



Dinámica del banco de semillas del bosque tropical de pino después de un incendio

Dynamics of the seed bank in a tropical pine forest after a fire

✉ Kenya León-Carvajal¹, ✉ Cristina Martínez-Garza^{2*}, ✉ Iris Betsabe Juan-Baeza²

¹Maestría en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Avenida Universidad 1001, C. P. 62209, Cuernavaca. Morelos, México.

²Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Avenida Universidad 1001, C. P. 62209, Cuernavaca. Morelos, México,

*Correspondencia: cristina.martinez@uaem.mx

Recibido: 01 de enero de 2024

Aceptado: 20 de abril de 2024

Declaración de Intereses: Las autoras declaran que no tienen intereses financieros en competencia, ni relaciones personales que hayan influido en el trabajo reportado en este artículo.

Contribución de autores: Todas las autoras concibieron las ideas y diseñaron la metodología; Kenya León-Carvajal e Iris B. Juan-Baeza llevaron a cabo el trabajo de campo; Kenya León-Carvajal llevó a cabo el trabajo de invernadero; Kenya León-Carvajal analizó los datos. Todas las autoras contribuyeron por igual a los borradores y a la versión final del documento.

Resumen: Después de una perturbación, el proceso de regeneración natural inicia con la germinación de las semillas que se encuentran en el banco del suelo o en la hojarasca. Dado que los bosques tropicales de pino son susceptibles a incendiarse, el banco de semillas puede quemarse, afectando la recuperación del ecosistema. El objetivo de este estudio fue evaluar el banco de semillas del bosque tropical de pino del paraje El Fresno localizado en el ejido de Santa María Ahuacatitlán, Cuernavaca, Morelos, México después de dos años de ocurrido un incendio. La riqueza y densidad de semillas del banco se evaluó en la hojarasca y en el suelo del bosque que experimentó severidad de incendio baja, media o alta y se comparó con la del bosque no quemado mediante el método de tamizado y el de emergencia de plántulas. En total se registraron 597 semillas de 22 morfoespecies y emergieron 1,596 plántulas de 48 morfoespecies. Los 42 taxones determinados pertenecieron a 29 géneros en 20 familias: las familias Asteraceae (30%) y Rubiaceae (23 %) representaron más de la mitad de todas las semillas o plántulas registradas. La mayoría de las especies fueron herbáceas (N=39) y sólo se registraron tres especies leñosas. La riqueza de semillas fue más alta en la hojarasca del bosque que experimentó severidad baja en comparación con el banco del bosque que experimentó un incendio de alta severidad. Los resultados sugieren que los incendios de baja o media severidad liberan espacio y aumentan la cantidad de luz, lo que favorece el desarrollo de un banco de plántulas de leñosas y de una diversa comunidad de hierbas que contribuye a enriquecer el banco de semillas.

Palabras clave: Asteraceae, Gramíneas, Herbáceas, Rubiaceae, Santa María Ahuacatitlán.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial (CC BY-NC 4.0). <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>

URL: byc.uaem.mx

Abstract: After a disturbance, the process of natural regeneration begins with the germination of seeds from the bank in the soil or litter. Since tropical pine forests are susceptible to fire, the seed bank can burn, affecting ecosystem recovery. The objective of this study was to evaluate the seed bank of the tropical pine forest of El Fresno located in the ejido of Santa María Ahuacatlán, Cuernavaca, Morelos, Mexico two years after a fire occurred. The seed richness and density of the bank was evaluated in the litter and the soil of forest that experienced low, medium, or high fire severity and was compared with that of the unburned forest using the sieving method and the seedling emergence method. In total, 597 seeds of 22 morphospecies were recorded and 1,596 seedlings of 48 morphospecies, emerged. The 42 taxa determined belonged to 29 genera in 20 families: the Asteraceae (30%) and Rubiaceae (23%) families represented more than half of all recorded seeds or seedlings. Most species were herbaceous (N=39) and only three woody species were recorded. Seed richness was higher in the litter of the forest that experienced a fire of low severity compared to the forest that experienced a high severity fire. Seed richness was higher in the litter of the forest that experienced low severity compared to the forest bank that experienced a high severity fire. The results suggest that fires of low or medium severity release space and increase light favoring the development of a seedlings bank of woody species and a diverse community of herbs that contributes to enriching the seed bank.

Key words: Asteraceae, Grasses, Herbs, Rubiaceae, Santa María Ahuacatlán.

Introducción

El banco de semillas es la reserva de semillas presentes en la hojarasca y el suelo (Roberts, 1981; Baskin & Baskin, 1998). La semilla es la unidad reproductora que dará lugar a una planta y que se forma a partir de un óvulo fecundado (Azcón-Bieto & Talón, 2008). La entrada de semillas al banco se lleva a cabo mediante los eventos de dispersión biótica, mediada por animales (i.e., aves, murciélagos) o de dispersión abiótica (i.e., viento, agua; Howe & Smallwood, 1982). Una vez que las semillas han caído al suelo, la hojarasca, que es la capa más superficial del suelo (Facelli & Pickett, 1991a), puede atraparlas y evitar su desecación (Ruprecht *et al.*, 2010). Por otra parte, la salida de semillas del banco sucede cuando estas germinan (Roberts, 1981), pero una capa gruesa de hojarasca puede inhibir la germinación, favoreciendo la formación de un banco de semillas denso (Egawa *et al.*, 2009; revisado por Wang *et al.*, 2022). El banco de semillas es el reservorio genético para que un ecosistema regrese a su estado original después de un disturbio (Thompson, 1992), pero los disturbios, a su vez, pueden modificar sus atributos.

Los bosques tropicales de pino son propensos a incendiarse. Los incendios forman parte de la dinámica de estos bosques, llamados dependientes o adaptados al fuego (Jardel-Peláez, 1991; Rodríguez-Trejo, 2012). El efecto de los incendios en el ecosistema se evalúa de acuerdo con el consumo de materia orgánica subterránea y superficial (Patterson & Yool, 1998). Este efecto, denominado severidad de incendio, puede determinarse por técnicas de teledetección basada en los cambios en la reflectividad del bosque (Key & Benson, 2006). Mas adelante, los niveles de severidad de incendio se confirman con la observación en campo de atributos

ecológicos: todos los incendios consumen la capa de hojarasca y los incendios de baja severidad también consumen la vegetación del sotobosque; además, los incendios de severidad media provocan la mortalidad de parte de la vegetación del dosel (Ryan y Noste, 1985; Granados-Sánchez & López-Ríos, 1996; Fulé & Covington, 1997). Finalmente, en la severidad alta se quema todo el dosel, además de que la capa orgánica profunda del suelo es reducida a cenizas, lo que puede dejar grandes áreas expuestas a la erosión (Keeley, 2006). El bosque tropical de pino es propenso a incendiarse y la severidad de esta perturbación pueden detectarse de manera remota para después confirmarse en campo.

Los incendios forestales pueden modificar los atributos del banco de semillas y la velocidad de recuperación del bosque. El proceso que involucra la incorporación de plantas a una población después de un disturbio que ha dejado espacio y recursos es llamado regeneración natural (Harper, 1977). Después de un incendio, la regeneración puede comenzar con las semillas que llegan por eventos de dispersión o las del banco, si estas sobrevivieron al fuego (Roberts, 1981; Baskin & Baskin, 1998). Las semillas que tienen testa permeable aumentan su germinación con el calor debido a la escarificación de la testa, pero a temperaturas muy elevadas su viabilidad puede disminuir (Baskin & Baskin, 1998). En un incendio de severidad alta se pueden alcanzar temperaturas de hasta 1,000°C que calcinan las semillas (Keeley, 2006). Los incendios, al eliminar la hojarasca, dejan espacio para el establecimiento de nuevas plantas; las semillas presentes en la hojarasca se queman, mientras que las que están en el suelo, con testas gruesas, pueden sobrevivir y germinar (Carrillo-Anzures *et al.*, 2009). Si un incendio de alta severidad elimina todo el banco de semillas y no hay dispersión desde áreas

cercanas, el proceso de regeneración natural podría detenerse (Enright & Kintrup, 2001; Habrouk *et al.*, 1999). Finalmente, los incendios pueden afectar de manera diferencial el banco de semillas dependiendo de la profundidad del suelo: en bosques templados se ha encontrado una mayor densidad de semillas en las capas superficiales del suelo (McGee & Feller, 1993; Moscoso & Diez, 2005). Esas semillas también están más expuestas a la depredación y a los incendios (Piudo & Caveró, 2005). Por otra parte, las semillas que se encuentran a mayor profundidad son más longevas, al no estar expuestas al disturbio (Reiné-Viñales, 2002). Un incendio de baja severidad puede favorecer la germinación, pero los de alta severidad pueden provocar la pérdida del banco de semillas superficial, lo que podría afectar la velocidad de regeneración del bosque.

