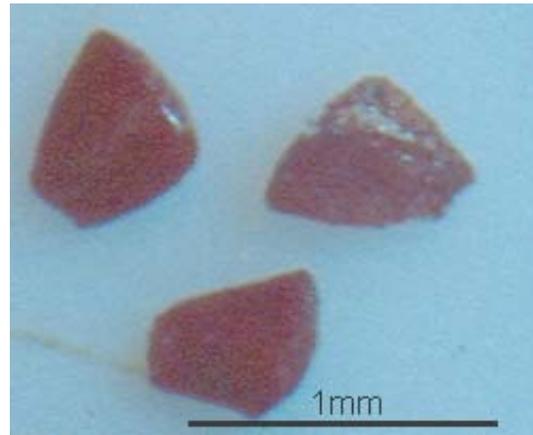
Familia Ericaceae



Bejaria sp.



Gaultheria odorata



Gaultheria acimata



Vaccinium consanguineum

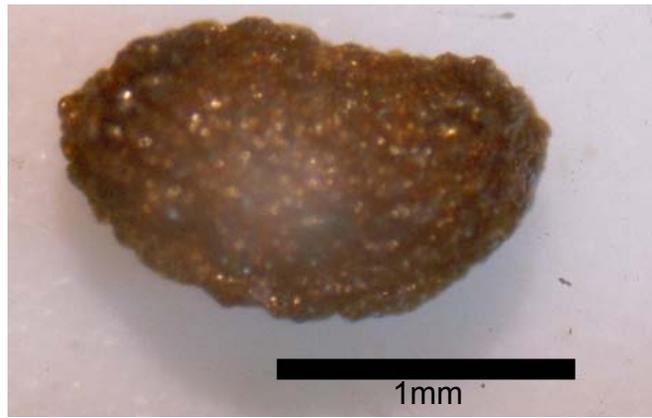


Vaccinium leucanthum



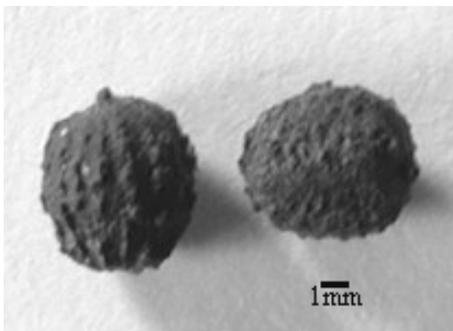
Lyonia squamulosa

Familia Escalloniaceae



Phyllonoma laticuspis

Familia Euphorbiaceae



Alchornea latifolia

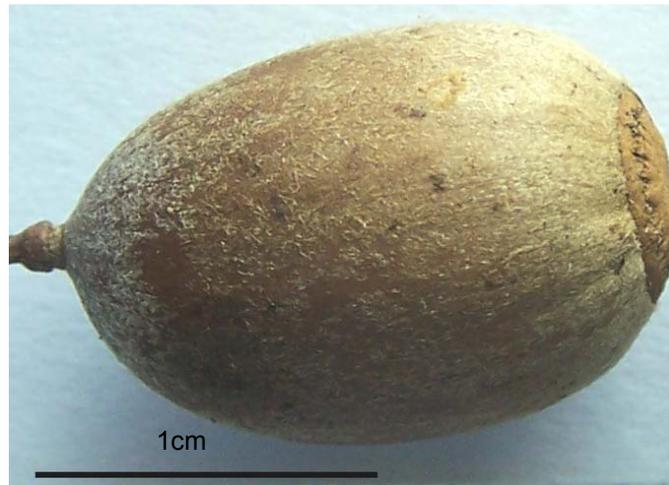


Euphorbiaceae

Familia Fabaceae



Familia Fagaceae



Quercus candicans



Quercus laurina



Quercus sp c

Familia Guttiferae



Clusia guatemalensis

Familia Hamamelidaceae



Liquidambar

Familia Hippocastanaceae



Billia hipocastanum

Familia Lauraceae



Ocotea sp.

