



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SAN LUIS POTOSÍ

**FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS, INGENIERÍA Y MEDICINA
PROGRAMAS MULTIDISCIPLINARIOS DE POSGRADO EN
CIENCIAS AMBIENTALES**

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTORADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**Exploración de Mecanismos de Interacciones Bióticas en
Comunidades Vegetales en un Gradiente Ambiental del
Altiplano Mexicano**

PRESENTA:

M. C. ROSA DE LOURDES ROMO CAMPOS

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JOSÉ LUIS FLORES FLORES

ASESORES:

DR. JOEL DAVID FLORES RIVAS

DR. GREGORIO ÁLVAREZ FUENTES

SAN LUIS POTOSÍ, S.L.P.

JULIO DE 2011



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SAN LUIS POTOSÍ

FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS, INGENIERÍA Y MEDICINA PROGRAMAS MULTIDISCIPLINARIOS DE POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

Exploración de Mecanismos de Interacciones Bióticas en Comunidades Vegetales en un Gradiente Ambiental del Altiplano Mexicano

PRESENTA:

M. C. ROSA DE LOURDES ROMO CAMPOS

COMITÉ TUTELAR:

DIRECTOR: Dr. José Luis Flores Flores _____

ASESOR: Dr. Gregorio Álvarez Fuentes _____

ASESOR: Dr. Joel David Flores Rivas _____

SINODALES:

PRESIDENTE: Dr. José Luis Flores Flores _____

SECRETARIO: Dr. Gregorio Álvarez Fuentes _____

VOCAL: Dr. Joel David Flores Rivas _____

VOCAL: Dr. Humberto Reyes Hernández _____

VOCAL: Dr. Edmundo García Moya _____

SAN LUIS POTOSÍ, S.L.P.

JULIO DE 2011

PROYECTO REALIZADO EN:

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SAN LUIS POTOSÍ

INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE ZONAS DESÉRTICAS

CON FINANCIAMIENTO DE:

**DURANTE LOS ESTUDIOS DE DOCTORADO LA AUTORA DE ESTA
TESIS FUE FINANCIADA POR**

**EL CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACyT)
BECA-TESIS (CONVENIO 209245)**

**EL DOCTORADO EN CIENCIAS AMBIENTALES ESTÁ INCLUIDO EN
EL PADRÓN NACIONAL DE POSGRADOS DE CONACyT**

**ESTE PROYECTO ESTUVO FINANCIADO POR PROMEP
103-5/07/2783**

Dedicatoria

A mis padres:

Miguel (q.e.p.d.) y *Consuelo*, por su amor y apoyo incondicional.

A mis hermanos:

Miguel Gerardo (q.e.p.d.)

María Estela del Consuelo

Gerardo

María del Carmen

Martha Margarita

María de los Ángeles

José Guadalupe

Agradezco su amor, paciencia y comprensión.

Agradecimientos

A la **Universidad de Guadalajara** por darme la oportunidad de superarme y llevar los conocimientos adquiridos a los alumnos.

Al **Programa de Mejoramiento al Profesorado (PROMEP)** por el apoyo para realizar mis estudios de posgrado.

Al **Programas Multidisciplinarios de Posgrado en Ciencias Ambientales de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí**, por darme la oportunidad de participar en su programa. Así como a sus coordinadores en turno, Dr. J. Antonio Reyes Agüero y Dra. María Deogracias Ortiz Pérez; y al personal de apoyo, Maricela, Lorena, Laura y Farah.

Al **Instituto de Investigación de Zonas Desérticas** de la **Universidad Autónoma de San Luis Potosí**, por la formación académica recibida en sus aulas vinculada a mi formación profesional. Así como al su director **Dr. Juan Rogelio Aguirre** y su personal.

Al **Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica (IPICYT)** por facilitarme sus instalaciones para la realización de algunas etapas de la experimentación.

A mi **Consejo Particular**

Siempre conté con el apoyo y paciencia de mi director de tesis, el Dr. **José Luis Flores Flores**. Siempre estuvo atento para que mi formación se lograra a cabalidad. Su participación fue fundamental para el planteamiento y ejecución de las distintas etapas de este trabajo. Ha compartido generosamente su experiencia y conocimientos, resolvió todas las dudas conceptuales de mi parte.

A mis asesores, gracias por formar parte del equipo, por su apoyo y atinadas sugerencias; **Dr. Joel David Flores Rivas** y **Dr. Gregorio Álvarez Fuentes**.

Al **Dr. Edmundo García Moya**, por su participación desde el inicio de mi tesis, como miembro distinguido de la comunidad científica de México, para mí fue un honor que aceptara ser parte de mi jurado evaluador.

Al **Dr. Humberto Reyes Hernández**, por sus acertadas observaciones y su disposición para distraer parte de su tiempo y atender los asuntos relativos a mi investigación.

A mi amiga **M.C Gloria Parada**, por su apoyo y comprensión en todo momento.

A los **Doctores Alejandro Muñoz, Martín Huerta** y **Miguel Angel Macias**, por compartir sus conocimientos.

Al **M.C. Raymundo Ramirez** (q.e.p.d.), **M.C. Sergio Contreras** y su equipo de trabajo por su apoyo en la identificación de ejemplares botánicos.

A **Don Juan Vallejo, Don Juanito, Don Guillermo** y **Roberto Garfías**, gracias por permitirme trabajar en sus predios y por todas sus atenciones.

A mis compañeros de escuela, **Sandra, Natalia, Jorge, Noe, Paulina** y **Cyntia** que siempre fueron buenos amigos.

A **Yakanqui, Ruth, Miguel, Rebeca, Jaciel, Lucia, Arturo, Pablo, Daniela, Josue** y **Juan Pablo**; les agradezco infinitamente su valiosa ayuda.

A **Joel** y **Hugo**, por su apoyo y confianza.

Índice de contenido

	Página
Índice de contenido	vi
Índice de Cuadros	x
Índice de Figuras	xiii
Resumen	xvi
Abstract	xx
Introducción General	1
Antecedentes	6
Hipótesis y objetivos	14
Bibliografía citada	15
Capítulo I. Análisis multivariable de la vegetación de un gradiente climático en el Altiplano Mexicano	21
Resumen	21
Introducción	23
Materiales y Métodos	32
Resultados	42
Sitio Jalostotitlán, Jalisco.	42
Variabilidad climática histórica	42
Estructura poblacional y composición de la comunidad vegetal	44
Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas por manchón	44
Abundancia por especie	47
Análisis multivariado	49
Sitio El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco	53
Variabilidad climática histórica	53
Estructura poblacional y composición de la comunidad vegetal en la Exposición norte	55
Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas por manchón	55
Abundancia por especie en la exposición norte	56
Estructura poblacional y composición de la comunidad vegetal en la Exposición sur	59
Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas	

por manchón	59
Abundancia por especie en la exposición sur	60
Análisis multivariado	61
Exposición norte	63
Exposición sur	64
Sitio completo	66
Sitio Las Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco.	68
Estructura poblacional y composición de la comunidad vegetal	68
Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas	
por manchón	68
Abundancia por especie	70
Análisis multivariado	72
Sitio La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco	74
Variabilidad climática histórica	74
Estructura poblacional y composición de la comunidad vegetal	76
Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas	
por manchón	76
Abundancia por especie	78
Análisis multivariado	79
Sitio Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí	78
Variabilidad climática histórica	78
Estructura poblacional y composición de la comunidad vegetal	83
Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas	
por manchón	83
Abundancia por especie	85
Análisis multivariado	86
Análisis multivariado del gradiente completo	88
Diversidad	87
Diversidad alfa	90
Diversidad beta	91
Curvas rango-abundancia	92
Discusión	93
Conclusiones	105
Bibliografía citada	106
Capítulo II. Factores abióticos involucrados en la facilitación entre leñosas y suculentas en el Altiplano Mexicano	111
Resumen	111
Introducción	113
Materiales y Métodos	116
Resultados	124

Tasa de crecimiento relativo (<i>RGR</i>)	125
Análisis de las especies en el gradiente completo (entre sitios)	125
Análisis de las especies dentro de cada sitio	126
Análisis por especies dentro de grupos funcionales sin importar el sitio	127
Análisis por especie	127
Componentes de la tasa de crecimiento relativo (<i>RGR</i>)	128
Cociente del foliar del área fotosintética (<i>LAR</i>)	128
Análisis de las especies en el gradiente Completo (entre sitios)	128
Análisis de especies dentro de cada sitio	129
Análisis de especies dentro de grupos funcionales sin importar el sitio	129
Análisis por especie	130
Tasa de asimilación neta (<i>NAR</i>)	131
Análisis de las especies en el gradiente completo (entre sitios)	131
Análisis de especies dentro de cada sitio	132
Análisis de especies dentro de grupos funcionales sin importar el sitio	132
Análisis por especie	133
Análisis de la fluorescencia de la clorofila en las especies en el gradiente completo (entre sitios)	134
Discusión	137
Tasa de crecimiento relativo (<i>RGR</i>)	137
Análisis de las especies en el gradiente Completo (entre sitios)	137
Análisis de especies dentro de cada sitio	138
Análisis de especies dentro de grupos Funcionales sin importar el sitio	138
Análisis por especie	139
Componentes de la Tasa de crecimiento relativo	141
Componente morfológico (<i>LAR</i>)	141
Componente fisiológico (<i>NAR</i>)	143
Fluorescencia de la clorofila	145
Conclusiones	146
Bibliografía citada	147
Capítulo III. Supervivencia, crecimiento y acidez titulable de plántulas de <i>Opuntia</i> spp., en un gradiente ambiental del Altiplano Mexicano: la importancia de los micrositos	156
Resumen	156
Introducción	157
Materiales y Métodos	160

Resultados	168
Condiciones ambientales de micrositios	168
Supervivencia de plántulas de <i>Opuntia</i> en campo	174
Análisis de daño por herbivoría en las plántulas de <i>Opuntia</i>	176
Efecto de los micrositios sobre la supervivencia y crecimiento de plántulas de <i>Opuntia</i>	177
Efecto de los micrositios sobre la acidez titulable en plántulas de <i>Opuntia</i>	181
Discusión	183
Conclusiones	191
Bibliografía citada	192
Capítulo IV. Seed germination of <i>Opuntia</i> species from an aridity gradient in Central Mexico	198
Abstract	198
Introduction	199
Material and Methods	201
Results	207
Germination by species and locality	208
Germination rate (t_{50})	210
Seed hardness	210
Seed imbibition	214
Seed mass	215
Polyembryony	216
Discussion	217
Conclusions	219
References	220
Discusión General	224
Anexo	
Listado de especies colectadas en los cinco sitios del gradiente	233