En marzo de 2017 ocurrió un incendio en el paraje El Fresno, localizado en el ejido de Santa María Ahuacatitlán, Municipio de Cuernavaca, estado de Morelos, centro de México. A partir de imágenes multiespectrales tomadas antes y después del incendio se designaron áreas que experimentaron severidad de incendio baja, media o alta (Juan-Baeza *et al.*, 2024). En el 2018, una evaluación de la estructura del bosque reveló que el incendio de severidad media aumentó el reclutamiento de plántulas de pino, mientras que el incendio de alta severidad favoreció el rebrote de encinos (Juan-Baeza *et al.*, 2024). En este escenario, el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la severidad de incendio en la dinámica del banco de semillas después de dos años de ocurrido el incendio. La siguiente hipótesis se puso a prueba: el incendio favorece el banco de semillas, pero el aumento en su severidad lo afecta; se espera un menor efecto del incendio a mayor profundidad del suelo. La severidad de incendio, al modificar el banco de semillas, puede afectar el proceso de regeneración natural, por lo que su evaluación es primordial para planear las acciones de manejo y restauración necesarias para conservar el bosque.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El banco de semillas se evaluó en el paraje El Fresno que pertenece al ejido de Santa María Ahuacatitlán, Cuernavaca, Morelos, México (Fig. 1). Este paraje se localiza a 18°57'38"-18°59'16" latitud Norte y 99°17'23"-99°18'49" longitud Oeste. El clima dominante es semicálido subhúmedo con un régimen de lluvias en verano (Sorani-Dalbon & Rodríguez-

Gallegos, 2020). La temperatura media anual es de 21 °C con una precipitación media anual entre 970 y 1,500 mm (Sorani-Dalbon *et al.*, 2020). Los meses que presentan las mayores temperaturas (24°C a 28°C) son abril y mayo, mientras que los meses más fríos (< 15°C), son diciembre y enero (INEGI, 2005). Esta región tiene un rango altitudinal entre 1,513 y 2,320 m s. n. m. (INEGI, 2005). Los suelos en este paraje, incluido en la región Glacis de Buenavista, son calcáreos, Andosoles, Luvisoles, y los llamados paleosuelos (Revisado en Sorani-Dalbon & Rodríguez-Gallegos, 2020). El bosque tropical de pino es la vegetación que domina y se incluye dentro del ecosistema denominado Bosque de coníferas y latifoliadas (Rzedoswki, 2006). Este ecosistema se caracteriza por tener una gran diversidad de plantas en el sotobosque principalmente de gramíneas y plantas de la familia Asteraceae y pocas especies de árboles dominantes del dosel; el 25% de la flora de México se encuentra en estos bosques (Challenger & Soberón, 2008). En el sotobosque de este ecosistema también resalta la diversidad de hongos macroscópicos (Rzedoswki, 2006). Además, esta vegetación alberga una gran diversidad de animales endémicos como el gorrión serrano (*Xenospiza baileyi*), la rana leopardo de Moctezuma (*Lithobates moctezumae*), el ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni*), el tlaconete dorado (*Pseudoecurycea leprosa*) y la lagartija escamosa de mezquite (*Sceloporus grammicus*) (Revisado en Sorani-Dalbon *et al.*, 2020). En sitios conservados del bosque de Santa María Ahuacatitlán se han registrado ocho especies de leñosas: *Pinus pringlei* Shaw (Pinaceae) representa el 86% de la abundancia de árboles de > 2.5 cm DAP mientras que *Pinus patula* Schltdl. & Cham. (Pinaceae) (1%) y *Quercus castanea* Née (Fagaceae) (1%) fueron poco frecuentes (Juan-Baeza *et al.*, 2024).

Para evaluar el banco de semillas se seleccionaron parcelas usando el mapa elaborado por Juan-Baeza *et al.* (2024) y un muestreo estratificado aleatorio en cuatro condiciones del bosque: el bosque no quemado y áreas que experimentaron un incendio de baja, media o alta severidad de incendio. El mapa fue elaborado con dos imágenes satelitales de Sentinel-2, una del 28 de diciembre de 2016 (pre-incendio) y una del 23 de noviembre de 2017 (post-incendio), utilizando el visor de visualización global (GloVis, <https://glovis.usgs.gov/>) del Servicio Geológico de los Estados Unidos. La resolución espacial de las imágenes fue de 20 m y el límite máximo de nubosidad fue del 10%. Las imágenes fueron procesadas en el programa ArcMap® Ver. 10.5 (2016) creado por Esri (<http://www.esri.com>), siguiendo la metodología de Key & Benson (2006). Las bandas que

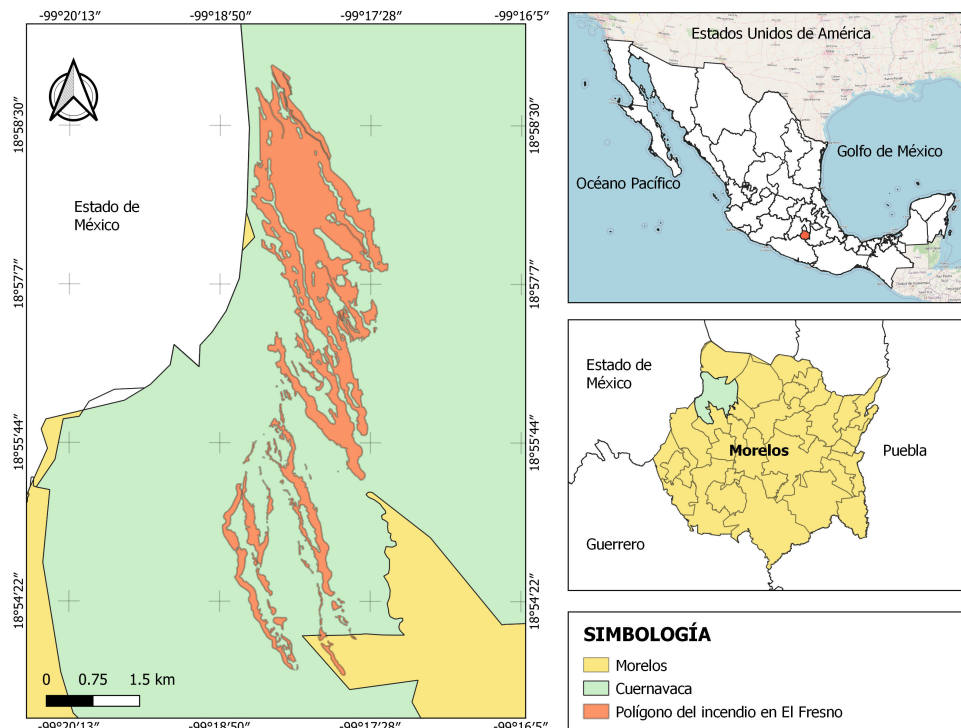


Figura 1. Localización del polígono de incendio (naranja) en el Municipio de Cuernavaca (verde), en la parte norte del estado de Morelos (amarillo), centro de México. Elaborado por Iris B. Juan-Baeza.

se utilizaron fueron la banda 8 (842 nm) y la banda 12 (2,190 nm) del satélite Sentinel-2, que son equivalentes a las bandas 4 (760-900 nm) y 7 (2,080-2,350 nm) de la serie Landsat TM utilizadas por Key & Benson (2006). Los niveles de severidad de incendio se determinaron con los valores de la diferencia normalizada de área quemada (dNBR) usando el índice normalizado de área quemada (NBR; *Normalized Burn Ratio*) de Key & Benson (2006). Más detalles pueden ser consultados en Juan-Baeza *et al.* 2024.

Para este estudio se eligieron 16 parcelas con un radio de 12.62 m (500 m²), cuatro por cada nivel de severidad y cuatro parcelas en el bosque no quemado (Fig. S1). Todas las parcelas se seleccionaron en áreas con pendiente moderada (12°-30°) y orientación similar; la pendiente se midió en campo utilizando clinómetros digitales (Haglof, modelo EC II). El muestreo se llevó a cabo en la época de secas del 2019 (entre marzo y mayo). En el centro de cada parcela, a partir de una estaca, se extendieron dos cintas métricas, una con orientación al norte y otra con orientación al sur.

Una toma de muestra se hizo a un lado de la estaca, la otra a los 5 metros hacia el norte y otra a los 5 metros hacia el sur con referencia a la estaca. Las

muestras (0.0046 m³ por muestra) se tomaron de una superficie de 0.4 x 0.4 m a dos intervalos de profundidad (0-3 cm y 3-6 cm) siguiendo la metodología de McGee & Feller (1993). Las muestras se tomaron con la ayuda de un marco de madera y estacas de madera graduadas clavadas en las esquinas, en el centro y en el contorno del marco; un hilo de cáñamo se utilizó como nivel. Una vez que el área fue delimitada, se midió el espesor de la hojarasca con una regla y se colectó la muestra (Fig. 2). Con el espesor de la hojarasca se calculó la densidad de semillas por volumen de esta capa del suelo (Tabla S1). Después de colectar la hojarasca, se tomaron muestras de suelo a dos profundidades, (i) 0-3 cm y (ii) 3-6 cm (Figura 2).

Por cada parcela y condición del bosque se formaron muestras compuestas con tres submuestras de suelo tomadas por cada profundidad en cada punto de colecta. Los atributos del banco de semillas se evaluaron mediante el método de emergencia de plántulas en invernadero que permite detectar las semillas pequeñas que se pierden en el tamizado; por otra parte, el tamizado permite detectar semillas que no germinan en las condiciones de invernadero, debido a su latencia o porque han perdido la viabilidad (Thompson & Grime, 1979; Roberts, 1981;



Figura 2. Toma de muestras de hojarasca y suelo para evaluación del banco de semillas. A) Elección del punto; B) Delimitación del área; C y D) Recorte y colecta de hojarasca; E) Medición del espesor de la hojarasca; F-H) Extracción de suelo a dos profundidades. Fotos de K. León-Carvajal.