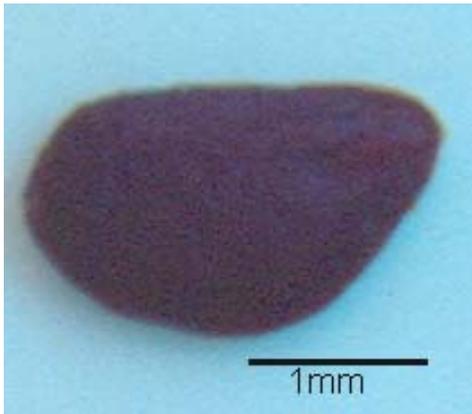


Lauracea



Lauracea

Familia Liliaceae



Liliácea

Familia Loganiaceae



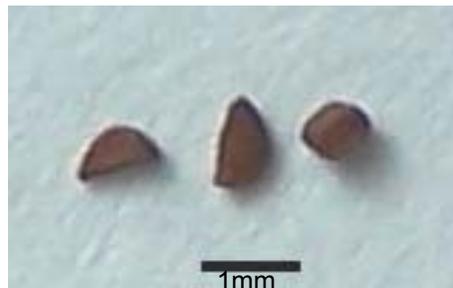
Gelsemium sempervirens

Familia Magnoliaceae



Magnolia dealbata

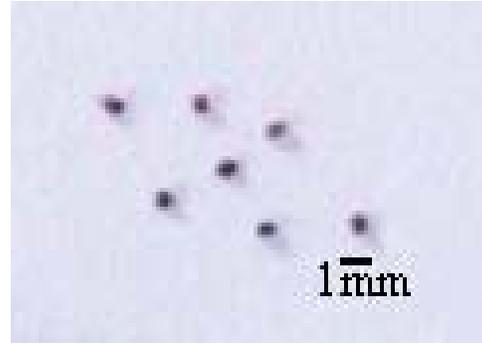
Familia Melastomataceae



Melastomatacea



Miconia chrysonoura



Miconia oligotricha

Familia Menispermaceae



Cissampelus apareira

Familia Moraceae



Trophis sp

Familia Myricaceae



Myrica mexicana

Familia Myrsinaceae



Rapanea sp

Familia Myrtaceae



Eugenia aff. oerstediana

Familia Oleaceae



Osmanthus americanus

Familia Oxalidaceae

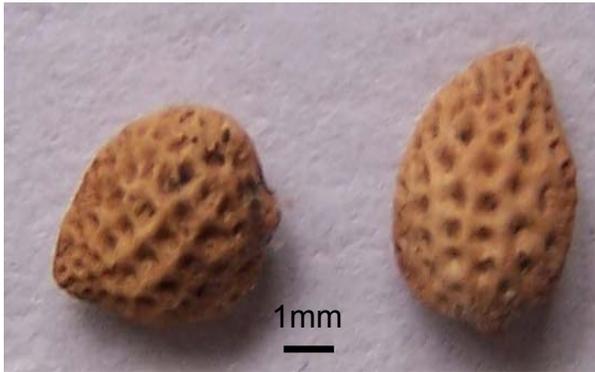


Oxalis sp1



Oxalis sp2

Familia Passifloraceae



Passiflora cooki

Familia Phytolacaceae



Phytolacca sp.

Familia Piperaceae



Piper sp.

Familia Poligalaceae



Monima xalapensis

Familia Rhamnacea



Rhamnus aff. *Sharpii*

Familia Rosaceae



Prunus lundeliana



Rubus sp.



Prunus sp.

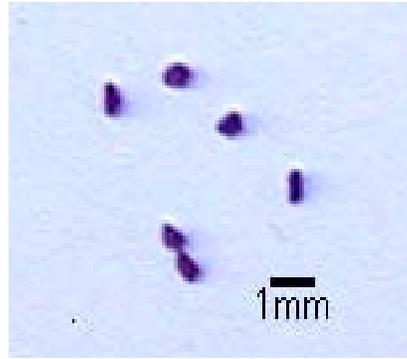
Familia Rubiaceae



Psychotria galeottiana

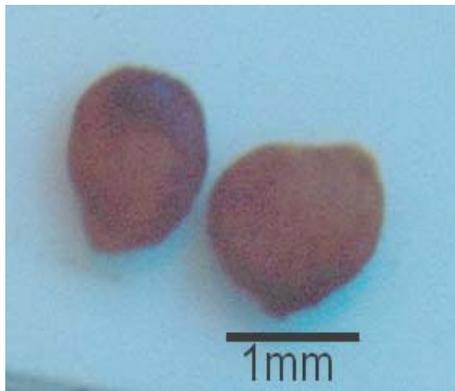


Rubiaceae



Rondeletia budleiodes

Familia Solanaceae



Physalis sp.