Índice de Cuadros

Cuadro	Página
1.1 Registro histórico promedio y promedio anual (2009) de variables climáticas. Datos obtenidos de estaciones climáticas cercanas a los sitios de estudio a lo largo del gradiente estudiado.	36
1.2 Lista de especies por grupo funcional (GF) y densidad promedio (individuos por ha \pm EE) en Jalostotitlán, Jalisco.	45
1.3 Proporción de especies leñosas y suculentas aisladas y en manchones de dos o más especies (M2+) en Jalostotitlán, Jalisco.	46
1.4 Resultados del análisis de componentes principales de las especies de Jalostotitlán, Jalisco.	49
1.5 Lista de especies por grupo funcional (GF) y densidad (promedio de individuos por ha \pm EE) en las parcelas con exposición norte y sur en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.	55
1.6. Proporción de especies leñosas y suculentas aisladas y en manchones de dos ó más especies (M2+) en las parcelas con exposición norte en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.	56
1.7 Proporción de especies leñosas y suculentas aisladas y en manchones de dos ó más especies (M2+) en las parcelas con exposición sur en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.	59
1.8 Resultados del análisis multivariado de las parcelas con exposición norte, en las parcelas con exposición sur y en el sitio completo de El Ojuelo en los cuatro ejes de ordenación.	62
1.9 Lista de especies por y densidad promedio (individuos por ha \pm EE) en Las Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco.	68
1.10 Proporción de especies por riqueza de manchones (aisladas y riqueza de dos o más especies, M2+) en Las Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco.	69
1.11 Resultados del análisis multivariado de las especies en Las Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco.	72
1.12 Lista de especies por grupo funcional (GF) y densidad promedio (individuos por ha \pm EE) en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.	76
1.13 Proporción de especies por riqueza de manchones (aisladas y riqueza de dos o más especies, M2+) en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.	77
1.14 Resultados del análisis de componentes principales de las especies de La Mesa en los cuatro ejes de ordenación.	80
1.15 Lista de especies por grupo funcional (GF) y densidad promedio (individuos por ha \pm EE) en Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí	83
1.16 Proporción de especies por riqueza de manchones (aisladas y riqueza de dos o más especies, M2+) en Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.	84
1.17 Resultados del análisis multivariado de las especies en Santiago, en los cuatro eje de ordenación.	86
1.18 Resultados del análisis multivariable de especies y sitios en el gradiente completo en los cuatro ejes de ordenación.	88
1.19 Índice de semejanza de Sørensen entre los cinco sitios del gradiente.	92

2.1	Atributos de suelos por micrositio y localidad para Santiago en Villa de Arriaga, San Luis Potosí y Los Vallejo en Jalostotitlán, Jalisco.	124
2.2	Promedios (\pm EE) $\times 10^{-2}$ de la tasa de crecimiento relativo (RGR) ($\text{mg}^{-1} \text{g}^{-1} \text{día}^{-1}$); promedios (\pm EE) del cociente del área fotosintética (LAR) ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$); promedios (\pm EE) $\times 10^{-3}$ de la tasa de asimilación neta (NAR) ($\text{mg}/\text{día}/\text{cm}^2$) y promedios (\pm EE) de la eficiencia cuántica actual ($\Delta F/F_m$). Las letras en negritas denotan promedios con diferencia significativa ($P < 0.05$). En lo sucesivo las abreviaciones de niveles de factores, sitios y especies son como sigue. Luz plena = 1, luz mitigada, 0; tratamientos de humedad: 1 = alta (60% de Humedad aprovechable: HA), 0 = baja (30% de HA); tratamientos de fertilidad: 1 = alta (suelo de dosel), 0 = baja (suelo de pastizal). Especies: Af (J) <i>Acacia farnesiana</i> , As (S) <i>Acacia schaffneri</i> , As (J) (<i>Acacia schaffneri</i> , Oj(J) <i>Opuntia jaliscana</i> y Os(S) <i>Opuntia streptacantha</i> .	155
2.3	Resultados de ANOVA para la tasa crecimiento relativo (RGR). Se presentan el cuadrado medio, valor de F y valor de significancia para P (< 0.05) en letras negritas. Abreviaciones L = Luz, H = humedad y F = fertilidad como siglas de los factores y sus interacciones.	156
2.4	Resultados de ANOVA para del cociente del área fotsintética (LAR). Se presentan el cuadrado medio, valor de F y valor de significancia para P (< 0.05) en letras negritas. Abreviaciones L = Luz, H = humedad y F = fertilidad como siglas de los factores y sus interacciones.	156
2.5	Resultados de ANOVA para la tasa de asimilación neta (NAR). Se presentan el cuadrado medio, valor de F y valor de significancia para P (< 0.05) en letras negritas. Abreviaciones L = Luz, H = humedad y F = fertilidad como siglas de los factores y sus interacciones.	157
2.6	Promedios (\pm EE) $\times 10^{-3}$ de la tasa de asimilación neta ($\text{mg}/\text{día}/\text{cm}^2$) para los factores principales e interacciones en <i>O. jaliscana</i> .	157
3.1	Registro histórico (1961-2009) y promedio anual (2009) de precipitación y temperatura en estaciones cercanas a los sitios de estudio a lo largo del gradiente.	161
3.2	Especies de nodrizas y facilitadas seleccionadas para el estudio.	163
3.3	Atributos bióticos de micrositio en las localidades de estudio, Rancho Los Vallejo en Jalostotitlán, Jalisco, y Rancho Santiago en Villa de Arriaga, San Luis Potosí.	164
3.4	Datos de supervivencia y mortalidad en plántulas de <i>Opuntia</i> spp. a los 181 días después del trasplante en el SA.	174
3.5	Datos de supervivencia y mortalidad en plántulas de <i>Opuntia</i> spp. A los 181 días después del trasplante en el SS.	175
3.6	Consumo de plántulas de <i>Opuntia</i> spp., 30 días después del trasplante en el	176

	SS.	
3.7	Promedio (\pm EE) del incremento en la longitud del tallo (ILT) (cm) en plántulas de <i>Opuntia</i> en los sitios de estudio.	178
4.1	Average of historical records and annual average (2008) of climatic variables. Data obtained from climatic stations nearby of studied sites along the gradient (Comisión Nacional del Agua, unpublished data).	202
4.2	Seed collecting sites of <i>Opuntia</i> species studied. Acronyms used for sites hereafter are in parentheses.	203
4.3	Data of seed viability and vigor for <i>Opuntia</i> species studied and its collecting localities.	206
4.4	Percentage of seed germination (mean \pm standard error) in seven <i>Opuntia</i> species after two treatments (Sc: scarified and C: non-scarified seeds). The results of ANOVA statistical analysis.	207
4.5	Main effects and interactions on seed germination percentages of seven <i>Opuntia</i> species and their collecting sites.	210
4.6	Seed hardness, imbibition rate and biomass (mean \pm SE) of seven <i>Opuntia</i> species from different localities.	215

Índice de figuras

Figura		Página
1.1	Mapa de localización de los sitios de estudio en el gradiente	33
1.2	Perfil de características ambientales de los sitios del gradiente de estudio.	37
1.3 a	Isotermas de la temperatura máxima (T _{max}) mensual promedio históricas en Jalostotitlán, Jalisco.	43
1.3 b	Isotermas de la temperatura mínima mensual promedio históricas en Jalostotitlán, Jalisco.	43
1.3 c	Isoyetas de la precipitación (Prec.) mensual promedio históricas en Jalostotitlán, Jalisco.	44
1.4	Cobertura relativa promedio (porcentaje \pm EE) de especies en Jalostotitlán, Jalisco.	47
1.5	Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos a más especies (b) en Jalostotitlán, Jalisco.	48
1.6	Ordenación de especies con PCA en Jalostotitlán, Jalisco.	50
1.7	Patrón de reemplazo de especies vegetales en la sucesión en Jalostotitlán, Jalisco.	52
1.8 a	Isotermas de temperatura máxima (T _{max}) mensual promedio históricas en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.	53
1.8 b	Isotermas de la temperatura mínima (T _{mín}) mensual promedio históricas en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.	54
1.8 c	Isoyetas de la precipitación (Prec.) promedio mensual históricas en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.	54
1.9	Cobertura relativa promedio (porcentaje \pm EE) de especies en las parcelas con exposición norte en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco	57
1.10	Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos a más especies (b) en las parcelas con exposición norte en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.	58
1.11	Cobertura relativa promedio (\pm EE) de especies en las parcelas con exposición sur en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.	60
1.12	Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos a más especies (b) en las parcelas con exposición sur en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.	61
1.13	Ordenación de especies y manchones con DCA en la exposición norte de El Ojuelo.	63
1.14	Patrón de reemplazo de especies vegetales clave en la exposición norte de El Ojuelo	64
1.15	Ordenación de especies con PCA en la exposición sur de El Ojuelo.	65
1.16	Patrón de reemplazo de especies vegetales clave en la sucesión en la exposición sur de El Ojuelo.	65
1.17	Ordenación de especies y manchones con DCA del sitio completo de El Ojuelo.	67
1.18	Patrón de reemplazo de especies vegetales clave en la sucesión de El Ojuelo.	67
1.19	Cobertura relativa promedio (porcentaje \pm EE) de especies en Las	70

	Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco.	
1.20	Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos especies (b) en Las Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco.	71
1.21	Ordenación de especies y manchones con DCA en Las Huertitas.	73
1.22	Patrón de reemplazo de especies vegetales clave en la sucesión de El Ojuelo.	73
1.23 a	Isotermas de la temperatura máxima (T _{max}) mensual promedio histórica en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.	74
1.23 b	Isotermas de la temperatura mínima (T _{mín}) mensual promedio histórica en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.	75
1.23 c	Isoyetas de la precipitación (Prec.) promedio mensual histórica La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.	75
1.24	Cobertura relativa promedio (porcentaje ± EE) de especies en La Mesa,	78
1.25	Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos a más especies (b) en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.	79
1.26	Ordenación de especies y manchones con DCA en La Mesa.	80
1.27	Patrón de reemplazo de especies vegetales clave en la sucesión en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.	81
1.28 a	Isotermas de la temperatura máxima (T _{max}) mensual promedio mensual promedio histórico en Santiago, Villa de Arriaga, san Luis Potosí.	81
1.28 b	Isotermas de la temperatura mínima mensual promedio mensual promedio histórico en Santiago, Villa de Arriaga, san Luis Potosí.	82
1.28 c.	Isoyetas de la precipitación (Prec.) promedio mensual promedio histórico en Santiago, Villa de Arriaga, san Luis Potosí.	82
1.29	Cobertura relativa promedio (porcentaje ± EE) de especies en Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.	85
1.30	Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos a más especies (b) en Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.	86
1.31	Ordenación de especies con PCA en Santiago, Villa de Arriaga, san Luis Potosí.	87
1.32	Patrón de reemplazo de especies vegetales clave en la sucesión en Santiago, Villa de Arriaga, san Luis Potosí.	88
1.33	Ordenación de especies por subparcelas con DCA en los cinco sitios del gradiente.	90
1.34	Promedio (±EE) de índices de diversidad alfa en los cinco sitios de estudio.	91
1.35	Rango-abundancia de las especies en cinco comunidades en el gradiente de estudio.	92
2.1	Promedio (+EE) de la eficiencia cuántica actual ($\Delta F/F_m$).	136
2.2	Tasa de transporte de electrones instantáneo ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) entre leñosas y suculentas.	136
2.3	Promedio (± EE) de la Tasa de transporte de electrones en leñosas y suculentas por nivel de humedad.	137
3.1.	Temperatura promedio en °C (± EE) en los micrositos: <i>Acsh = Acacia</i>	169