Gross, 1990; Plue *et al.*, 2012). Las muestras compuestas fueron mezcladas en un contenedor y divididas en dos partes de peso seco similar para su evaluación por los dos métodos: (1) *Tamizado*. Todas las muestras se colaron con un tamiz de 10 mm de apertura para separar el material de mayor tamaño (i.e., piedras, conos, plantas, etc.). Posteriormente, las muestras fueron coladas con tamices de 2 mm y de 0.5 mm de apertura. Las semillas encontradas se fotografiaron y se guardaron en contenedores para su determinación. (2) *Emergencia de plántulas*. Las muestras se colocaron homogéneamente sobre bandejas de 30 x 70 x 8 cm sin adicionar otro sustrato. Las bandejas se colocaron en el invernadero del Centro de Investigación en Biodiversidad y

Conservación (CIByC), de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM). En el fondo de las bandejas se colocó una tela tipo cielo para evitar la pérdida de material.

Las muestras se regaron diariamente durante un minuto por la mañana y un minuto por la tarde de manera automatizada. Las condiciones ambientales del invernadero no fueron controladas, ya que se encuentra también en el Municipio de Cuernavaca. Las plántulas que emergieron fueron contadas, fotografiadas y extraídas de la bandeja siguiendo las metodologías de Ferrandis *et al.* (1999, 2001). Los conteos de plántulas se realizaron cada tres días durante siete meses (de julio de 2019 a febrero de 2020), siguiendo la metodología de Forcella *et al.*

(2004). Los helechos que emergieron de las muestras de suelo no se incluyen aquí. La determinación de las plántulas se hizo con la ayuda del curador del herbario del CIByC y la especialista en pastos y hierbas de la Facultad de Ciencias Biológicas de la UAEM.

Análisis estadísticos

Tamizado de Hojarasca

El efecto de la condición del bosque en la riqueza de semillas en la hojarasca se evaluó mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. La densidad de semillas en la hojarasca se calculó como el promedio de semillas por muestra por parcela (N=4) por volumen (m³) de hojarasca. La densidad de semillas/m³ se transformó con el ln+1 para cumplir con los supuestos del ANOVA (Zar, 1996).

Emergencia de plántulas de la Hojarasca

Con este método se registraron sólo seis plántulas de cuatro morfoespecies por lo que no se analizó estadísticamente ni la riqueza ni la densidad.

Tamizado de Suelo

Mediante este método se obtuvieron siete morfoespecies por lo que la riqueza no analizó estadísticamente. La densidad de semillas, incluyendo las dos profundidades, fueron analizadas mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. El efecto de la profundidad del suelo (0-3 y 3-6 cm) en la densidad de semillas se evaluó mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon.

Emergencia de plántulas del suelo

El efecto de la condición del bosque en la riqueza y en la densidad de plántulas se evaluó mediante

ANOVA's de una vía, incluyendo las dos profundidades. La densidad de plántulas se transformó con el ln+1 para cumplir con los supuestos del ANOVA (Zar, 1996). En los resultados se reportan las medianas y los valores máximos y mínimos para las pruebas no-paramétricas y los promedios y errores estándar para las ANOVAS. Todos los análisis se realizaron el programa *Statistica* versión 7.0 (StatSoftInc., 2004).

RESULTADOS

En las muestras de hojarasca se encontraron 507 semillas de 22 morfoespecies y emergieron 6 plántulas de 4 morfoespecies. En las muestras de suelo se encontraron 90 semillas de 7 morfoespecies y emergieron 1,596 plántulas de 47 morfoespecies.

Tamizado de hojarasca

De las 22 morfoespecies encontradas en la hojarasca, tres fueron determinadas a nivel de especie y cuatro a nivel de genero (Tabla 1). La mayor riqueza de morfoespecies se registró en la hojarasca del bosque que experimentó baja severidad de incendio (mediana= 6.5), seguida de la severidad media (4.5) y el bosque no quemado (1.5). La menor riqueza (1) se registró en la hojarasca del bosque que experimentó severidad alta de incendio. El análisis reveló que la riqueza de morfoespecies difirió por efecto de la condición del bosque (Fig. 3a) mientras que la comparación múltiple mostró que la riqueza fue estadísticamente mayor en la hojarasca del bosque que experimentó baja severidad de incendio en comparación con la riqueza registrada en la hojarasca del bosque que experimento alta severidad de incendio.

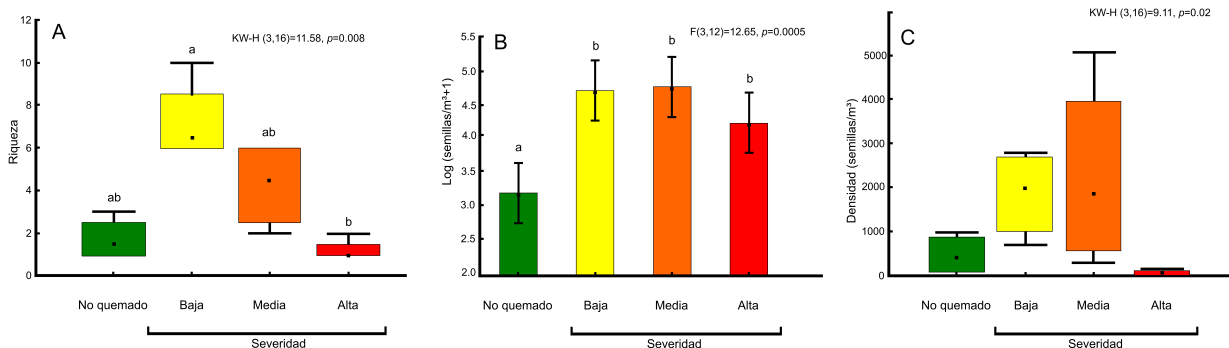


Figura 3. Efecto de la condición del bosque en (A) la riqueza de morfoespecies, (B) la densidad de semillas en la hojarasca y (C) la densidad de semillas en el suelo por el método de tamizado del bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. En (A) y (C), el punto negro representa la mediana, los rectángulos el 75% de los datos y las líneas verticales los límites de distribución superior e inferior. En (B) las columnas representan el promedio y las líneas verticales un intervalo de confianza al 95%.

Dinámica del banco de semillas del bosque tropical de pino después de un incendio

Tabla 1. Abundancia de semillas obtenidas por tamizaje de hojarasca en el bosque no-quemado y áreas que experimentaron severidad de incendio baja, media y alta en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Para las morfoespecies determinadas se incluye familia y forma de vida (F. vida). Las especies están ordenadas por forma de vida y abundancia. Entre paréntesis, después de la abundancia de semillas, se muestra el número de morfoespecies sin determinar en cada condición del bosque.

Especie	Familia	F. vida	No quemado	Severidad		
				Baja	Media	Alta
<i>Pinus sp</i>	Pinaceae	Árbol	13	9	13	0
<i>Mimosa galeotti</i>	Fabaceae	Árbol	0	0	20	0
<i>Quercus sp</i>	Fagaceae	Árbol	0	9	0	0
<i>Sonchus sp</i>	Asteraceae	Hierba	0	30	0	1
<i>Phytolacca icosandra</i>	Phytolaccaceae	Hierba	2	2	21	2
<i>Desmodium sp</i>	Fabaceae	Hierba	0	22	0	0
<i>Crotalaria rotundifolia</i>	Fabaceae	Hierba	0	8	0	0
Morfoespecies	-	-	0	248(9)	89 (7)	11 (2)
TOTAL morfoespecies			2	16	10	4
TOTAL semillas			15	328	149	14

La mayor densidad de semillas se registró en la hojarasca del bosque que experimentó severidad media de incendio ($7,478 \pm 2,726$ semillas/m³), seguida de la severidad baja ($5,632 \pm 1,507$ semillas/m³) y la severidad alta ($3,515 \pm 2,579$ semillas/m³). La menor densidad de semillas se registró en la hojarasca del bosque no quemado (220 ± 99 semillas/m³). La densidad de semillas en la hojarasca difirió por efecto de la condición del bosque (Figura 3b) y la comparación múltiple reveló que la densidad de semillas fue significativamente menor en la hojarasca del bosque no quemado en comparación con la densidad de semillas en el bosque que se incendió, sin importar la severidad.

Emergencia de plántulas de la hojarasca

De las cuatro morfoespecies que emergieron de las muestras de hojarasca, una fue determinada a nivel de especie, dos a nivel de género y una a nivel de familia (Tabla S2).

Tamizado de suelo

De las siete morfoespecies registradas, dos fueron determinadas a nivel de especie y una a nivel de género (Tabla 2). Dado que la densidad de semillas fue estadísticamente similar en las dos profundidades del suelo para todas las condiciones (Tabla S3), a continuación, se presentan los análisis incluyendo las dos profundidades: la mayor densidad de semillas se registró en el suelo del bosque que experimentó baja severidad de incendio (mediana= 1,979 semillas/m³), seguida de la severidad media (1,875 semillas/m³) y el bosque no quemado (417 semillas/m³). La menor densidad de semillas se registró en el suelo del bosque que experimentó una alta severidad de incendio

(70 semillas/m³). La densidad de semillas del suelo difirió debido a la condición del bosque (Fig. 3c). La comparación múltiple reveló que el efecto de la severidad de incendio en la densidad de semillas fue parcialmente significativo ($P < 0.06$) entre la severidad alta y la severidad media de incendio (Tabla S4).