Solanum schlechtendalianum



Solanum sp1



Solanum sp2



Solanum sp3



Solanum sp4



Solanum sp5



Solanum sp6



Solanum sp7



Solanum sp8

Familia Symplocaceae



Symplocus pycnantha

Familia Theaceae



Cleyera theaoides



Ternstroemia hemsleyi

Familia Thymelaceae



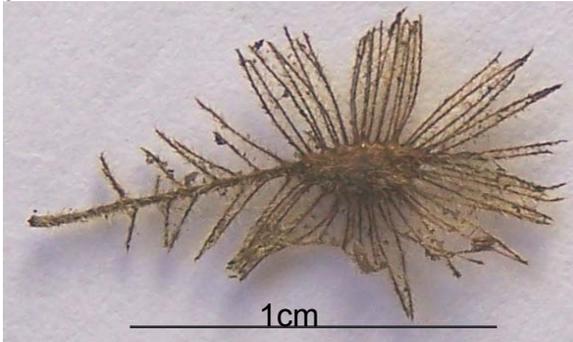
Daphnopsis sp

Familia Ticodendraceae



Ticodendron incognitum

Familia Tiliaceae



Heliocarpus appendiculatus



Triumfetta sp

Familia Vitaceae



Vitis sp

Familia Winteraceae



Drimis granadensis

Familia Smilacacea



Smilax sp.

Familia Cyperaceae

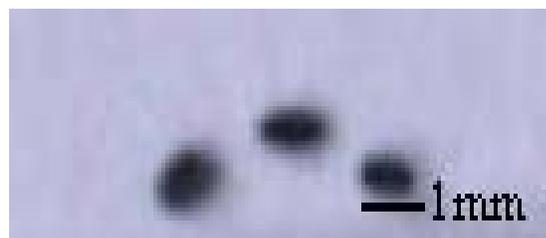


Uncinia sp



Rhynchospora sp.