	<i>schaffneri</i> , Dabi = <i>Dalea bicolor</i> y ab = abierto, en la localidad de Santiago. Época de secas (S) y época de lluvias (Ll).	
3.2	Temperatura promedio en °C (\pm EE) en los micrositios: Acfa = <i>Acacia farnesiana</i> , Mimo = <i>Mimosa monancistra</i> y ab =abierto en la localidad de Jalostotitlán. S = época de secas y Ll = época de lluvias.	169
3.3	Promedio de la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis (DFFF μ mol m ⁻²) (\pm EE) en los micrositios: Acsh (<i>Acacia schaffneri</i>), Dabi <i>Dalea bicolor</i>) y ab (abierto) en la localidad de Santiago. Época de secas (S) y época de lluvias (Ll).	171
3.4	Promedio de la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis en los micrositios: Acfa = <i>Acacia farnesiana</i> , Mimo = <i>Mimosa monancistra</i> y ab =abierto en la localidad de Jalostotitlán. S = época de secas y Ll = época de lluvias.	171
3.5	Humedad del suelo (promedio \pm E.E.) en época seca por micrositios en el sitio seco del gradiente (Santiago).	173
3.6	Promedio (\pm EE) del porcentaje de humedad del suelo en época seca por micrositios en el sitio méxico (Jalostotitlán).	173
3.7	Promedio (\pm EE) del incremento en la base del tallo en plántulas de <i>Opuntia</i> en tres micrositios del SA.	179
3.8	Promedio (\pm EE) del incremento en la base del tallo en plántulas de <i>Opuntia</i> en tres micrositios del SS.	180
3.9	Valores de delta acidez de plántulas de <i>Opuntia</i> en el SS.	181
3.10	Valores de delta acidez de plántulas de <i>Opuntia</i> en el SS.	182
4.1	Mean (\pm SE) germination rate (<i>t</i> 50) for <i>O. jaliscana</i> : (a) seed treatments effect (Sc, scarified seeds; and C, control seeds); and (b) collecting sites (El Molino, MO; Lagos de Moreno; LM, and Jalostotitlán, JA	211
4.2	Mean (\pm SE) germination rate (<i>t</i> 50) for <i>O. streptacantha</i> as related to: (a) seed treatments (Sc: scarified seeds, C: control seeds), and (b) collecting sites (La Mesa, ME; El Molino, MO; Santiago, SA, and Matancillas, MA). Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among averages according to Tukey HSD test.	212
4.3	Correlation between seed hardness and seed germination for (a) <i>O. robusta</i> and (b) <i>O. jaliscana</i> .	214

RESUMEN

Este trabajo tiene como finalidad de caracterizar las comunidades vegetales e identificar los factores que determinan la distribución de las especies vegetales y los mecanismos que regulan su organización y ensamblaje en un gradiente ambiental en el Altiplano Mexicano. Se seleccionaron cinco sitios ubicados en el gradiente y se muestrearon seis parcelas por localidad. Dos de los sitios se localizan en la región más extrema en clima del gradiente (La Mesa y Santiago), con años muy secos o pocos muy húmedos, con predominio de los secos. El otro extremo del gradiente es Jalostotitlán, con mayor humedad y menor variación climática. Las dos localidades de la parte intermedia (El Ojuelo y Las Huertitas), son colindantes entre sí y con tiempo diferente de barbecho. Los patrones de la variación espacial de las especies en cada sitio y en el gradiente, fueron evaluados con el análisis de correspondencia rectificado (DCA) ó con el análisis de componentes principales (PCA). Para complementar la interpretación de la estructura y patrón de los estadios seriales se elaboraron las curvas de rango-abundancia de los sitios del gradiente.

La estructura de tamaños de las plantas leñosas y suculentas, se utilizó como una herramienta de análisis de los estadios seriales y estructura de las comunidades estudiadas. Las especies tempranas (por ejemplo *Acacia farnesiana*) en intermedias, presentaron distribución de tamaños en forma de campana con poco o nulo establecimiento, relacionada con factores estocásticos como la variación climática o en algunos casos por depredación de semillas. Al contrario de las anteriores las especies tardías (por ejemplo *Opuntia lasiacantha*), presentaron alto establecimiento, su distribución de tamaños fue en forma de “J” invertida, lo que indica que hay suficientes micro sitios para su establecimiento. Se evidenciaron interacciones de facilitación y competencia en varios sitios. La abundancia de las especies indicó la entrada

de las especies a las comunidades a la escala de manchones aquí estudiada. La ordenación de especies y sitios en el gradiente permitió de manera indirecta inferir un gradiente de humedad.

Las curvas de rango-abundancia por sitio interpretadas juntas, revelaron que Jalostotitlán y El Ojuelo, se encuentran en la fase clímax de la sucesión, mientras que Las Huertitas, La Mesa y Santiago están en el estadio serial intermedio de la sucesión. Los factores abióticos involucrados en interacciones de facilitación en plántulas de leñosas y suculentas fueron evaluados simulando el entorno de nodrizaje en condiciones de invernadero. Para cada sitio extremo en el gradiente estudiado, se seleccionaron una especie leñosa y una especie suculenta, además una tercera especie leñosa que se encontró en ambos sitios. Los tratamientos aplicados fueron: luz, humedad y fertilidad, cada uno con dos niveles (alto y bajo). Las variables de respuesta fueron: la tasa de crecimiento relativo (RGR) y sus componentes: el cociente del área fotosintética (LAR), y la tasa de asimilación neta (NAR). Se analizó también la fluorescencia de la clorofila.

El modelo estadístico de análisis original (parcelas sub-subdivididas) no fue posible seguirlo debido a desapego de los datos a los supuestos del ANOVA; esto fue así porque estos factores tuvieron un efecto claro en las variables de respuesta. Por ello en el análisis estadístico se consideraron varios niveles (en el gradiente completo, por sitios, por grupos funcionales y por especie). Las suculentas tuvieron mayor crecimiento que las leñosas. La cantidad de luz fue un factor determinante en su crecimiento. El cociente del área fotosintética (LAR) de las suculentas fue mayor en el nivel de luz baja, lo que significa que están mejor adaptadas a la sombra. Las leñosas en contraste revelaron tasa de asimilación neta (NAR) mayor en el nivel de luz alto, lo que indica que están más adaptadas a las condiciones de los espacios soleados de la fase de pastizal. Las suculentas mostraron mayor eficiencia cuántica actual, lo que indica que son más eficientes en el uso de la energía; las leñosas presentaron una

tasa de transporte de electrones mayor que las suculentas. Estas respuestas fisiológicas indican que en efecto las suculentas presentan síndrome de plantas facilitadas y las leñosas de especies nodrizas.

Para complementar el experimento de simulación de las condiciones de los micrositos de facilitación, se llevo a cabo un experimento de supervivencia de plántulas en condiciones de campo con nodrizas y protegidas de los sitios extremos del gradiente estudiado: (Jalostotitlán, sitio semiárido: SS y Santiago, sitio árido: SA). Se usaron plántulas de cuatro especies de *Opuntia* spp. Dos especies son procedentes del SS (*O. jaliscana* y *O. tomentosa*), y dos mas (*O. streptacantha* y *O. leucotricha*) del SA. En cada sitio se evaluaron dos micrositos de especies leñosas adultas y se les comparó con el área abierta (pastizal). Durante el año de estudio (2009), hubo 19% menos lluvia en el SS, mientras que en el SA hubo 15% más lluvia que el promedio anual histórico respectivo.

En ambos sitios hubo alta supervivencia en la primera fecha de evaluación (30 días después del trasplante). Sin embargo, en la segunda fecha (cinco meses después del trasplante), dos protegidas disminuyeron significativamente su supervivencia como respuesta a los micrositos, *O. streptacantha* en el SA bajo el dosel de *A. schaffneri* y *O. jaliscana* en el área abierta. Las plántulas de *Opuntia*, crecieron mejor en el SA que en el SS, indicando su mejor adaptación a condiciones secas. Las plántulas del SS acumularon mayor acidez nocturna debajo el dosel de las nodrizas, comparado con las del área abierta. Las diferencias entre especies se pueden deber al proceso conocido como dormición de semillas. Se evaluó el efecto de la masa de las semillas, la dureza de la testa, la tasa de imbibición de las semillas, el tipo de latencia y la presencia de poliembrionía en la germinación de especies de *Opuntia* procedentes de distintos hábitats del gradiente estudiado. Los resultados indican que hay diferencias interespecíficas e intraespecíficas en los atributos de las semillas. La latencia fue el principal

factor que afectó la germinación. Todas las semillas embebieron agua, evidenciando que no tienen latencia física como lo aseguran otros autores. Sin embargo, la escarificación mecánica no rompió la latencia, pero disminuyó el tiempo para la germinación. Las semillas de localidades menos áridas en el gradiente, mostraron mayor germinación que las de localidades más áridas. Las semillas de áreas más áridas mostraron menor masa y mayor poliembrionía.

En general se puede concluir que factores de no-equilibrio actúan en la conformación de las comunidades del gradiente en estudio. La falta de establecimiento en las especies pioneras e intermedias, podría poner en peligro las interacciones entre estas especies y las del estadio serial siguiente (tardías) y como consecuencia el proceso sucesional de la región. Su importancia radica en el hecho de que se comprobó que en las interacciones de facilitación las especies leñosas funcionan como nodrizas de las suculentas estudiadas, además, se evidenció la importancia de las leñosas en el crecimiento y acumulación de ácidos orgánicos de las suculentas.