Emergencia de plántulas del suelo

De las 47 morfoespecies de plántulas que emergieron del suelo, nueve fueron identificadas a nivel de especie, 24 a nivel de género y 10 a nivel de familia; cinco morfo-especies no fueron determinadas (Apéndice 1). Las familias Rubiaceae y Asteraceae contribuyeron con cerca de la mitad de las plántulas que emergieron (47.5%, Apéndice 1). En promedio, la mayor riqueza de morfo-especies de plántulas emergió del suelo del bosque que experimentó una severidad baja de incendio (12.5 ± 4 morfo-especies), seguida por el bosque no quemado (9.5 ± 4.5) y la severidad media (11.8 ± 5); la menor riqueza de morfo-especies de plántulas (5 ± 4) emergió del suelo que experimentó una severidad alta de incendio. El análisis de varianza reveló que la riqueza de plántulas fue estadísticamente similar en las cuatro condiciones del bosque (Fig. 4a).

DISCUSIÓN

Este estudio evaluó el efecto de la severidad de incendio sobre el banco de semillas del bosque tropical de pino después de dos años de la perturbación. Acorde con nuestra hipótesis, el incendio favoreció la abundancia de semillas en la hojarasca. El banco estuvo dominado por herbáceas y

Tabla 2. Número de semillas y especies obtenidas por tamizado de suelo en el bosque no-quemado y áreas que experimentaron severidad de incendio baja, media y alta en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Para las morfoespecies determinadas se incluye familia y forma de vida (F. vida). Las especies están ordenadas por forma de vida y abundancia

Especie	Familia	F. vida	No quemado	Severidad		
				Baja	Media	Alta
<i>Pinus sp.</i>	Pinaceae	Árbol	7	6	1	2
<i>Mimosa galeotti</i>	Fabaceae	Árbol	1	1	2	0
<i>Phytolacca icosandra</i>	Phytolaccaceae	Hierba	3	15	33	2
<i>Crotalaria rotundifolia</i>	Fabaceae	Hierba	0	1	0	0
3 morfoespecies	-	-	0	13	3	0
TOTAL riqueza			3	7	5	2
TOTAL semillas			11	36	39	4

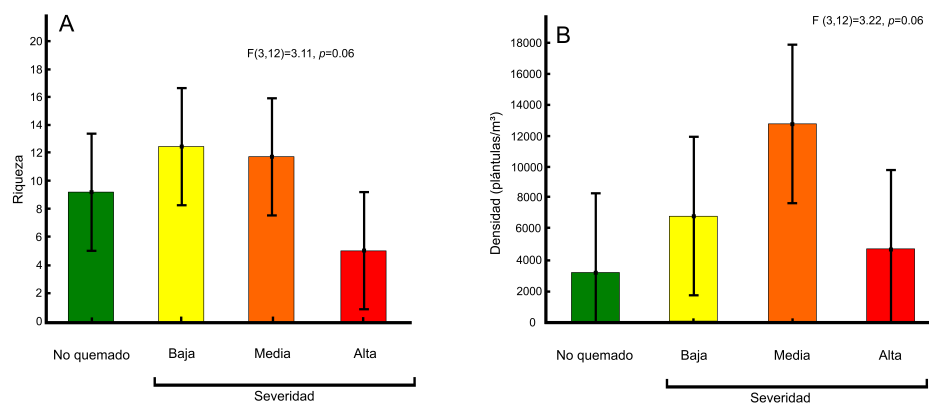


Figura 4. Efecto de la condición del bosque en la (A) riqueza de plántulas y (B) densidad de plántulas en el suelo por el método de emergencia de plántulas del bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Las columnas representan el promedio y las líneas verticales un intervalo de confianza al 95%.

pocas leñosas fueron registradas. Finalmente, contrario a lo esperado, la severidad de incendio y la profundidad del suelo no afectaron los atributos del banco de semillas del suelo.

La mayor densidad de plántulas emergió del suelo del bosque que experimentó un incendio de media severidad ($12,830 \pm 3,066$ plántulas/m³). La densidad de plántulas que emergió del suelo bajo severidad media de incendio fue, en promedio, dos veces más alta que la densidad de plántulas que emergió del suelo del bosque que experimentó una baja severidad de incendio ($6,875 \pm 872$ plántulas/m³), tres veces más alta que la registrada en la severidad alta ($4,740 \pm 3,323$ plántulas/m³) y cuatro veces más alta que la registrada en el bosque no quemado ($3,247 \pm 884$ plántulas/m³). Dada la alta variabilidad en la densidad de plántulas registrada en cada condición del bosque, el análisis de varianza reveló que la densidad de plántulas fue estadísticamente similar en las cuatro condiciones del bosque (Fig. 4b).

El banco de semillas de la hojarasca del bosque no quemado tuvo una menor abundancia de semillas que el de las áreas incendiadas, acorde a lo esperado. Los atributos del banco dependen de la entrada y pérdida de semillas (Baker, 1989) (Figura 5). La entrada de semillas al banco ocurre con la dispersión de las diásporas desde las plantas creciendo localmente y también por la llegada de semillas desde fuentes foráneas (Martínez-Ramos & Soto-Castro, 1993). Los pinos y encinos dominan el dosel del bosque de coníferas y latifoliadas mientras que el sotobosque cuenta con una alta diversidad de herbáceas (Rzedowski, 2006). En el bosque evaluado aquí, domina *Pinus pringlei* (Juan-Baeza et al., 2024); esta especie tiene conos serótimos que sólo abren con el calor de los incendios (Farjon y Styles, 1997; Rodríguez-Trejo & Fulé, 2003; Jardel-Peláez et al., 2014). Esto coincide con nuestros resultados, ya que en el banco de semillas del bosque no quemado se encontraron sólo 20 semillas de pino, que corresponde únicamente al 1% de semillas o plántulas registradas

en este estudio (Apéndice 2); en el banco de semillas de un bosque de pino en Estados Unidos se registró un porcentaje similar de leñosas (Pratt *et al.*, 1984). El banco de semillas en el bosque no quemado tiene una baja entrada de semillas de pino, probablemente de fuentes foráneas.

En el bosque no quemado, la entrada de semillas de herbáceas de fuentes locales se espera que sea baja. En los sitios evaluados aquí, el sotobosque del bosque no quemado tiene una cobertura del dosel del 93.6% (Juan-Baeza, *et al.* 2024). Una alta cobertura del dosel inhibe el crecimiento de las hierbas que requieren de luz para germinar y establecerse (Bazzaz, 1979). Esto coincide con nuestros resultados, ya que en el banco de semillas del bosque no quemado se encontraron menos especies y semillas de herbáceas (186 semillas de 17 especies) en comparación con lo registrado en el bosque incendiado (ver abajo). Acorde con nuestros resultados, en un bosque de pino-encino en Arizona, Estados Unidos, se registró que las semillas del banco eran más abundantes en áreas con un dosel más abierto (Abella & Springer, 2008). En conclusión, en el bosque no quemado, la entrada de semillas de herbáceas al banco es principalmente de fuentes foráneas y la abundancia es menor, en comparación con el banco de semillas del bosque incendiado.

El banco de semillas pierde individuos cuando estos mueren o germinan (Fig. 5). Las semillas del banco pueden germinar cuando las condiciones de luz y temperatura son idóneas (Baskin & Baskin, 1998). En el bosque tropical de pino, después de un incendio se favorece la germinación debido a la eliminación de la capa de hojarasca y a la apertura del dosel, lo que discute a continuación:

La cantidad de hojarasca depende de la productividad de los ecosistemas y se acumula durante el crecimiento de las plantas (Facelli & Pickett, 1991a). Esta capa del suelo favorece la formación del banco de semillas debido a que atrapa las diásporas que llegan por eventos de dispersión (Egawa *et al.*, 2009). Además, la hojarasca, al reducir la germinación debido a los lixiviados (revisado en Wang *et al.*, 2022), y a los bajos niveles de luz (Facelli & Pickett, 1991b), favorece un banco de semillas denso. También, incluso si las semillas logran germinar bajo la hojarasca, las plántulas pueden disminuir su éxito reproductivo (Facelli & Pickett, 1991b) o morir debido al gasto energético requerido para traspasar esta capa (Hamrick & Lee, 1987). Por otra parte, los incendios de cualquier severidad siempre eliminan la capa de hojarasca (Ryan & Noste, 1985; Fulé & Covington, 1997), lo que aumenta el ciclaje de los nutrientes (DeBano *et al.*, 1998). Por

ejemplo, en el bosque que experimentó una severidad baja de incendio, la hojarasca tenía un grosor de 6 cm (Fig. 5). Por otra parte, el grosor de la hojarasca fue tres veces menor en el bosque que experimentó severidad media (2 cm) y un orden de magnitud menor en el bosque que experimentó un incendio de alta severidad (0.63 cm; León-Carvajal, 2021). Los incendios pueden eliminar las semillas inmersas en la hojarasca y favorecen la germinación de las que se encuentran en el suelo (Carrillo-Anzures *et al.*, 2009). Por otra parte, después de un incendio de alta severidad, las semillas del suelo se pueden calcinar (Keeley, 2006) y las resinas de las coníferas impermeabilizan la superficie del suelo, lo que puede inhibir el establecimiento de cualquier vegetación (Johnstone & Kasischke, 2005; Cerdá & Robichaud, 2009; Hewelke *et al.*, 2018). Después de incendios de severidad baja y media, la eliminación de la hojarasca puede favorecer la germinación de las semillas del suelo mientras que los incendios de alta severidad pueden inhibir la regeneración del bosque.