Familia Poaceae

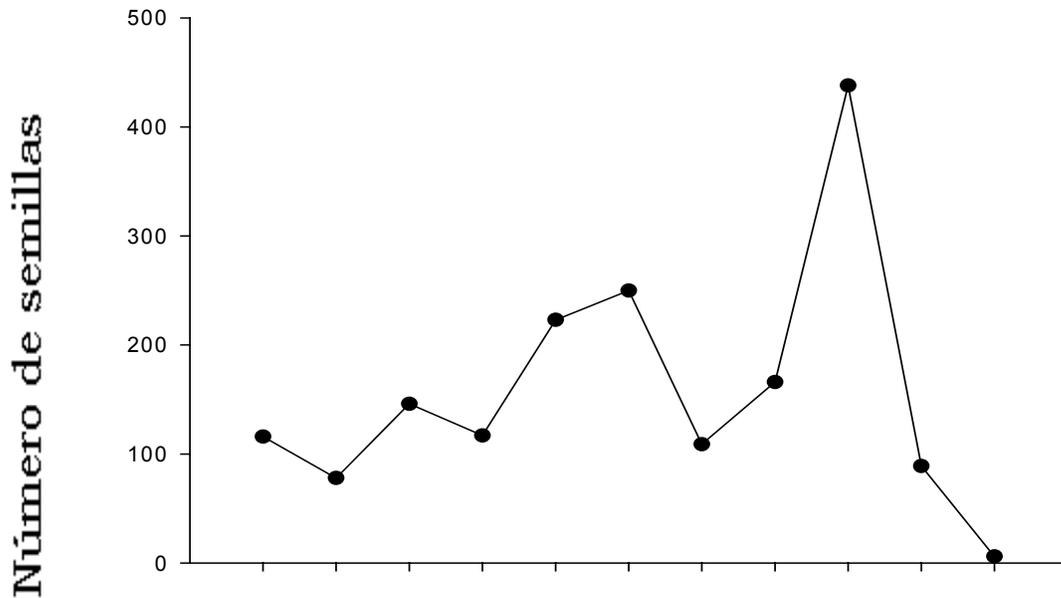


Poacea

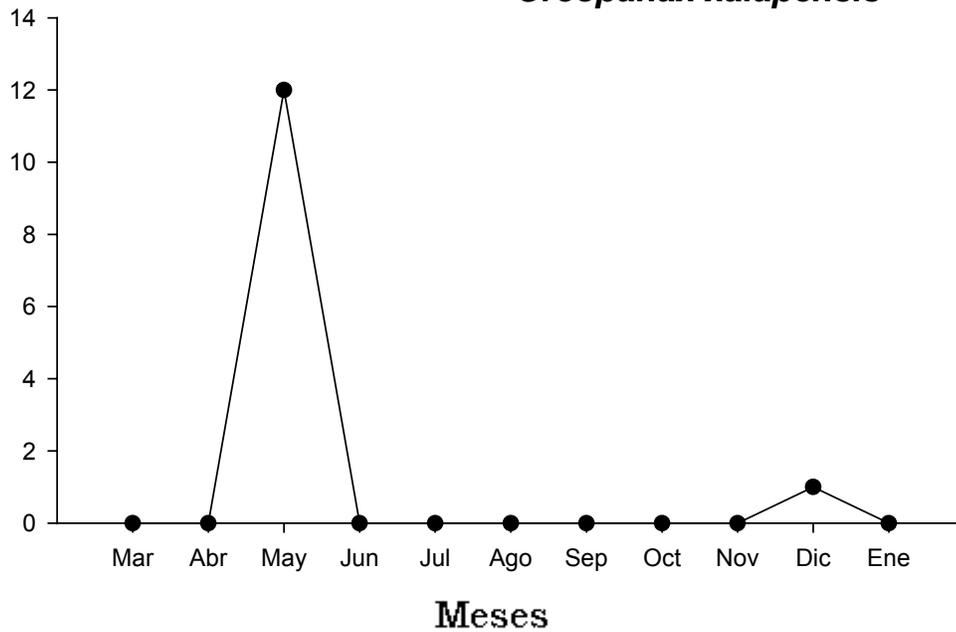
Apéndice 2.3 Disponibilidad de semillas a lo largo del año de especies que representan a los diferentes estados de sucesión del bosque de niebla, en El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca.