La conservación de las poblaciones es esencial para que se mantenga el funcionamiento de las comunidades estudiadas, en particular, las especies de *Opuntia* estudiadas mostraron diferencias en los atributos de sus semillas y como consecuencia en su capacidad de germinar por efecto de las diferencias ambientales en el gradiente. El conocimiento de factores y mecanismos que intervienen en la distribución y abundancia de las especies, es esencial para comprender la evolución de las comunidades del gradiente en estudio y aplicar programas de conservación o rehabilitación.

ABSTRACT

The present work has the purpose of characterizing plant communities and identifying the factors which determinate the distribution of plant species and the mechanisms that regulate there organization and assemblage in an environmental gradient of the Mexican plateau. Five sites within the gradient were selected and six parcels per site were sampled.

Two of the sites are located in regions of the gradient that have the most extreme climate conditions (La Mesa and Santiago), with very dry or hardly any humid years, predominating the dry years. The opposite extreme condition, Jalostotitlán has greater humidity and less climate variation.

The two sites from the midpoint (El Ojuelo and Las Huertitas), are adjoining, and have different fallow time. The spatial variation of the species in each site and in the gradient was evaluated with the analysis of detrended correspondence analysis (DCA) or with principal analysis component (PCA). To complement the interpretation of structure and pattern of the serial stages range-abundance curves were elaborated from the sites of the gradient.

Size of woody and succulent plants was used as a tool to analysis the serial stages and the structure of the studied communities. Early and intermediate species (for example *Acacia farnesiana*) presented bell shaped size distribution with little or none establishment related to stochastic factors such as climate variation or in some cases by seed predation. On the contrary, late species (for example *Opuntia lasiacantha*) presented high establishment with inverted “J” shape size distribution, which indicates there’s enough micro sites for their establishment. Facilitation and competence interactions in various sites were evidenced. On the “manchon” scale here studied the species abundance indicated which ones are incorporated

to the communities. The ordination of species and sites in the gradient allowed to infer indirectly on a humidity gradient.

The range-abundance curves per site were interpreted together; they revealed that Jalostotitlán and El Ojuelo and Las Huertitas have homogeneous distribution of resources, while La Mesa and Santiago such resources are captured by few species leading to less equitability. The abiotic factors involved in facilitation interactions among woody and succulent seedling were evaluated simulating the nursery conditions in a greenhouse. One woody and one succulent plant were selected for each extreme site in the studied gradient, as well as a third woody plant found in both sites. The treatments applied were: light, humidity and fertility; each with two levels (high and low). The response variables were: relative growth rate (RGR) and its components: leaf area rate (LAR), and net assimilation rate (NAT). Chlorophyll fluorescence was also analyzed.

The statistic model of the original analysis (sub-divided parcels) wasn't possible to continue because the collected data did not coincide with the supposed data from ANOVA; this is such because these factors had a clear effect on the response variables. That's why in the statistical analysis several levels are regarded (on the complete gradient, by sites, by functional groups and by species). Succulent plants had greater growth than woody plants. The quantity of light was a determinant factor in their growth. The leaf area rate (LAR) of succulents was greater at the low light level, which means they are better adapted to shade. In contrast woody plants revealed higher net assimilation rate (NAR) at the high light level, which indicates they are better adapted to the conditions of sunny areas in the meadow phase. Succulents showed greater current quantic efficiency, which indicates they are more energy efficient; woody plants showed greater electron transport rate than succulents. This

physiological responses show that succulents, exhibit facilitated plant syndrome and woody species act as nurse.

To complement the simulation experiment of facilitation micro sites conditions, a seedling survival assay was conducted in the field with nurse and guarded plants from the most extreme sites studied in the gradient: (Jalostotitlán, semiarid site: SS and Santiago, arid site: SA). Seedlings from four species of *Opuntia spp.* were used. Two species come from the SS (*O. jaliscana* and *O. tomentosa*), the other two (*O. streptacantha* and *O. leucotricha*) come from SA. In each site two micro sites of adult woody species were evaluated and compared to the open areas (meadow). During the year of the experiment (2009), there was 19% less rain at the SS, while in SA there was 15% more rain than the respective historic annual average.

In Both sites there was high survival at the first evaluation date (30 days after transplant). However at the second date (five months after de trnsplant), as a response to micro sites two guarded plants presented significant survival diminishment, At the meadow of SA *O. streptacantha* under the canopy of *A. schaffneri* and *O. jaliscana*. The seedlings from SS accumulated more acidity under de canopy of nurse plants compared to those at the meadow. The differences between species can be result of a process known as seed dormancy. The effect of the seeds mass, hardness of the testa, rate of seed inhibition, latency type and presence of polyembryony over the germination of *Opuntia* species proceeding from different habitats of the studied gradient was evaluated. The results show that there are interspecific and intraspecific differences between the seeds' attributes. Latency was the main factor affecting germination. All seeds absorbed water, which is evidence that there's no physical latency as other authors assure. Nevertheless, mechanic scarification did not break latency but it diminished germination time. Seed from lesser arid locations of the gradient showed increased

germination then those from arid locations. Seeds from the most arid areas showed less mass and increased polyembryony.

In general I conclude that non-equilibrium factors act in the conformation of communities in the studied gradient. The lack of early and midpoint species could endanger the interactions between these species and those from the next serial stage (later species) as also the regional succession process. This is particularly important since it's prove that in facilitation interactions woody species act as nurse plants of the succulents species studied, furthermore the significance of woody species for growth and organic acid accumulation in succulent plants has been evidenced.

In order to maintain the studied communities functioning the populations must be conserved, in particular species from the studied *Opuntia*, which showed differences in the seed's attributes and as a consequence in the capacity to germinate as a result of environmental differences in the gradient. Understanding the factors and mechanisms that intervene in the distribution and abundance of the species is essential in order to comprehend the evolution of the communities of the studied gradient, this knowledge is essential as well in order to apply conservation and rehabilitation programs.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La distribución de especies y su abundancia es variable en tiempo y espacio. El estudio de los patrones en que ocurren estos cambios, y sobre todo sus causas, son un reto para los ecólogos. Tiene importancia teórica para la ecología y práctica para el manejo de los componentes de los sistemas naturales. Desde la perspectiva teórica es controversial la existencia misma de patrones de especies discernibles en comunidades. Pero sobre todo, esto radica en los métodos cuantitativos para documentar su existencia o las reglas más o menos repetibles de ensamble de las especies en comunidades. Por ello, el primer aspecto a estudiar es el análisis de los patrones de especies dentro de sitios (diversidad alfa) y entre sitios (diversidad beta). En esta tesis se involucró el estudio indirecto de cambios en las variables abióticas así como patrones de riqueza y abundancia de especies en cinco sitios distribuidos en un gradiente ambiental. El estudio a detalle a escala de manchón de la composición y abundancia de especies en cada localidad del gradiente nos permite proponer esquemas de reemplazo de especies, asumiendo que la estructura de los manchones refleja un balance de interacciones de facilitación y competencia. La hipótesis subyacente al método es que lo que sucede a esta escala pequeña (manchón) permite tener un buen enfoque de la sustitución del espacio por el tiempo en el estudio de la sucesión. Para poyar este enfoque inferencial hacemos uso diversas herramientas como la estructura de tamaños por especie, correlación de coberturas de pares de especies, curvas de rango-abundancia, etc. para complementar el análisis de ordenación con el método DCA. El resto de los capítulos de esta tesis apoyan también las inferencias sucesionales de los datos obtenidos en el estudio de campo.

Este trabajo se realizó en el Altiplano Mexicano, donde las condiciones climáticas y la altitud constituyen un gradiente climático. Lo iniciamos en el municipio de Villa de Arriaga,

San Luis Potosí, sitio caracterizado por un clima seco templado, y llega hasta el municipio de Jalostotitlán en Jalisco, sitio con clima cálido templado. El matorral xerófilo es el principal tipo de vegetación en el gradiente, presenta gran diversidad de especies debido a la variación de microambientes, derivados de la oscilación térmica y de la escasa precipitación. Estas características hacen del Altiplano Mexicano una de las áreas más interesantes de México desde el punto de vista biológico. Su ubicación es privilegiada debido a que está en la zona de contacto entre las regiones biogeográficas el neártico y el neotropical; la mayor riqueza de especies del género *Opuntia* se encuentran precisamente en esta región (Reyes *et al.*, 2005; Esparza, 2010). México es considerado el más importante centro mundial de riqueza de estas especies (Bravo, 1978, Reyes *et al.*, 2005; Guzmán *et al.*, 2007). Numerosos trabajos mencionan a las suculentas como especies que con frecuencia integran interacciones bióticas de facilitación (Yeaton, 1978; Valiente-Banuet, 1991; Flores y Yeaton, 2000; Flores y Jurado, 2003; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008) o de competencia (Flores y Yeaton, 2000). Sin embargo, es notable la escasez de estudios al respecto.

Estos estudios han permitido resaltar la relevancia de las interacciones bióticas en la organización de las comunidades en regiones áridas y semiáridas. Sin embargo, la sucesión secundaria en el Altiplano Mexicano ha sido poco estudiada. Además de las variaciones ambientales, en esta región hay un proceso de sucesión secundaria por actividades como la ganadería y en menor grado de fragmentación por la agricultura. Ambos procesos han conducido a un deterioro importante de la vegetación natural, lo que afecta la abundancia y distribución de especies en las comunidades. Actualmente, se reconoce la importancia de las interacciones en la estructura y el mantenimiento de la diversidad biológica de las comunidades vegetales.

Con la finalidad de aumentar el conocimiento ecológico de las comunidades vegetales del Altiplano Mexicano se plantearon las siguientes preguntas: ¿Cómo es la estructura de las poblaciones de especies que modulan la sucesión?, ¿Qué factores regulan la sucesión secundaria en las comunidades del gradiente? ¿Cuál es su patrón de distribución espacial?, ¿Cuáles son los factores abióticos que regulan las interacciones de facilitación entre leñosas y suculentas? ¿Cómo afectan los micrositos la supervivencia y crecimiento de las plántulas en interacciones de facilitación y ¿Cómo influye la heterogeneidad ambiental en la germinación en la distribución de especies de *Opuntia*?

Estudios anteriores (Yeaton, 1978; Flores y Yeaton, 2000), han propuesto que la organización de las comunidades vegetales del sur del Desierto Chihuahuense se debe a la existencia de mecanismos que controlan de forma predecible la respuesta de la vegetación a diferentes escalas. Asumimos que la dinámica y composición sigue un esquema cíclico de sustitución de unas especies por otras, después de una perturbación ocurre un reemplazo de especies basado en las características de las especies implicadas y de los micrositos de establecimiento.