Dependiendo de la severidad de incendio se registra una mortalidad diferencial de árboles (Pausas, 2012). Por ejemplo, estudios en bosques de pino de Estados Unidos (Keyser *et al.*, 2008) y México (López-Martínez *et al.*, 2017) han registrado una disminución en la cobertura del dosel del bosque después de un incendio. También en el bosque evaluado en este estudio se registró que el 100% de los árboles de > 42 cm de DAP murieron en las áreas que experimentaron alta severidad de incendio, mientras que, en severidad media, los árboles de ese mismo tamaño tuvieron una menor mortalidad (< 55%; Juan-Baeza *et al.*, 2024). Esta mortalidad provocó una disminución de la cobertura forestal en la severidad de incendio media (34,2%) y alta (50,3%; Juan-Baeza, *et al.* 2024). Los cambios de cobertura provocan que una mayor cantidad de luz alcance el sotobosque, lo que favorece la germinación de semillas (Bazzaz, 1979). En el bosque evaluado en este estudio, un año después del incendio, se registró la regeneración por plántula de 8 especies de leñosas, de las cuales *Pinus pringlei* fue la más abundante (2,223 plántulas; Juan-Baeza *et al.*, 2024). Acorde con esos resultados, un estudio en un bosque de pino en Hidalgo, México, reveló que un incendio controlado favoreció la regeneración por plántula de *Pinus montezumae* Lamb. (Díaz-Hernández *et al.*, 2021). En este estudio se registró una baja abundancia de semillas de tres especies leñosas en el banco después del incendio (4% del total de semillas o plántulas; Apéndice 2), lo que coincide con su pérdida debido a la germinación; al menos *P. pringlei* parece haber formado un banco de plántulas.

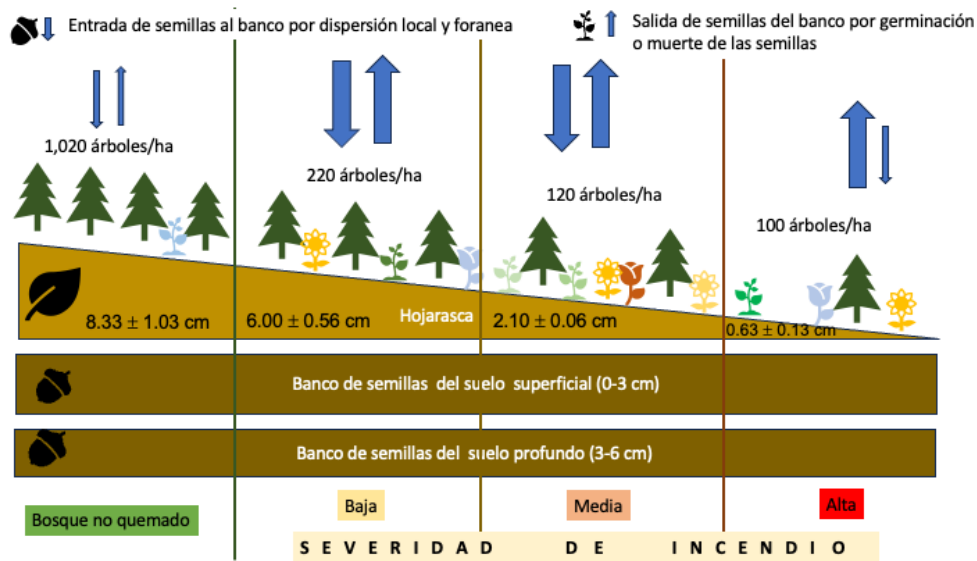


Figura 5. Dinámica de la entrada y salida de semillas al banco de la hojarasca y el suelo del bosque tropical de pino. Se muestran los datos de densidad de árboles y grosor de la hojarasca.

La entrada de luz al sotobosque favoreció la germinación de las herbáceas. Esto se confirma con la evaluación de la composición de la hojarasca en estos sitios que reveló que en las áreas que experimentaron media y alta severidad de incendio, la hojarasca estaba compuesta principalmente de herbáceas y frondas de helechos (León-Carvajal, 2021). También, en un bosque de encino-pino en Polonia se registró que la muerte de los pinos aumentó la diversidad de herbáceas en el sotobosque (Nowińska, 2010). Además, en bosques de pino en la India, se registró un aumento en la diversidad de hierbas después de quemaduras controladas (Kumar & Pandey, 2022). En este estudio, el mayor porcentaje de especies en el banco de semillas (>90%, N=39) fueron herbáceas; también se registró un mayor número de taxones (N=27), la mayoría de los cuales fueron hierbas, en el banco de semillas de áreas que experimentaron baja severidad de incendio mientras que la severidad media de incendio favoreció una mayor abundancia de semillas (N=865; Tabla 3). Estos resultados coinciden con lo reportado para bosques de pino-encino en la Ciudad de México (Martínez *et al.*, 2013) y otros estados de

México como Baja California Sur (Arriaga, 2004), Puebla (Carrillo-Anzures *et al.*, 2009) y Chiapas (Ramírez *et al.*, 1992), donde se registró que la mayoría de las especies registradas en el banco de semillas eran herbáceas. Las descripciones de México (Rzedowski, 2006) y Morelos (Sorani-Dalbon *et al.*, 2020) de los bosques de coníferas (i.e., pino, pino-encino, etc.) mencionan que el sotobosque es rico en herbáceas, sobre todo gramíneas. Acorde con esto, en el banco de semillas evaluado en este estudio, registramos ocho morfoespecies de gramíneas (Apéndice 2, Tabla S5), mientras que las familias más importantes por número de semillas o plántulas fueron Asteraceae y Rubiaceae. Las herbáceas dominaron el banco de semillas en todas las condiciones del bosque, presentando la más alta riqueza en el bosque que experimentó una severidad baja de incendio.

La dinámica de las especies herbáceas después de un incendio no ha recibido la misma atención que las leñosas. Hay evidencias para bosques de pino (Bourg *et al.*, 2015) y de pino-encino (Hoss *et al.*, 2008) de Estados Unidos de hierbas dependientes de incendios,

Tabla 3. Número total de taxones y abundancia de semillas o plántulas obtenidas por tamizado y emergencia de plántulas del banco de semillas en cuatro condiciones del bosque del paraje El Fresno, Morelos, México. El número de taxones incluye las morfoespecies determinadas a nivel de familia, género o especie.

Atributos	No quemado	Severidad		
		Baja	Media	Alta
# de taxones	20	27	19	11
Abundancia	198	772	865	287

es decir, que solo logran establecerse y reproducirse tras esa perturbación. Además, las hierbas en este ecosistema, como los árboles (Agee, 1996; Pausas, 2012), también pueden regenerarse por semilla (i.e., reclutadoras) o por rebrote, cuando tienen ciclos de vida perennes (i.e., rebrotadoras). En este estudio, todos los taxones de herbáceas fueron identificados como perennes o fueron de géneros que incluyen especies anuales y perennes (Apéndice 2). Las especies perennes podrían rebrotar después de un incendio o regenerarse de semilla mientras que las anuales sólo pueden regenerarse a partir de semillas (Begon *et al.*, 2006). Por ejemplo, los individuos (i.e., semillas o plántulas) de *Spermacoce* sp. (Rubiaceae) aumentaron cuatro veces después de un incendio de alta severidad mientras que las de *Pseudognaphalium* sp. (Asteraceae) aumentaron seis veces después de un incendio de severidad media (ver Apéndice 2); este aumento de individuos registrados en el banco sugiere que estas especies pueden tener ciclos de vida que dependen del fuego. Otras 17 especies de herbáceas no fueron registradas en el banco de semillas del bosque no quemado mientras que aparecieron en el banco del bosque que experimentó un incendio de baja (N= 15 especies) o media severidad (N= 9 especies); sólo una especie de herbácea no encontrada en el bosque no quemado, se vio favorecida por un incendio de alta severidad (Apéndice 2). Las evidencias de este estudio y lo disponible en la literatura apuntan a que los incendios de baja y media severidad liberan recursos, como espacio y luz, para el desarrollo de una diversa comunidad de hierbas que contribuye a enriquecer el banco de semillas.

La riqueza y densidad de semillas del banco del suelo no disminuyeron conforme aumentó la severidad de incendio, contrario a nuestra hipótesis. Otros estudios en España (Ferrandis *et al.*, 2001), India (Konsam y Phartyal, 2020) y Estados Unidos (Keyser, 2012) han mostrado que los atributos del banco de semillas son resilientes a los incendios de baja y media severidad, mientras que los de alta severidad pueden disminuir la densidad de semillas del banco (Portugal, Maia *et al.*, 2012). También, contrario a nuestros resultados, en bancos de semillas evaluados en España (Buhk & Hensen, 2005), Portugal (Maia *et al.*, 2012) e India (Konsam & Phartyal, 2020), hubo más semillas en el suelo superficial que en el profundo. Por otra parte, en Estados Unidos (Keyser, 2012) se registró que el banco de semillas era similar a dos profundidades del suelo, igual que lo revelado en este estudio. La heterogeneidad del paisaje podría ayudar a explicar el contraste de resultados; por ejemplo, la pendiente y la altitud pueden afectar el

grosor de la hojarasca, lo que resulta en un establecimiento diferencial de herbáceas (Yu & Sun 2013) y en su aporte al banco de semillas (Facelli & Pickett, 1991a). También, esta heterogeneidad espacial puede influir en el tamaño de las áreas afectadas por cada severidad de incendio y en la cercanía entre ellas y el bosque no quemado (ver Fig. S1). La distancia entre diferentes condiciones del bosque es relevante ya que se ha visto que la distancia a la potencial fuente de semillas explica el potencial de regeneración del bosque después de un incendio (Rother & Veblen 2016). Además, las herbáceas más frecuentes en este estudio son dispersadas por el viento (Asteraceae, Villaseñor, 2018; Poaceae, Cheplick, 1998), que es una dispersión muy eficiente en áreas abiertas (Bacles *et al.* 2006). Así, la dispersión de semillas entre áreas que experimentaron diferente severidad de incendio pudo contribuir a igualar el banco de semillas en las diferentes condiciones del bosque. Finalmente, los trabajos sobre el efecto de la severidad de incendio y la profundidad en el banco de semillas se han llevado a cabo en bosques que difieren en su régimen de incendios, en el tiempo transcurrido después del incendio y en la composición del bosque (i.e., pino, pino-encino, encino), lo que también puede explicar el contraste en los resultados.