Especies de etapas avanzadas

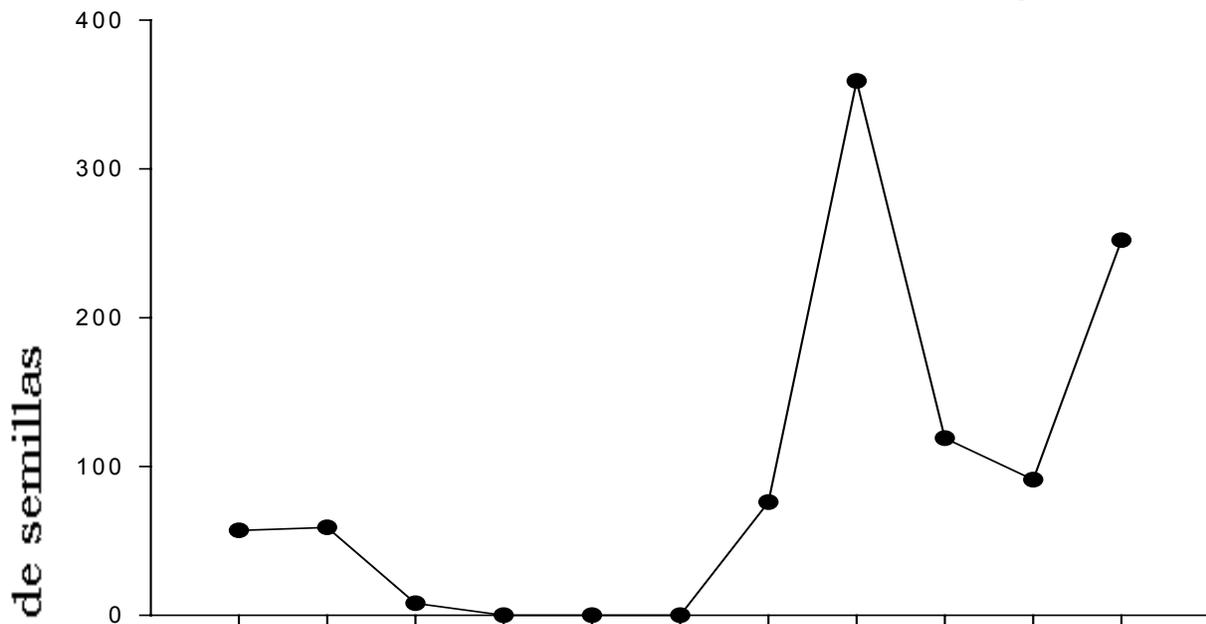
Dendropanax populifolius



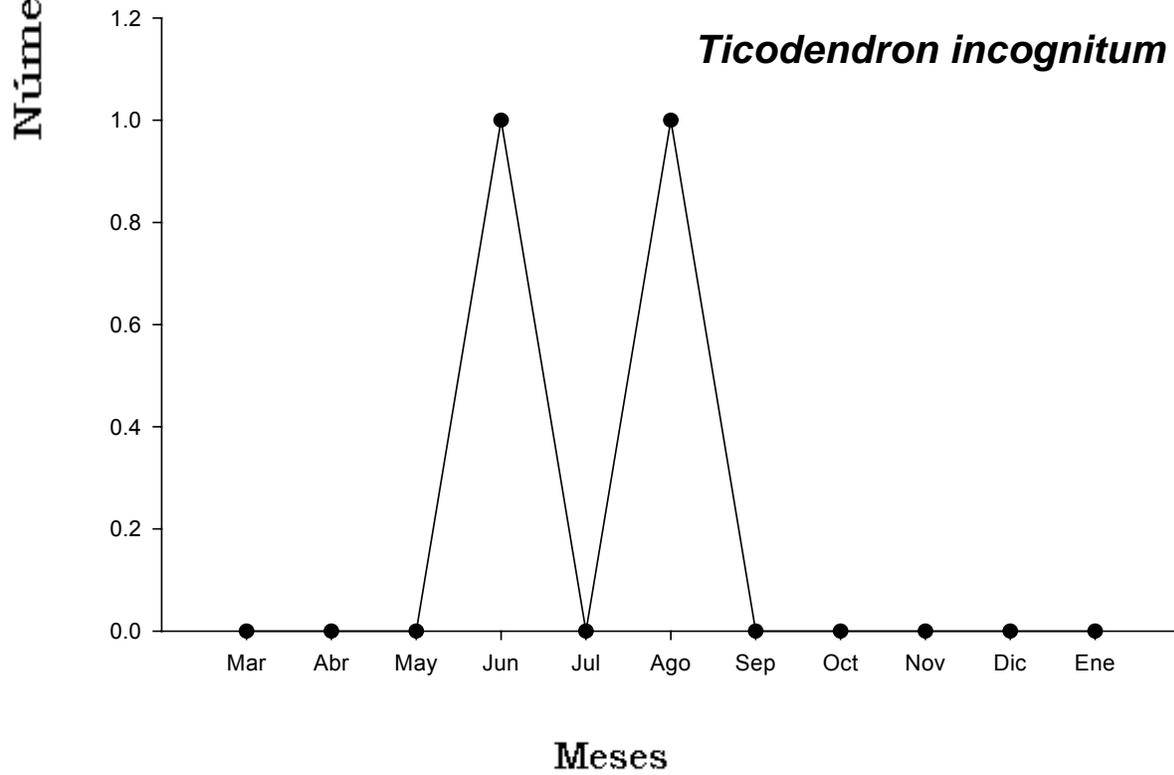
Oreopanax xalapensis