En el gradiente en estudio existen mecanismos subyacentes de ensamblaje que explican la dinámica y composición de las comunidades vegetales. Ahí se presentan diferencialmente interacciones bióticas como la facilitación y la competencia, que requieren ser estudiados con mayor detalle.

La dinámica de las comunidades vegetales se puede entender mediante el énfasis en aquellas especies más dominantes que modulan dichos procesos. Una forma de abordar esta dinámica es a través del método del reemplazo espacial por el tiempo (Watt, 1947). Al respecto, los primeros estudios en México fueron en el matorral xerófilo del sur del Desierto Chihuahuense, donde se estudió el reemplazo a través del tiempo de leñosa y suculentas en

una matriz de pastizal (Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Flores y Yeaton, 2000). En el primer capítulo se aborda el estudio de la dinámica de las comunidades vegetales que se ubican a lo largo del gradiente. El objetivo fue describir los patrones estructurales de las especies que modulan la sucesión y su distribución espacial, así como establecer si los factores deterministas, estocásticos o ambos están involucrados en la formación de las comunidades en el gradiente.

Las interacciones de facilitación son frecuentes en el gradiente en estudio, sin embargo, no se conocen los factores abióticos más importantes para su integración y cuáles son las condiciones de micrositio que determina su distribución en las comunidades. En los dos siguientes capítulos se analizan las interacciones de facilitación entre leñosas y suculentas, las primeras son especies tempranas en la sucesión que funcionan como nodrizas, mientras que las segundas son especies tardías que funcionan como protegidas. En el segundo capítulo, el enfoque fue estudiar simulando el entorno de nodrizaje en condiciones controladas, la respuesta fisiológica de leñosas y suculentas a factores abióticos como la luz, la humedad y la fertilidad, y la relación con su desempeño como nodrizas y protegidas. El tercer capítulo analiza en condiciones de campo, la importancia de los micrositios de establecimiento en la supervivencia y crecimiento de las suculentas y la hipótesis del cambio en las interacciones de facilitación como dependencia del contexto. En el cuarto capítulo se evaluaron características de la masa de las semillas, la dureza de la testa, la tasa de imbibición de las semillas, el tipo de latencia y la presencia de poliembrionía en la germinación de especies de *Opuntia* procedentes de distintos hábitats del gradiente estudiado.

El territorio mexicano está dividido en las siguientes regiones fisiográficas: Península de Baja California, Llanura Sonorense, Sierra Madre Occidental, Sierras y Llanuras del Norte, Sierra Madre Oriental, Gran Llanura de Norteamérica, Llanura Costera del Pacífico, Llanura

Costera del Golfo Norte, Mesa el centro, Sistema Volcánico Transversal, Península de Yucatán, Sierra Madre del Sur, Llanura Costera del Golfo Sur, Sierras de Chiapas y Guatemala, y Cordillera Centroamericana. El Altiplano Mexicano es la más alto del país, limita al norte con la Sierra Zacatecana, al sur con el Sistema Volcánico Transversal y hacia el este y el oeste con las Sierras Madres Oriental y Occidental, respectivamente. En ella se encuentran numerosos valles que están separados entre sí por algunas elevaciones, disminuye su altitud de oriente a occidente. El clima templado y los suelos fértiles de esta región han favorecido el desarrollo de la agricultura y los asentamientos humanos, pues en esta zona se encuentran algunas ciudades de las más pobladas del país, como Querétaro y León, entre otras. También pertenecen a esta región la parte noreste de Jalisco, parte de Aguascalientes, así como gran parte de Zacatecas, San Luis Potosí, Guanajuato y Querétaro

Se considera una gran cuenca con sedimentos marinos de los periodos Jurásico Superior, Cretácico Inferior, Cretácico Medio y Cretácico Superior (INEGI, 2002), el volcanismo durante la época terciaria afectó la región, formando llanuras amplias que son interrumpidas por sierras con rocas principalmente ígneas ácidas, aunque también encontramos rocas calizas y metamórficas. La vegetación predominante en el Altiplano Mexicano es el matorral xerófilo (Rzedowski, 1978). El clima en general es extremo (con promedio anual de oscilación diurna hasta de 20°C), la insolación es muy intensa, con humedad atmosférica baja y en consecuencia la evaporación y la transpiración alcanzan altos valores (Rzedowski, 1978).

Está dentro de la región que Rzedowski (1978) denomina como xerófila, la incluye dentro del Reino Neotropical, caracterizada por su clima árido y semiárido. Predominan numerosas cactáceas y los géneros *Agave*, *Dalea*, *Dasyllirion* y *Yucca*. Este mismo autor comenta que tipos de matorral xerófilo muy distinto prospera en la Altiplanicie Mexicana

debido a diferencias en el sustrato geológico, particularmente entre suelos derivados de rocas ígneas y de tipo aluvial.

En este tipo de vegetación se encuentra gran riqueza de especies y el mayor número de endemismos de nuestro país, debido a la enorme variación de microambientes, derivados de la oscilación térmica y de la escasa precipitación, se considera una de las regiones prioritarias debido a las características mencionadas (CONABIO, 1998). El cambio de uso de tierras forestales para crear o expandir zonas agrícolas, ganaderas, mineras, urbanas y redes de comunicación, son las principales amenazas y causas de la reducción de este tipo de vegetación, lo que a su vez genera pérdida de biodiversidad en estas zonas (Flores y Yeaton, 2000).

Antecedentes

El estudio de las comunidades se enmarca en una importante controversia acerca de la naturaleza de las mismas (Smith y Smith, 2001). En la búsqueda de la estructura de las comunidades el desacuerdo principal es ¿existen o no las comunidades? esta pregunta condujo a una polémica internacional a principios del siglo XX. El debate comenzó con Clements (1916), quien argumentó que las comunidades son entidades bióticas discretas, ensamblajes de especies repetibles que están fuertemente integradas al funcionamiento de la comunidad como un todo. Un punto de vista diferente al de Clements, fue el de Gleason (1926), quien sostuvo que las especies que conforman a las unidades vegetales responden individualmente a las variaciones de los factores ambientales, y como esos factores varían continuamente en el espacio y tiempo, así también lo hace la abundancia de especies. En su concepción la relación entre especies que coexisten es el resultado de semejanzas en sus requerimientos y tolerancias, y no de interacciones entre especies ó de una historia evolutiva común.

Todas las comunidades poseen ciertas características que definen su estructura física y biológica, las cuales difieren en el tiempo (sucesión) y en el espacio (fragmentación) (Smith y Smith, 2001). En una población vegetal las edades, el tamaño de los individuos y los patrones de dispersión se distribuyen de manera diferencial en el tiempo y en el espacio (Barbour, *et al.*, 1998). Los patrones estructurales se pueden analizar por clases de tamaños o fases de crecimiento alcanzado por ejemplo, plántula, juvenil o adulto maduro, (Crawley, 1986).

Hutchings (1997) argumenta que: (a) la estructura poblacional es el resultado de procesos bióticos y abióticos. (b) Estos procesos pueden haber actuado igualmente sobre los ancestros y pueden afectar la estructura genética de la población. (c) La estructura espacial es un legado del arreglo espacial de los árboles parentales y sus interacciones ocurridas en el pasado. (d) La estructura de edades reflejan oportunidades pasadas en el establecimiento y los riesgos de mortalidad a que cada establecimiento a que fue expuesto.

La diferenciación de los estadios seriales se hace con base en variables de desempeño estructural, siendo las más usadas las que indican tamaño (altura, cobertura, etc.). La distribución de tamaños de una misma especie puede variar entre diferentes localidades, en función de la composición de las especies (interacciones) y por la heterogeneidad del hábitat (Zagt y Werger, 1977).

Un gradiente ambiental se define como una variación paulatina que implica una disminución o aumento del factor en cuestión (Allaby, 2010). Las diferencias entre comunidades son más evidentes cuando se abordan áreas de estudio grandes, donde condiciones contrastantes en el tipo de clima, la elevación, la exposición, entre otros, forman gradientes ambientales. El clima es el principal factor que regula los procesos de no-equilibrio en las comunidades, éste varía a diferentes escalas e influye de manera determinante sobre los seres vivos y de manera particular sobre las plantas (Neilson, 1986). Los extremos de un

gradiente constituyen estados de equilibrio y de no-equilibrio sobrepuestos (Wiens, 1984), sin embargo, la predominancia de uno u otro estado, está determinada por la frecuencia e intensidad de los disturbios o la resistencia de la comunidad a los mismos. Este equilibrio dinámico es muy importante para mantener la diversidad de las comunidades (Hastings, 1980).

El análisis de gradiente es el estudio de los patrones espaciales de la vegetación (Whittaker, 1967). Los patrones de distribución espacial sirven para conocer la similitud o diferencias en la composición florística entre los sitios de un gradiente ambiental, por otra parte, sirven para inferir interacciones entre especies (Brooker, 2006). El análisis de gradiente indirecto, es un conjunto de técnicas que se utilizan cuando no se cuenta con información de variables ambientales (Kent y Coker, 1992). Dentro de este, el análisis de correspondencia rectificado (DCA), ha sido usado para estimar las tasas de sucesión (Hill y Gauch, 1980), se basa en que los cambios florísticos pueden ser usados para comparar diferentes estados sucesionales.

Las curvas rango-abundancia o curva de dominancia-diversidad, analizan la distribución de las abundancias entre las diferentes formas de vida (Whittaker, 1970). Una ventaja de este método es que contrasta patrones de riqueza entre comunidades, además, es efectivo para describir los cambios a través de la sucesión.

La abundancia es un atributo esencial para tratar de definir las reglas de ensamblaje entre las especies de una comunidad. Está sustentada en que las especies interactúan unas con otras, lo que provoca la disminución o el incremento en la abundancia de las especies y confiere estructuras distintivas (Wilson *et al.*, 2000). Las interacciones de facilitación y competencia son fuerzas importantes que afectan la estructura y dinámica de las comunidades (Callaway, 1995).

La competencia ocurre cuando las plantas utilizan la misma fuente de recursos (Tilman, 1982). Mientras que la facilitación también llamada interacción “nurse-protégé” (Cody, 1993), se establece cuando plantas adultas (nodrizas) modifican o mejoran las condiciones de su entorno, con lo que aumenta la germinación, la supervivencia y el crecimiento de plántulas (protegidas), (Callaway, 1995). Las interacciones de facilitación son más comunes en ambientes con estrés severo como en zonas áridas y semiáridas (Flores y Jurado, 2003).

Las interacciones son más evidentes en los gradientes ambientales, donde la heterogeneidad propicia el surgimiento de micrositios de establecimiento de especies tardías bajo el dosel de leñosas pioneras e intermedias. En las zonas áridas y semiáridas de nuestro país, numerosos estudios han comprobado que bajo el dosel de leñosas se establecen plántulas de suculentas (Yeaton, 1978; Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Valiente-Banuet *et al.*, 2001; Flores y Yeaton, 2000; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008).