En conclusión, el banco de semillas del bosque de pino se enriquece con la entrada de semillas locales y foráneas y pierde semillas debido a la germinación de estas. Una capa gruesa de hojarasca que se acumula durante los periodos sin incendios favorece la captura de semillas e inhibe su germinación. Los incendios, al eliminar la capa de hojarasca, favorecen la germinación, crecimiento y reproducción de las hierbas que entonces incrementan la diversidad de semillas del banco; es así como el banco está dominada por las herbáceas. Las semillas de leñosas, al germinar, salen del banco para formar un banco de plántulas y su reposición en el banco solo puede ocurrir por dispersión foránea.

Agradecimientos

Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México por la beca #934098 otorgada a Kenya León Carvajal. También agradecemos los comentarios de Víctor Peña Ramírez, Elisabet Wehncke, Karla Aguilar, Marinés de la Peña y a los revisores anónimos. Agradecemos al Comisariado ejidal de Santa María Ahuacatlán y especialmente a Margarito Farías. La Gerencia estatal de CONAFOR y la Subdirección de redes de medición y sistemas de CONAGUA del estado de Morelos, proporcionaron bases de datos. Agradecemos a Luz María Ayestarán,

Fernando Martínez y Juan Martínez por su apoyo en el trabajo de campo, a Gabriel Flores Franco y a Rosa Cerros Tlatilpa por la determinación de ejemplares botánicos y a Valentina Carrasco Carballido y Alejandro Mata Reyeros por su apoyo durante el uso del invernadero.

Referencias

- Abella, S. R., & Springer, J. D. (2008). Estimating soil seed bank characteristics in ponderosa pine forests using vegetation and forest-floor data. USDA Forest Service Research Note RMRS-RN-35, 1.
- Arriaga, L., & Mercado, C. (2004). Seed bank dynamics and tree-fall gaps in a northwestern Mexican *Quercus-Pinus* forest. *Journal of Vegetation Science*, 15(5), 661-668.
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2003). *Fundamentos de fisiología vegetal*. McGrawHill. Universitat de Barcelona.
- Baker, H. G. (1989). Some aspects of the natural history of seed banks. *Ecology of soil seed banks*, 9-21.
- Bazzaz, F. A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics*, 10(1), 351-371.
- Bourg, N. A., Gill, D. E., & McShea, W. J. (2015). Fire and canopy removal effects on demography and reproduction in turkeybeard (*Xerophyllum asphodeloides*), a fire-dependent temperate forest herb. *Journal of Sustainable Forestry*, 34(1-2), 71-104.
- Buhk, C., & Hensen, I. (2005). Lack of hard-seeded species in pre-fire and post-fire seed banks in the region of Murcia (south-eastern Spain). In *Anales de Biología* (No. 27, pp. 29-37). Servicio de Publicaciones de la Universidad de Murcia.
- Carrillo-Anzures, F., Vera-Castillo, G., Salvador Magaña-Torres, O., Guldin, J. M., & Guries, R. P. (2009). Seeds stored in the forest floor in a natural stand of *Pinus montezumae* Lamb. *Ciencia forestal en México*, 34(106), 41-60.
- Cerdá, A., & Robichaud, P.R. (2009). *Fire effects on soils and restoration strategies*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- Challenger A., Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En: CONABIO, editor. *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. México: CONABIO, pp. 87-108.
- Cheplick, G. P. (1998). Seed dispersal and seedling establishment in grass populations. *Population biology of grasses*, 84, 105.
- DeBano, L. F., Neary, D. G., & Ffolliott, P. F. (1998). *Fire effects on ecosystems*. John Wiley & Sons.
- Díaz-Hernández, D., Rodríguez-Laguna, R., Rodríguez-Trejo, D. A., Acevedo-Sandoval, A., & Maycotte-Morales, C. C. (2021). Dinámica de la regeneración de *Pinus montezumae* posterior a un incendio ya quema prescrita. *Botanical Sciences*, 99(1), 58-66.
- Egawa, C., Koyama, A., & Tsuyuzaki, S. (2009). Relationships between the developments of seedbank, standing vegetation and litter in a post-mined peatland. *Plant Ecology*, 203, 217-228.
- Enright, N. J., & Kintrup, A. (2001). Effects of smoke, heat and charred wood on the germination of dormant soil-stored seeds from a *Eucalyptus baxteri* heathy-woodland in Victoria, SE Australia. *Austral Ecology*, 26(2), 132-141.
- Facelli, J. M., & Pickett, S. T. (1991a). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The botanical review*, 57, 1-32.
- Facelli, J. M., & Pickett, S. T. (1991b). Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology*, 72(3), 1024-1031.
- Farjon, A., & Styles, B. T. (1997). *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica Monograph* 75. New York Botanical Garden, New York.
- Ferrandis, P., Herranz, J. M., & Martínez-Sánchez, J. J. (1999). Effect of fire on hard-coated *Cistaceae* seed banks and its influence on techniques for quantifying seed banks. *Plant Ecology*, 144, 103-114.
- Ferrandis, P., JORGE, D. L. H., Herranz, J. M., Martínez-Sánchez, J. J., & Herranz, J. M. (2001). Influence of a low-intensity fire on a *Pinus halepensis* Mill. forest seed bank and its consequences on the early stages of plant succession. *Israel Journal of Plant Sciences*, 49(2), 105-114.
- Forcella, F., Webster, T., Cardina, J., & Labrada, R. (2004). *Protocolos para la determinación de bancos de semillas de malezas en los agrosistemas*.
- Fule, P. Z., & Covington, W. W. (1997). Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico. *Acta Botanica Mexicana*, (41), 43-79.
- Granados-Sánchez, D., & López-Ríos, G. F. (1996). *Ecología del fuego*. Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente 4: 193-206.
- Gross, K. L. (1990). A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *The Journal of Ecology*, 1079-1093.
- Habrouk, A., Retana, J., & Espelta, J. M. (1999). Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology*, 145, 91-99.
- Hamrick, J. L., & Lee, J. M. (1987). Effect of soil surface topography and litter cover on the germination, survival, and growth of musk thistle (*Carduus nutans*). *American Journal of Botany*, 74(3), 451-457.

- Harper, J. L. (1977). Population biology of plants. Population biology of plants.
- Hewelke, E., Oktaba, L., Gozdowski, D., Kondras, M., Olejniczak, I., & Górska, E. B. (2018). Intensity and persistence of soil water repellency in pine forest soil in a temperate continental climate under drought conditions. *Water*, 10(9), 1121.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. Annual review of ecology and systematics, 13(1), 201-228.
- Hoss, J. A., Lafon, C. W., Grissino-Mayer, H. D., Aldrich, S. R., & DeWeese, G. G. (2008). Fire history of a temperate forest with an endemic fire-dependent herb. *Physical Geography*, 29(5), 424-441.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2005). Cuaderno estadístico Municipal de Cuernavaca, Morelos. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México.
- Jardel, E. J. (1991). Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco. *Tiempos de Ciencia*, 22(9), 26.
- Jardel-Peláez, E., Pérez-Salicrup, D., Alvarado, E., Morfín-Ríos, J. (2014). Principios y criterios para el manejo del fuego en ecosistemas forestales: guía de campo. Comisión Nacional Forestal, Guadalajara, México. 96pp.
- Johnstone, J. F., & Kasischke, E. S. (2005). Stand-level effects of soil burn severity on postfire regeneration in a recently burned black spruce forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(9), 2151-2163.
- Baeza, I. B. J., Martínez-Garza, C., & Jardel-Peláez, E. J. (2024). Efecto de la severidad de incendio en la estructura y regeneración del bosque tropical de pino-implicaciones para su restauración. *Botanical Sciences*.102(2): 346-368.
- Keeley, J. E. (2006). Fire management impacts on invasive plants in the western United States. *Conservation Biology*, 20(2), 375-384.
- Key, C., & Benson, N. (2006). Landscape Assessment (LA) sampling and analysis methods. USDA Forest Service General Technical Report. RMS-GTR-164-CD 1-55.
- Keyser, T. L., Lentile, L. B., Smith, F. W., & Shepperd, W. D. (2008). Changes in forest structure after a large, mixed-severity wildfire in ponderosa pine forests of the Black Hills, South Dakota, USA. *Forest Science*, 54(3), 328-338.
- Keyser, T. L., Roof, T., Adams, J. L., Simon, D., & Warburton, G. (2012). Effects of prescribed fire on the buried seed bank in mixed-hardwood forests of the southern Appalachian Mountains. *Southeastern Naturalist*, 11(4), 669-688.
- Konsam, B., Phartyal, S. S., & Todaria, N. P. (2020). Impact of forest fire on soil seed bank composition in Himalayan Chir pine forest. *Journal of Plant Ecology*, 13(2), 177-184.
- Kumar, R., & Pandey, R. (2022). Analyzing the impact of burning on vegetation in Himalayan chir pine (*Pinus roxburghii* Sarg.) forests, India. *Applied Ecology & Environmental Research*, 20(2).
- León-Carvajal K. (2021). Efecto de la severidad de incendio en el banco de semillas de un bosque templado en Morelos. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca.
- López Martínez, J. I., Treviño Garza, E. J., Aguirre Calderón, O. A., Buendía Rodríguez, E., & Ramos Reyes, J. C. (2017). Recovery of the tree stratum in a high mountain ecosystem affected by fire. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 8(41), 164-182.
- Maia, P., Pausas, J. G., Arcenegui, V., Guerrero, C., Pérez-Bejarano, A., Mataix-Solera, J., ... & Keizer, J. J. (2012). Wildfire effects on the soil seed bank of a maritime pine stand-the importance of fire severity. *Geoderma*, 191, 80-88.
- Martínez, O., Castillo-Argüero, S., Álvarez-Sánchez, J., Collazo-Ortega, M., & Zavala-Hurtado, A. (2013). Lluvia y banco de semillas como facilitadores de la regeneración natural en un bosque templado de la ciudad de México. *Interciencia*, 38(6), 400-409.
- Martínez-Ramos, M., & Soto-Castro, A. (1993). Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects, 299-318.
- McGee, A., & Feller, M. C. (1993). Seed banks of forested and disturbed soils in southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Botany*, 71(12), 1574-1583.
- Moscoso Marín, L. B., & Díez Gómez, M. C. (2005). Banco de semillas en un bosque de roble de la Cordillera Central Colombiana. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 58(2), 2931-2944.
- Nowińska, R. (2010). Reactions of the herb and moss layer, tree saplings and the shrub layer to tree deaths in forests of the Wielkopolska National Park (Western Poland). *Biologia*, 65(2), 265-272.
- Patterson, M. W., & Yool, S. R. (1998). Mapping fire-induced vegetation mortality using Landsat Thematic Mapper data: A comparison of linear transformation techniques. *Remote Sensing of Environment*, 65(2), 132-142.
- Pausas, G. J. (2012). Incendios forestales. Editorial Catarata y Csic, Madrid, España.
- Piudo, M. J., & Cavero-Reyon, R. Y. (2005). Banco de semillas: comparación de metodologías de extracción, de densidad y de profundidad de muestreo.
- Plue, J., Thompson, K., Verheyen, K., & Hermy, M. (2012). Seed banking in ancient forest species: why total