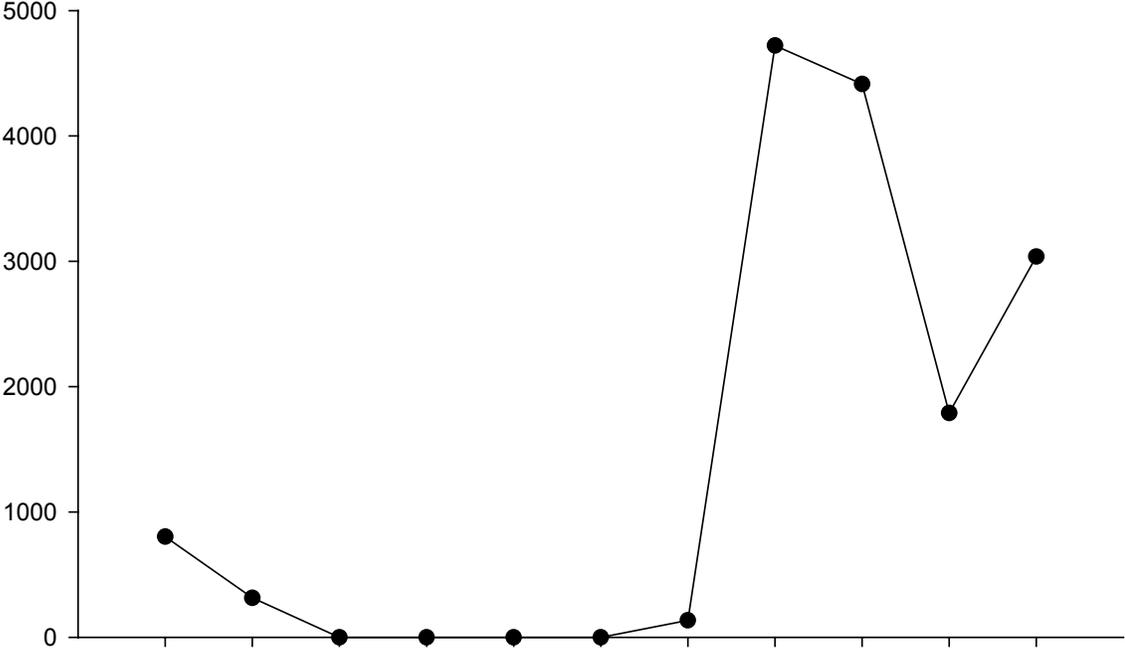
Weinmannia pinnata



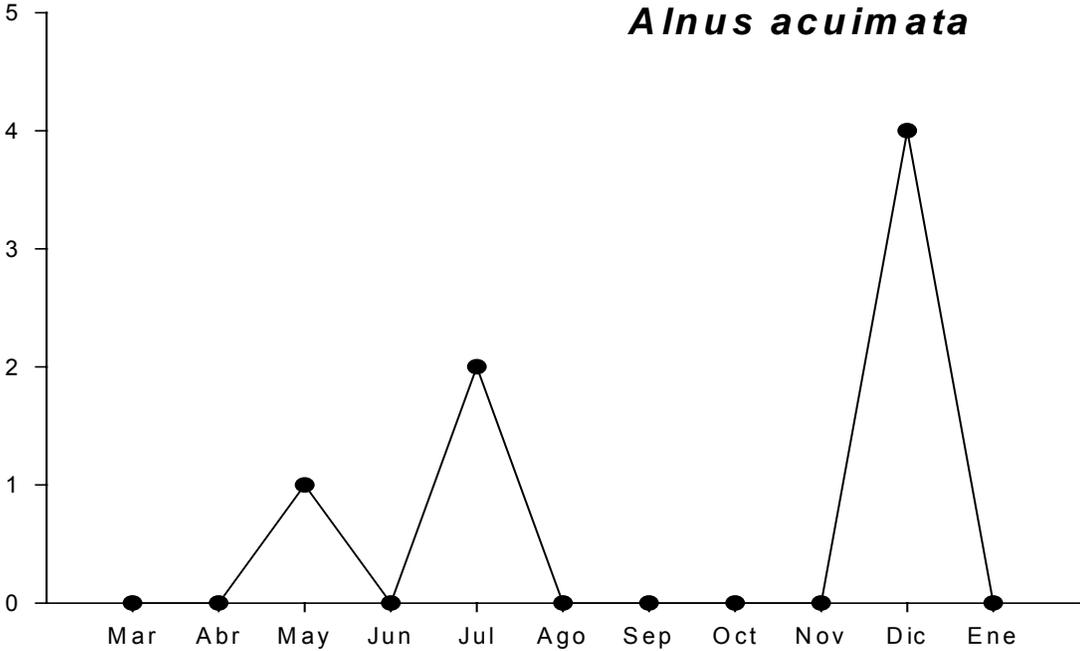
Ticodendron incognitum



Myconia chrysoneura



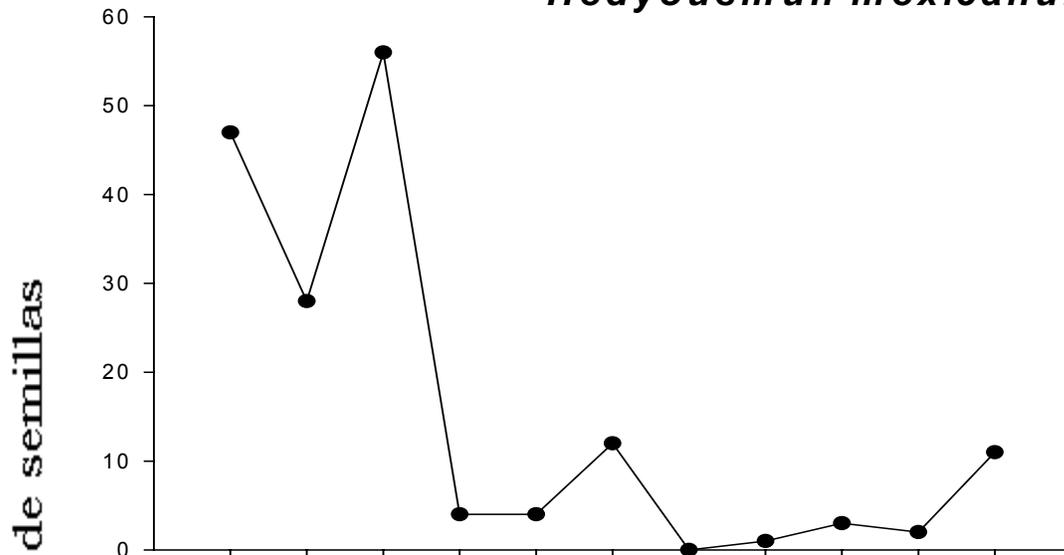