En el Altiplano Mexicano, la regeneración de suculentas presenta un patrón espacial asociado a especies leñosas ya establecidas. Este patrón sugiere la existencia de un balance neto positivo entre las interacciones bióticas, propiciado por el estrés ambiental que favorece la dispersión bajo la cobertura de especies pre-establecidas. Hasta el momento, apenas hay resultados que demuestren la existencia de la competencia en esta región (Yeaton, 1978; Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Flores y Yeaton, 2000). En este contexto, la presencia de especies pioneras y de etapas intermedias, capaces de modificar el ambiente para la entrada de especies de la siguiente fase es clave para poner en marcha el proceso sucesional hacia su conservación o rehabilitación.

Los factores ambientales más importantes implicados en el mecanismo de facilitación son la radiación solar, la humedad y la fertilidad. Entre los beneficios que reciben las plántulas

bajo la sombra están, la amortiguación de temperaturas extremas, en las áreas abiertas puede haber hasta 11°C más. La reducción de la cantidad de luz, disminuye el riesgo de foto inhibición por exceso de luz solar a plántulas expuestas en áreas abiertas, pero al mismo tiempo limita la fotosíntesis para las plántulas (Griffiths, 1989; Adams and Demming, 1996; Lüttge, 2004). Las nodrizas (principalmente leguminosas) forman un mantillo rico materia orgánica, lo que incrementa el crecimiento relativo de las protegidas (García-Moya y McKell 1970; Pugnaire *et al.*, 1996a; Tirado y Pugnaire 2003). Además la sombra disminuye la evaporación del suelo (Franco y Nobel, 1989; Domingo *et al.*, 1999) con lo que se reduce la transpiración de la las plántulas (Nobel, 1988; Moro *et al.*, 1997).

El efecto más evidente en las interacciones de facilitación entre plantas, además del incremento en la supervivencia, es el aumento en el crecimiento de las plántulas. Este último puede ser medido a través de la tasa de crecimiento relativo (RGR) y sus componentes, el cociente del área fotosintética (LAR), relacionada con características morfológicas en las especies adaptadas a la sombra y la tasa de asimilación neta (NAR) con características fisiológicas en las especies adaptadas a ambientes soleados (Poorter y Garnier, 1999). Las nodrizas generalmente son especies pioneras de la fase temprana de la sucesión y tolerantes al estrés que se establecen en áreas abiertas o soleadas, al crecer modifican su entorno, por lo que ya no es posible su auto-reemplazamiento. Sin embargo, facilitan el establecimiento de plántulas de especies de sucesión tardía más adaptadas a condiciones de sombra (Yeaton, 1978; Flores y Yeaton, 2000).

La fluorescencia de la clorofila es otra herramienta que nos puede ayudar a conocer la respuesta fisiológica de nodrizas y protegidas a los factores antes señalados, debido a que las especies pioneras y tardías muestran demandas de luz específicas (Cavender-Bares y Bazzaz, 2004). Las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis son sensibles a condiciones de luz alta,

disminuyendo la eficiencia cuántica potencial del fotosistema II (PSII) (Osmond, 1994). Estos eventos disminuyen el flujo de electrones y por lo tanto, la reducción en la fijación de CO₂. De acuerdo con Cavender-Bares y Bazzaz (2004), la disminución en la eficiencia cuántica potencial (F_v/F_m), es indicador de fotoinhibición.

El patrón espacial de distribución y la densidad de una población están directamente relacionados con la existencia de gradientes ambientales, que contempla micro hábitats únicos con condiciones óptimas requeridas para la supervivencia y crecimiento de las plántulas. En las zonas áridas y semiáridas, en la conformación de las interacciones de facilitación son muy importantes los micrositos para el establecimiento de plántulas de cactáceas, que generalmente restringen su establecimiento a micrositos protegidos como la sombra de leñosas adultas (Yeaton, 1978; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Flores y Jurado, 2003). De manera contraria, en los espacios abiertos es raro encontrarlas (Smith y Nowak, 1990; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 2002; Flores y Jurado, 2003).

Como ya se mencionó anteriormente, las interacciones de facilitación son más frecuentes en sitios con estrés severo. Sin embargo, el aumento en la disponibilidad de recursos, al presentarse años más lluviosos que lo normal en ambientes áridos, o años más secos que el promedio en comunidades con mayor humedad, cambia el contexto en que se desarrollan las especies y puede cambiar también la importancia de las interacciones (Greenlee y Callaway, 1996; Tielbörger y Kadmon, 1997; Kitzberger *et al.*, 2000).

La calidad de los micrositos de establecimiento influye de manera directa en la supervivencia y crecimiento de las plántulas. Entre los micrositos disponibles están las especies de nodrizas. Éstas muestran variaciones fenológicas estacionales que pueden afectar la cantidad de densidad flujo de fotones para la fotosíntesis que reciben las plántulas que crecen debajo de su dosel, lo que puede influir en el establecimiento, la capacidad de

supervivencia y crecimiento de las plántulas (Grubb, 1977; Harper, 1977; Reader, 1991; Leishman, 1999).

La cantidad de luz que reciben las plántulas que se establecen bajo las nodrizas influye en su eficiencia fotosintética (Nobel *et al.*, 1991). Por ejemplo, un follaje denso limita la absorción de CO₂ por disminución de la densidad de flujo de fotones (DFFF) para la fotosíntesis, y un follaje muy abierto no las protegería de las altas temperaturas externas (Miquelajauregui y Valverde, 2010). Sin embargo, dichas características cambian con las estaciones y el dosel más abierto e inclusive las áreas abiertas pueden ser mejores micrositios en la época de lluvias, cuando se incrementa la disponibilidad de humedad.

Los micrositios pueden ser determinantes en el desempeño fotosintético, en particular para las especies de *Opuntia*, debido a que la cantidad de luz que reciben las plantas CAM afecta considerablemente el balance entre la cantidad de CO₂ fijado y la acumulación de ácidos orgánicos (Nobel, 1988; Nobel y Hartsock, 1983; Lüttge, 2004). Hernández-González y Briones (2007) observaron que en plántulas de *Myrtillocactus geometrizans* bajo sombra, presentaron la acidez más alta. Sin embargo, dicha condición varía con la especie.

El banco de semillas es crucial para la sucesión secundaria, porque influye en la composición inicial de la comunidad. Sin embargo, antes de que germinen, las semillas deben pasar por una serie de filtros bióticos y abióticos selectivos impuestos por el proceso de dispersión, la supervivencia a depredadores, la germinación, el establecimiento y la culminación como adultos reproductivos (Jordano *et al.*, 2004; Wang y Smith, 2002). La disminución de la probabilidad de supervivencia, en cualquiera de estas etapas, a valores próximos a cero podría causar cuellos de botella demográficos que disminuyen la regeneración natural (Jordano *et al.*, 2004).

Los regímenes de disturbio muy frecuentes, también pueden conducir a cambios en las poblaciones como la reducción en sus propágulos (Foster y Hubbell, 2002). A su vez la escasez de semillas puede limitar la sucesión, por lo que la existencia de semillas viables en el suelo, es un factor muy importante para la distribución de las especies (Venable y Brown, 1988). En las zonas áridas y semiáridas las condiciones ambientales pueden ser una limitante para el establecimiento exitoso de muchas especies. Una de estas limitantes son los mecanismos de latencia, que impiden que las semillas germinen inapropiadamente y solo permiten la germinación durante condiciones ambientales favorables (Baskin y Baskin, 2004). En un gradiente de recursos la variación de micrositios entre puntos extremos puede ser grande, el establecimiento de las plántulas está limitado por la cantidad y calidad de micrositios disponibles, pero además, por la capacidad de las semillas para germinar (Harper, 1977), la cual depende de que existan condiciones favorables en el hábitat (Rojas-Arechiga y Vázquez-Yañes, 2000).

En estas regiones, las fluctuaciones temporales de recursos limitan la persistencia de las poblaciones en las comunidades, sin embargo, las especies muestran adaptaciones para responder a los pulsos de recursos (Eriksson, 1993; Mandujano, *et al.*, 1997; Jurado y Flores, 2005;). Durante éstos, las especies que presentan semillas con tasa de germinación más alta podrían establecer plántulas más pronto y evitar la competencia (Orozco-Segovia *et al.*, 2007; de la Barrera y Nobel, 2003). Las cactáceas son especies que se desarrollan principalmente en zonas áridas y semiáridas, estudios muestran que sus semillas tienen periodos prolongados de latencia (Rojas-Arechiga y Vázquez-Yañes, 2000; Flores *et al.*, 2005, 2006, 2008, 2010).

Particularmente en muchas especies de *Opuntia*, un género de esta familia, se han encontrado diferentes tipos de latencia (Olvera-Carrillo *et al.*, 2003; Reyes *et al.*, 2005). Esta condición podría estar asociada a la capacidad de germinación y características propias de las

semillas como la dureza, la imbibición, el peso de las semillas y la poliploidia, influidas por adaptaciones a diferentes hábitats (Giménez-Benavides *et al.*, 2005; 2007; Luzuriaga *et al.*, 2005; Romo *et al.*, 2010). Sin embargo, existen pocos trabajos al respecto (Orozco-Segovia *et al.*, 2007). En México, las especies de *Opuntia* son componentes predominantes del matorral xerófilo (Rzedowski, 1978), este tipo de vegetación es común en el Altiplano Mexicano, donde las condiciones climáticas y la altitud forman gradientes de aridez, que afectan la composición y función biológicas de las plantas (Flores y Yeaton, 2000), a pesar de que es uno de los principales centros de diversidad del género *Opuntia*, pocos estudios han explorado diferencias en la germinación de estas especies y/o sus poblaciones causada por la variación en del hábitat.

Hipótesis y Objetivos

H1: El gradiente ambiental en estudio propicia diferencias en los patrones de distribución de las especies, que son explicados por el balance entre facilitación y competencia. La facilitación es más importante en el extremo de menor humedad, y la competencia será más intensa cuando la humedad sea mayor.

H2: La humedad, luz y los nutrimentos en el suelo, son los factores que explican el proceso de facilitación en las comunidades vegetales a estudiar.