- sampled area really matters. *Seed Science Research*, 22(2), 123-133.
- Pratt, D. W., Black, R. A., & Zamora, B. A. (1984). Buried viable seed in a ponderosa pine community. *Canadian Journal of Botany* 62: 44-52.
- Ramírez, N., Gonzalez-Espinosa, M., & Quintana-Ascencio, P. F. (1992). Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosque de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*, (20), 59-75.
- Reiné-Viñales, R. J. (2002). Composición del banco de semillas del suelo en prados pirenaicos y alpinos. *Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón*. 258 pp.
- Roberts, H. A. (1981). Seed banks in the soil. *Advances in Applied Biology* 6: 1-55.
- Rodríguez-Trejo, D. A. (2012). Génesis de los incendios forestales. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 18 (3) 357-373.
- Rodríguez-Trejo, D. A., & Fulé, P. Z. (2003). Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire*, 12(1), 23-37.
- Rother, M. T., & Veblen, T. T. (2016). Limited conifer regeneration following wildfires in dry ponderosa pine forests of the Colorado Front Range. *Ecosphere*, 7(12), e01594.
- Ruprecht, E., Enyedi, M. Z., Eckstein, R. L., & Donath, T. W. (2010). Restorative removal of plant litter and vegetation 40 years after abandonment enhances re-emergence of steppe grassland vegetation. *Biological conservation*, 143(2), 449-456.
- Ryan, K. C., & Noste, N. V. (1985). Evaluating prescribed fires. En: Lotan J. E., M. Kilgore-Bruce., C. Fisher-William y W. Mutch (Tech. coor). *Proceedings-Symposium and Workshop on Wilderness Fire*. USDA Forest Service Intermountain Forest and Range Experiment Station, General Technical Report INT-182: 230-238.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio).
- Sorani, V., & Rodríguez, G. (2020). Diversidad de regiones ecológicas. En: CONABIO, editor. *La Biodiversidad en Morelos. Estudio de estado 2, Volumen I*. Cuernavaca, Morelos: CONABIO, pp. 29-36.
- Thompson, K., & Grime, J. P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology*, 893-921.
- Villaseñor, J. L. (2018). Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences*, 96(2), 332-358.
- Wang, Z., Wang, D., Liu, Q., Xing, X., Liu, B., Jin, S., & Tigabu, M. (2022). Meta-analysis of effects of forest litter on seedling establishment. *Forests*, 13(5), 644.
- Yu, M., & Sun, O. J. (2013). Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem. *Forest ecology and management*, 300, 14-20.
- Zar, H. J. (1996). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., USA. 1-292-02404-6.

Dinámica del banco de semillas del bosque tropical de pino después de un incendio

Apéndices

Apéndice 1. Abundancia de plántulas de 42 taxones determinados y 5 morfoespecies que emergieron de muestras de suelo del bosque de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. En la tabla se muestran abundancia de plántulas por condiciones del bosque, especie, familia y forma de vida. Las especies se ordenaron por abundancia.

Especie	Familia		Bosque		Severidad			Total
			No-quemado	Baja	Media	Alta		
<i>Spermacoce sp. 1</i>	Rubiaceae	Hierba	35	56	99	1	191	
<i>Pseudognaphalium sp. 2</i>	Asteraceae	Hierba	12	7	134	28	181	
<i>Pseudognaphalium sp. 1</i>	Asteraceae	Hierba	22	25	95	12	154	
<i>Spermacoce sp. 2</i>	Rubiaceae	Hierba	0	0	0	139	139	
<i>Oxalis albicans</i>	Oxalidaceae	Hierba	16	34	41	8	99	
8 morfoespecies*	Poaceae	Hierba	32	14	9	13	68	
<i>Acmella sp.</i>	Asteraceae	Hierba	0	1	61	0	62	
<i>Phytolacca icosandra</i>	Phytolaccaceae	Hierba	7	5	45	0	57	
Asteraceae 1	Asteraceae	-	0	11	45	0	56	
<i>Arenaria sp.</i>	Caryophyllaceae	Hierba	0	0	47	0	47	
<i>Commelina sp.</i>	Commelinaceae	Hierba	0	30	0	0	30	
<i>Juncus sp.</i>	Juncaceae	Hierba	28	0	0	1	29	
<i>Brachystele affinis</i>	Orchidaceae	Hierba	0	22	0	0	22	
<i>Spermacoce ocyroides</i>	Rubiaceae	Hierba	0	18	0	0	18	
<i>Euphorbia sp.</i>	Euphorbiaceae	Hierba	0	2	14	0	16	
<i>Hypoxis mexicana</i>	Hypoxidaceae	Hierba	8	5	0	3	16	
<i>Solanum sp.</i>	Solanaceae	Hierba	0	1	13	0	14	
<i>Crotalaria rotundifolia</i>	Fabaceae	Hierba	2	6	0	2	10	
<i>Oxalis sp.</i>	Oxalidaceae	Hierba	10	0	0	0	10	
<i>Paspalum sp.</i>	Poaceae	Hierba	0	9	0	0	9	
<i>Taraxacum sp.</i>	Asteraceae	Hierba	1	0	6	0	7	
Euphorbiaceae 1	Euphorbiaceae	-	0	7	0	0	7	
<i>Habenaria crassicornis</i>	Orchidaceae	Hierba	0	6	0	0	6	
<i>Fimbristylis sp.</i>	Cyperaceae	Hierba	2	0	0	2	4	
<i>Setaria sp.</i>	Poaceae	Hierba	0	4	0	0	4	
<i>Panicum sp.</i>	Poaceae	Hierba	0	3	0	0	3	
<i>Verbena sp.</i>	Verbenaceae	Hierba	0	1	2	0	3	
Hydrophyllaceae	Hydrophyllaceae	Hierba	2	0	0	0	2	
<i>Trifolium sp.</i>	Fabaceae	Hierba	2	0	0	0	2	
<i>Castilleja gracilis</i>	Orobanchaceae	Hierba	0	0	2	0	2	
<i>Sonchus sp.</i>	Asteraceae	Hierba	0	0	1	0	1	
<i>Desmodium sp.</i>	Fabaceae	Hierba	1	0	0	0	1	
<i>Mimosa galeotti</i>	Fabaceae	Árbol	0	0	1	0	1	
<i>Salvia sp. 1</i>	Lamiaceae	Hierba	0	0	1	0	1	
<i>Salvia sp. 2</i>	Lamiaceae	Hierba	0	1	0	0	1	
<i>Pinus sp.</i>	Pinaceae	Árbol	1	0	0	0	1	
5 morfoespecies			6	136	119	63	324	
	Total	Especies						
	Total	Plántulas	187	404	735	272	1598	

*Ver Tabla S5 para la abundancia de plántulas de Poaceae por morfoespecie

Apéndice 2. Abundancia de plántulas, familia, forma de vida (FV; H, hierba, A, árbol) y ciclo de vida (A; anual, P; perenne) de 34 taxones obtenidos del banco de semillas de cuatro condiciones del bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Santa María Ahuacatlán, Morelos, México. Las especies se ordenaron por abundancia y se muestra el porcentaje de individuos con relación al total (N=1,506).