Alnus acuimata



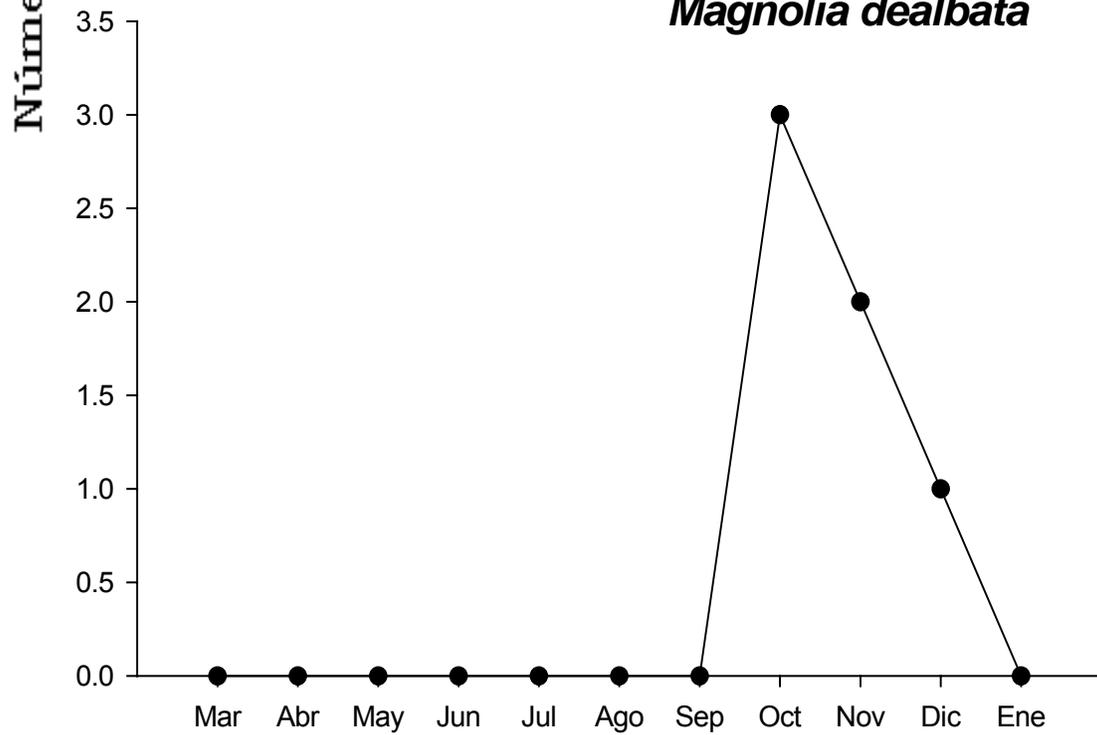
Meses

Especies de etapas intermedias

Hedyosmun mexicanum



Magnolia dealbata



Meses

Especies de etapas iniciales