El objetivo general de este trabajo fue caracterizar las comunidades vegetales e identificar los factores que determinan la distribución de las especies vegetales y los mecanismos que regulan su organización y ensamblaje en un gradiente ambiental en el Altiplano Mexicano

Bibliografía citada

- Adams, W.W.III and D., Demming-Adams. 1996. Energy dissipation and the xanthophyll cycle in CAM plants. *In*: K. Winter and J.A.C. Smith (Eds.), *Crassulacean acid metabolism: biochemistry, ecophysiology and evolution*, 97-114. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Allaby, M. 2010. *Dictionary of Ecology*. Oxford University Press. New York.
- Baskin, J.M., and C.C. Baskin. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14: 1–16.
- Barbour, M.G., J.H. Burk, W.D. Pitts, F.S. Gilliam and M.W. Schwartz. 1998. *Terrestrial Plant Ecology*. Third edition The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California.
- Bravo, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 743 pp.
- Brooker, R. W. 2006. Plant–plant interactions and environmental change. *New Phytologist*. 171:271-284.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 6: 306-348.
- Cavender-Bares, J., and F.A. Bazzaz. 2004. From Leaves to Ecosystems: Using Chlorophyll Fluorescence to Assess Photosynthesis and Plant Function in Ecological Studies. George C. Papageorgiou and Govindjee (eds): *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*, pp. 73 7-755.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession*. Carnegie Inst. Washington Pub. 242. 512 pp.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias*. Escala 1: 1000000. México, D.F.
- Crawley, M.J. 1986. *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 496 pp.
- Cody, M.L. 1993. Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments* 24: 139-154.
- De la Barrera, E., and P.S Nobel. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments* 53: 297–306.
- Esparza, S.S. 2010. *Distribución geográfica del género Opuntia (Cactaceae) en México*. Tesis Maestría. Instituto de investigación en zonas desérticas. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. 88 pp.
- Domingo, F.; L., Villagarcía, A.J.; Brenner, and J.; Puigdefábregas. 1999. Evapotranspiration model for semi-rid shrublands tested against data from SE Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 95, 67–84.
- Eriksson, O. 1993. Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 313–316.

- Flores J, and E., Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *J. Veg. Sci.* 14: 911-916.
- Flores, J., A. Arredondo, and E. Jurado. 2005. Comparative seed germination in species of *Turbinicarpus*: An endangered cacti genus. *Natural Areas Journal* 25: 183–187.
- Flores, J., E. Jurado, and A. Arredondo. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, México. *Seed Science Research* 16: 149–155.
- Flores, J., E. Jurado, and J.F. Jiménez–Bremont. 2008. Breaking seed dormancy in specially protected *Turbinicarpus lophophoroides* and *Turbinicarpus pseudopectinatus* (Cactaceae). *Plant Species Biology* 23: 43–46.
- Flores, J., E. Jurado, L. Chapa–Vargas, A. Ceroni–Stuva, P. Dávila–Aranda, G. Galíndez, D. Gurvich, P. León–Lobos, C. Ordóñez, P. Ortega–Baes, N. Ramírez–Bullón, A. Sandoval, C.E. Seal, T. Ulian, and H.W. Pritchard. 2010. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti species. *Environmental and Experimental Botany*. In press.
- Flores, J.L., y R.I. Yeaton. 2000. La importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el Altiplano Mexicano. *Interciencia* 25: 365–371.
- Foster, R.B. y S.P. Hubbell. 1990. Estructura de la vegetación y composición de especies en un lote de 50 hectáreas en la Isla de Barro Colorado. En: *Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Ed. Leigh, E. Stanley, A., Windsor, D. Smithsonian Press. Washington, D.C.
- Franco, A. L., and P.S., Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 76:870–886.
- García-Moya, E. and C.M., Mckell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology*, 51: 81-88.
- Giménez-Benavides, L., A., Escudero, and F., Pérez-García. 2005. Seed germination of high mountain Mediterranean species, altitudinal, interpopulation and interannual variability. *Ecological Research* 20: 433–444.
- Giménez-Benavides, L., A., Escudero, and F., Pérez-García. 2007. Local adaptation enhances seedling recruitment along an altitudinal gradient in a high mountain mediterranean plant. *Annals of Botany*. 4:723-734.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 53:1-20.
- Greenlee, J.T., and R.M. Callaway. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *American Naturalist* 148:386–396.
- Griffiths, H. 1989. Carbon dioxide concentrating mechanisms and the evolution of CAM in vascular epiphytes. In: Lüttge U. Ed. *Vascular Plants as Epiphytes: Evolution and Ecophysiology*, Springer, Nueva York. USA.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biology Review* 52:107-145.

- Guzmán, U., U., Arias y P. Dávila. 2007. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO. México D.F. 315 pp.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plant. Academic Press, London. U.K.
- Hastings, A. 1980. Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology* 18:363–373.
- Hernández-González, O., and O., Briones. 2007. Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *American Journal of Botany* 94, 8:1344-1351.
- Hill, M.O. and Gauch, Jr. 1980. Detrended Correspondence analysis as improved ordination techniques. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell Science, New York.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2002. Síntesis geográfica del estado de San Luis Potosí. 2da. Edición. Secretaría de Planeación y Presupuesto, México.
- Jordano, P., F., Pulido, J., Arroyo, J., García-Castaño y P. García-Fayos. 2004. Procesos de limitación geográfica. En: Valladares., F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S.A., Madrid. pp. 229-248.
- Jurado, E., and Flores J. 2005. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? *Journal of Vegetation Science* 16: 559–564.
- Kent, M.; P., Coker. 1992. *Vegetation description and analysis: a practical approach*. Belhaven Press, London. 363 pp.
- Kitzberger, T., Steinaker D.F., and T.T., Veblen. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in Northern Patagonia. *Ecology* 81:1914–1924.
- Leishman, M.R. 1999. How well do plant traits correlate with establishment ability? Evidence from a study of 16 calcareous grassland species. *New Phytology* 141:487-496.
- Lortie, C.J.; R.W., Brooker; P., Choler; Z., Kikvidze; R., Michalet; F.I., Pugnaire. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433–438.
- Lüttge, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals Botany-London* 93: 629-652.
- Luzuriaga, A.L., A., Escudero, and J., Loidi. 2005. Regenerative role of seed banks following and intense soil disturbance. *Acta Oecologica* 27: 57–66.
- Mandujano, M.C., J. Golubov, and C.Montaña. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 36: 259–266.
- Mandujano, C.M., A., Flores-Martínez, J., Golubov and E., Ezcurra. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant species and bare areas. *The Southwestern Naturalist* 47 (2):162-168.

- Martínez-Berdeja, A.T. Varverde. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanisms behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments* 72: 1766-1774.
- Miquelajauregui, Y. and T.Valverde. 2010. Survival and early growth of two congeneric cacti differ in their level rarity. *Journal of Arid Environments* 1-8.
- Moro, M.J.; F.I. Pugnaire; P Haase and J. Puigdefábregas. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understory in a semiarid environment. *Functional ecology* 11:425-431.
- Morrone, J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 76(2):207-252.
- Neilson, R.P. 1986. High resolution climatic analysis and southwest biogeography. *Science*. 232:27-33.
- Nobel, P.S., and T.L., Hartsock. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation nocturnal acid accumulation and CO² uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 71:71:75.
- Nobel, P.S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press. New York, USA.
- Nobel, P.S., M.E., Loik and W., Meyer. 1991. Microhabitat and diel tissue acidity changes for two sympatric cactus species differing in growth habit. *Journal of Ecology* 79:167-182.
- Orozco-Segovia, A., J. Márquez-Guzmán, M.E. Sánchez-Coronado, A. Gamboa de Buen, J.M. Baskin, and C.C. Baskin. 2007. Seed anatomy and water uptake in relation to seed dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). *Annals of Botany* 99: 581-592.
- Olvera-Carrillo, Y., J. Márquez-Guzmán, V.L. Barradas, M.E. Sánchez-Coronado, and A. Orozco-Segovia. 2003. Germination of the hard seeds of *Opuntia tomentosa* S. D., a cactus from the Mexico Valley. *Journal of Arid Environments* 55: 29-42.
- Osmond, C.D. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of sun and shade plants. In: Baker NR, Bowyer J.R. (eds) *Photoinhibition of photosynthesis. From molecular mechanisms to the field*. BIOS, Oxford, pp 1-24.
- Poorter, H. and E. Garnier. 1999. Ecological significance of relative growth rate and its components. In "Handbook of functional plant ecology". (Eds. F.I. Pugnaire, F. Valladares) 81-120 pp. (Marcel Dekker: New York).
- Pugnaire, F.I.; P. Haase and J. Puigdefábregas. 1996a. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77, 5:1420-1426.
- Reader, R.J. 1991. Relationship between seedling emergence and species frequency on a gradient of ground cover density in an abandoned pasture. *Canadian Journal of Botany* 69: 1397-1401.
- Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre, and A. Valiente-Banuet. 2005. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments* 64: 549-585.

- Rojas–Aréchiga, M., and C. Vázquez–Yañes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44: 85–104.
- Romo-Campos, L.; J.L., Flores-Flores; J. Flores y G. Álvarez-Fuentes. Seed germination of *Opuntia* species from an aridity gradient in Central Mexico. *Journal of Professional Association for Cactus Development* 12:181-198.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F. 431 pp.
- Smith, S.D., and R.S. Nowak. 1990. Ecophysiology of plants in the Intermountain lowlands. Pages 179–241 *In*: C. B. Osmond, L. F. Pitelka, and G. M. Hidy, editors. *Ecological studies*. Volume 80. Plant biology of the basin and range. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.
- Smith, R.L., and T.M. Smith. 2001. *Ecología*. Cuarta edición. Addison Wesley, España. 304-351 pp.
- Tielbörger, K. 1997. Effect of shrubs on population dynamics of annual plants in a sandy desert ecosystem. Dissertation. Ludwig-Maximilians Universität, Munich, Germany.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Tirado, R. and F.I. Pugnaire. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia*, 136, 296–301.
- Valiente-Banuet, A.; F. Vite and J.A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2, 11–14.
- Valiente-Banuet A, and E., Ezcurra. (1991). Shade as cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79, 961-971.
- Venable, D.L., and J.S. Brown. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131: 360–384.
- Wang, B.C., and T.B., Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology. Evol.* 17: 379–385.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-23.
- Wiens, J.A. 1984. On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. *In*: Strong, D.R., D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (eds.) Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA 439-457 pp.
- Wilson, J.B., J.B. Steel, J.E. Newman and W.M. King. 2000. Quantitative aspects of community structure examined in semi-arid grassland. *Journal of Ecology* 88:749-756.
- Whittaker, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biology Review* 49:207-264.
- Whittaker, R.H. 1970. *Communities and ecosystems*. The Macmillan Company. New York, USA. 158 p.