Familia	Especie	Bosque			Severidad			Total	%
		FV	CV	NQ	Baja	Media	Alta		
Asteraceae	<i>Pseudognaphalium</i> Kirp.	H	A/P	34	33	229	40	336	22.31
	<i>Acmella</i> sp. Rich. ex Pers.	H	A/P	0	1	61	0	62	4.12
	Asteraceae	-	-	0	11	45	0	56	3.72
	<i>Taraxacum</i> F.H. Wigg.	H	A/P	1	0	6	0	7	0.47
	<i>Sonchus</i> L.	H	A/P	0	30	1	1	32	2.13
Caryophyllaceae	<i>Arenaria</i> L.	H	A/P	0	0	47	0	47	3.12
Commelinaceae	<i>Commelina</i> L.	H	A/P	0	30	0	0	30	1.99
Cyperaceae	<i>Fimbristylis</i> Vahl	H	A/P	2	0	0	2	4	0.27
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> L.	H	A/P	0	2	14	0	16	1.06
	Euphorbiaceae	-	-	0	7	0	0	7	0.47
Fabaceae	<i>Crotalaria rotundifolia</i> J.F. Gmel.	H	P	2	15	0	2	19	1.26
	<i>Trifolium</i> L.	H	A/P	2	0	0	0	2	0.13
	<i>Desmodium</i> Desv.	H	A/P	1	22	0	0	23	1.53
	<i>Mimosa galeottii</i> Benth.	A	P	1	1	23	0	25	1.66
Fagaceae	<i>Quercus</i> L.	A	P	0	9	0	0	9	0.60
Hydrophyllaceae	Hydrophyllaceae	H	-	2	0	0	0	2	0.13
Hypoxidaceae	<i>Hypoxis mexicana</i> Schult. & Schult. f.	H	P	8	5	0	3	16	1.06
Juncaceae	<i>Juncus</i> L.	H	A/P	28	0	0	1	29	1.93
Lamiaceae	<i>Salvia</i> L.	H	A/P	0	1	1	0	2	0.13
Orchidaceae	<i>Brachystele affinis</i> (C. Schweinf.) Burns-Bal. & R. González	H	P	0	22	0	0	22	1.46
	<i>Habenaria crassicornis</i> Lindl.	H	P	0	6	0	0	6	0.40
Orobanchaceae	<i>Castilleja gracilis</i> Benth.	H	-	0	0	2	0	2	0.13
Oxalidaceae	<i>Oxalis albicans</i> Kunth	H	P	16	34	41	8	99	6.57
	<i>Oxalis</i> L.	H	A/P	10	0	0	0	10	0.66
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca icosandra</i> L.	H	A/P	12	23	99	4	138	9.16
Pinaceae	<i>Pinus</i> L.	A	P	21	17	14	2	54	3.59
Poaceae	Poaceae	H	A/P	32	14	11	13	70	4.65
	<i>Paspalum</i> L.	H	P	0	9	0	0	9	0.60
	<i>Setaria</i> P. Beauv.	H	A/P	0	4	0	0	4	0.27
	<i>Panicum</i> L.	H	P	0	3	0	0	3	0.20
Rubiaceae	<i>Spermacoce</i> L.	H	A/P	35	56	99	140	330	21.91
	<i>Spermacoce ocymoides</i> Burm. f.	H	P	0	18	0	0	18	1.20
Solanaceae	<i>Solanum</i> L.	H	A/P	0	1	13	0	14	0.93
Verbenaceae	<i>Verbena</i> L.	H	A/P	0	1	2	0	3	0.20

La autoría de los taxones se revisó en tropicos.org

Material Suplementario

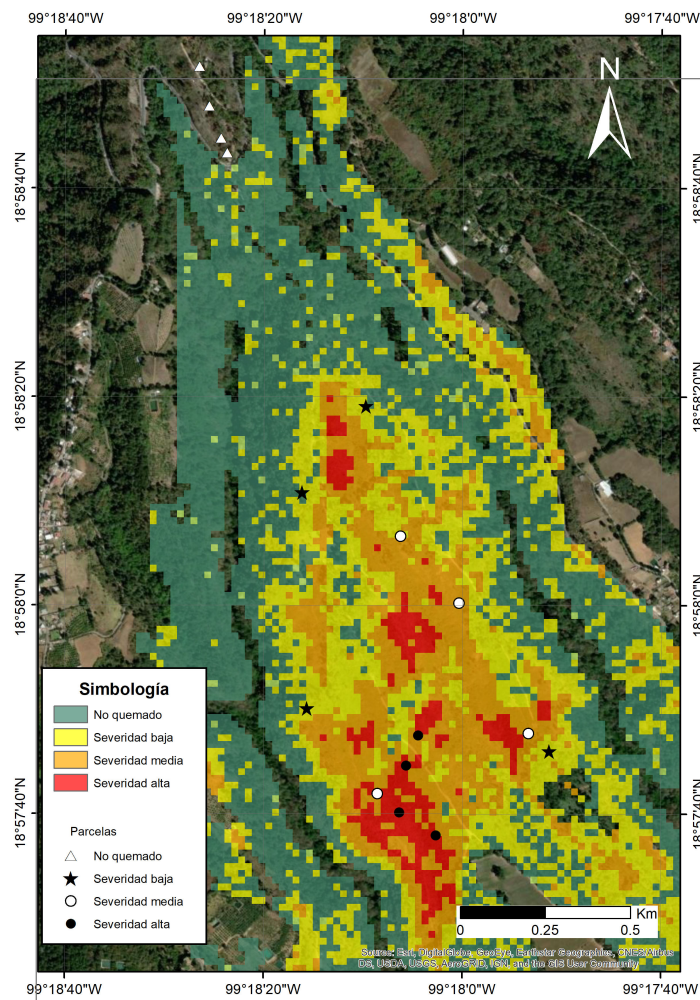


Figura S1. Distribución de las parcelas muestreadas en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno. Los símbolos representan los puntos de muestreo por nivel de severidad: los triángulos blancos en los pixeles verdes es el bosque no quemado, las estrellas negras en los amarillos es la severidad baja, los círculos blancos en los naranjas es la severidad media y los círculos negros en los rojos es la severidad alta. Cada pixel mide 20 x 20 m. Elaborado por Iris B. Juan-Baeza.

Tabla S1. Espesor de la hojarasca promedio + error estándar y composición en cuatro condiciones del bosque: bosque no quemado y áreas que experimentaron un incendio de severidad baja, media o alta en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. El espesor de la hojarasca fue significativamente diferente debido a la condición del bosque ($F_{(3,12)} = 101.27, P = < 0.001$). Las letras diferentes después de los espesores representan diferencias significativas evaluadas con la prueba Post Hoc de Tukey.

Condición	Espesor (cm)	Composición
No quemado	8.33 ± 1.03a	Pinos y encinos
Severidad baja	6.00 ± 0.56a	
Severidad media	2.10 ± 0.06b	Helechos, pinos y herbáceas
Severidad alta	0.63 ± 0.13c	

Tabla S2. Número de plántulas obtenidas por el método de emergencia de plántulas de muestras de hojarasca del bosque no-quemado y áreas que experimentaron severidad de incendio baja, media y alta en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Para las morfoespecies determinadas se incluye familia y forma de vida (F. vida; A, Árbol; H, Hierba). Las especies están ordenadas por forma de vida y abundancia.

Especie	Familia	EV	No quemado	Severidad		
				Baja	Media	Alta
<i>Pinus sp.</i>	Pinaceae	A	0	2	0	0
<i>Phytolacca icosandra</i>	Phytolaccaceae	H	0	1	0	0
<i>Pseudognaphalium sp.</i>	Asteraceae	H	0	1	0	0
Poaceae 1	Poaceae	H	0	0	2	0
TOTAL			0	4	2	0

Tabla S3. Valores de la prueba pareada de Wilcoxon, comparación en la densidad de semillas de la profundidad 0-3 cm *versus* la profundidad 3-6 cm en las cuatro condiciones de severidad de incendio en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México.

Condición	Z	P
Bosque No quemado	1.82	0.06
Severidad baja	1.46	0.14
Severidad media	1.09	0.27
Severidad alta	1.60	0.10

Tabla S4. Prueba de comparación de rangos múltiples de la densidad de semillas del suelo entre cuatro condiciones del bosque de Pino del paraje El Fresno, Morelos, México.

Condiciones	Z	P
No quemado vs severidad baja	1.49	0.82
No quemado vs severidad media	1.56	0.71
No quemado vs severidad alta	0.97	1
Severidad baja vs severidad media	0.07	1
Severidad baja vs severidad alta	2.45	0.08
Severidad media vs severidad alta	2.52	0.06

Tabla S5. Abundancia de plántulas de ocho morfo-especies determinadas como pertenecientes a la familia Poaceae que emergieron de muestras de suelo del bosque de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México y que no fueron determinadas a nivel de género. En la tabla se muestran abundancia de plántulas por condición del bosque.

Especie	Bosque		Severidad			
	No-quemado	Baja	Media	Alta	Total	
Poaceae 1	16	5	0	0	21	
Poaceae 2	16	0	0	0	16	
Poaceae 3	0	1	0	0	1	
Poaceae 4	0	1	0	0	1	
Poaceae 5	0	7	0	0	7	
Poaceae 6	0	0	3	5	8	
Poaceae 7	0	0	4	8	12	
Poaceae 8	0	0	2	0	2	
Total morfo-especies	2	4	3	2	-	
Total plántulas	32	14	9	13	68	