- Yeaton , R.I.1978. Acyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 65: 651-656.
- Yeaton, R.I., and A., Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri-Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan Desert, Mexico.
- Zagt, R.T. y M.J.A. Werger. 1977. Community structure and demography of primary species in tropicalrain forest. 21-38. En Zagt, R.J. (eds.) Tree demography in the tropical rain forest in Guyana. Troprenbos-Guyana series 3. Troprenbos-Guyana Program, Georgetown.

Capítulo I

Análisis multivariable de la vegetación de un gradiente ambiental del Altiplano

Mexicano

Resumen

En este trabajo se analizan aspectos de la estructura poblacional: densidad, patrón de distribución por clases de dominancia y el patrón de distribución espacial de especies, en cinco sitios ubicados a lo largo de un gradiente climático en el Altiplano Mexicano. Dos sitios se localizan en la región más extrema del gradiente, La Mesa, en Lagos de Moreno, Jal., y Santiago en Villa de Arriaga, San Luis Potosí, con años muy secos ó muy húmedos. El sitio opuesto a los anteriores es Jalostotitlán, Jalisco, con mayor humedad y menor variación climática. En la parte intermedia del gradiente se localizaron los sitios, El Ojuelo y Las Huertitas, en Lagos de Moreno, Jal., estos son colindantes entre sí y tienen diferente tiempo de barbecho. Se muestrearon 30 parcelas de 20 m x 20 m (seis por sitio), subdivididas en parcelas de 10 x 10 m, que en total sumaron 1.2 ha.

En cada sitio se hizo un inventario de especies y se midió la cobertura por especie y por manchón. Se cuantificaron variables como la densidad y diversidad alfa (Shannon-Weaver) por sitios y diversidad beta (coeficiente de comunidad de Sørensen) entre sitios. Para conocer la estructura de las poblaciones de las especies que moldean la sucesión, se usó la escala de clases abundancia-dominancia de Braun-Blanquet. Las clases fueron formadas utilizando la cobertura como medida de dominancia y tamaño (edad). Se analizaron datos de 48 años de estaciones cercanas a los sitios. Los patrones de la variación espacial de las especies en cada sitio y a nivel de gradiente fueron evaluados con mediante el DCA (análisis de correspondencia rectificado) ó PCA (análisis de componentes principales).

Para conocer el estadio serial en que se encuentran las comunidades se construyeron histogramas de abundancia-dominancia por sitio. El predominio de las especies indicó el orden de su incorporación en las comunidades. Las especies tempranas evidenciaron distribución en forma de campana con patrones de establecimiento aleatorio. Las especies tardías como *O. lasiacantha* y *O. streptacantha*, mostraron estructura de tamaños en forma de “J” invertida con alta incorporación de plántulas. La ordenación de especies y sitios en el gradiente permitió de manera indirecta inferir un gradiente de humedad con dos zonas, la primera con mayor humedad formada por los sitios Jalostotitlán, El Ojuelo y Las Huertitas. Además, en El Ojuelo, se encontraron especies de la selva baja mezcladas con el matorral xerófilo, por lo que podría tratarse de un ecotono. La segunda zona más seca está integrada por los sitios La Mesa y Santiago. Con la diversidad beta también se distinguieron dos comunidades: la primera formada por los tres primeros sitios (El Ojuelo, Las Huertitas y Jalostotitlán), con alta semejanza en la riqueza de especies. La segunda: integrada por los sitios La Mesa y Santiago semejantes entre sí. Las curvas de rango-abundancia por sitio revelaron que Jalostotitlán y El Ojuelo se encuentran en la fase madura, mientras que Las Huertitas, La Mesa y Santiago están en la fase temprana.

En general se concluye que la zona está constituida por los sitios con mayor humedad (Jalostotitlán y El Ojuelo); en éstas los cambios estructurales están sujetos a factores no-equilibrio, este último evidenciado en la incorporación aleatoria y la variabilidad climática. Sin embargo, presentan una distribución más homogénea con respecto al número de individuos por especie, debido a la alta disponibilidad de recursos es un factor clave para mantener la diversidad alta, lo que se refleja en la madurez de ambas comunidades.

En Las Huertitas, La Mesa y Santiago, Las diferencias en la estructura de las poblaciones están relacionadas a las variaciones climáticas, la incorporación esporádica. Sin

embargo, se encontraron con distribución con mayor heterogeneidad debido a que tienen menores recursos, pocas especies mantienen la dominancia y baja la diversidad. Estas comunidades están en las etapas tempranas. Se demostró falta de incorporación de plántulas en las especies pioneras e intermedias, lo que podría poner en peligro las interacciones de facilitación entre estas especies y las de la estadio serial sucesional siguiente (tardías) y como consecuencia el proceso sucesional de la región. A escala regional, la variación en el reemplazo de especies en el gradiente se observó con mayor claridad en el análisis de ordenación, donde se muestra que la abundancia de especies difiere entre los sitios extremos, lo que corrobora que la humedad es el factor principal de variación entre las comunidades.

Palabras clave: Sucesión, zonación, análisis de gradiente, diversidad, Altiplano.

Introducción

Las comunidades vegetales están formadas por poblaciones de especies de plantas que crecen juntas (Kent y Coker, 1992). Smith y Smith (2001) definen a la comunidad vegetal como una colección de organismos que interactúan directa e indirectamente. Este es un concepto abstracto ya que los límites de tal entidad biológica generalmente no están claramente determinados. Lo más pertinente es definir a la comunidad como un conjunto de especies que convergen en zonas donde se mezclan sus poblaciones de dichas especies (Crawley, 1986).

En la búsqueda de la estructura de las comunidades el desacuerdo principal es acerca de la existencia de las comunidades. Esta inquietud condujo a una polémica importante entre

los ecólogos a principios del siglo XX. El debate comenzó con Clements (1916), quien argumentó que las comunidades son entidades bióticas discretas, ensamblajes repetibles de especies que están fuertemente integradas al funcionamiento de la comunidad como un todo, a manera de un súper organismo (comunidad vegetal) el cual no funciona adecuadamente si una de las partes que lo constituye no se encuentra presente. Un punto de vista diferente al de Clements, fue el de Gleason (1926). Este autor sostuvo que las especies que conforman a las unidades vegetales responden individualmente a las variaciones de los factores ambientales, y como esos factores varían continuamente en el espacio y tiempo, así lo hacen también las especies y su abundancia. Como resultado de ello, la combinación de especies que encontramos en una región determinada es una combinación única, la cual es considerada como un concepto individualista. En su concepción la relación entre especies que coexisten es el resultado de similitudes en sus requerimientos óptimos y tolerancias, y no de interacciones entre especies o de una historia evolutiva común. En todo caso, esta controversia en torno a la existencia o no de las comunidades está relacionada con las herramientas metodológicas y cuantitativas para evidenciar su existencia.

Whittaker (1967), menciona en su teoría de gradientes que las poblaciones no forman una unidad concreta de vegetación, sino que varían y cambian en forma continua a través gradientes ambientales, lo que permite observar zonas de traslape en la distribución de las especies, aunque sus puntos de dominancia no coincidan. Esta variación se verá reflejada en la composición y estructura de las comunidades biológicas, de tal manera que los sitios más alejados geográficamente y con mayor diferencia en las condiciones ambientales serán más desemejantes en su composición de especies.

Actualmente, la mayoría de los ecólogos están de acuerdo en la existencia de las comunidades de plantas como unidades que se repiten en el mismo espacio; de algún modo

este punto de vista conecta ambas posiciones extremas (Kent y Coker, 1992), aceptando el concepto individualista, en el que las especies evolucionan bajo mecanismos de selección natural, y las comunidades pueden agruparse al azar. También admiten que los atributos de la estructura y función de las comunidades emergen de interacciones entre las especies que la integran y entre éstas con su medio abiótico.

La visión moderna y más realista de las comunidades vegetales es la teoría de la unidad de comunidades y la idea de que la vegetación de una región particular se distribuye como un mosaico (Whittaker y Levin, 1977). Este nuevo paradigma reconoce a los sistemas naturales como abiertos y no cerrados, donde puede haber más de un estado de equilibrio o estabilidad y son muy importantes las discontinuidades o fragmentos provocados por disturbios (Lortie *et al.*, 2004).

En una población vegetal las edades, el tamaño de los individuos y los patrones de dispersión se distribuyen de manera diferencial en el tiempo y en el espacio (Barbour, *et al.*, 1998). Dansereau (1957) define la estructura vegetal como la organización espacial de individuos que forman tipos de asociaciones particulares, reconocibles por su apariencia o fisonomía y sometidas a cambios graduales a través del tiempo. Según Kershaw y Looney (1985) los componentes en la estructura de la vegetación son: a) densidad: número de individuos por unidad de área, b) distribución (desempeño) de los individuos de acuerdo a su edad, tamaño, o cualquier otro carácter fenotípico, y c) dispersión o patrones de distribución espacial.

El análisis de gradientes se enfoca al estudio de los patrones espaciales de la vegetación en tres niveles: 1) factores ambientales, 2) poblaciones de especies y 3) características de las comunidades. La estructura de las poblaciones se mide a través de la densidad y coberturas individuales de las especies. La distribución de las especies es en un

continuo de curvas de abundancia en forma de campana, las cuales presentan un pico de frecuencia máxima y disminuye gradualmente hacia sus límites de tolerancia. Los patrones de cambios en la dominancia y diversidad de las especies sobre el gradiente, se interpretan como diferencias en las adaptaciones a los cambios ambientales, por ejemplo la humedad (Whittaker, 1967).

La estructura por edades (tamaños) de cada especie, refleja oportunidades pasadas de establecimiento de nuevos organismos y los riesgos de mortalidad a que fue expuesto cada evento de establecimiento fue expuesto (Crawley, 1986). El desempeño estructural de edades (tamaños) es una expresión de las oportunidades de crecimiento alcanzado por los miembros de la población en el transcurso de su desarrollo. Se cuantifica en términos de biomasa, tamaño (altura, cobertura o área basal).

La estructura por edades de las plantas correlaciona cualquier aspecto del desempeño estructural con la edad (tiempo cronológico a partir de la germinación de la semilla, hasta la senescencia del individuo adulto). Una aproximación a la estructura por edades es la distribución por clases o estadios seriales de crecimiento alcanzado por los individuos a través de la sucesión. Se puede conocer por la construcción de histogramas de rango-dominancia. La interpretación se da en términos de la forma del histograma de tamaños relacionándola con el estado sucesional que representan. Poblaciones frecuentes en la comunidad y altamente competitivas, con gran número individuos en las clases juveniles, por tanto con alto establecimiento, tienen distribución en forma de “J” invertida. Las especies con distribución en forma de campana son consideradas estables (el establecimiento y muertes mantiene la mayor abundancia en las clases de edad intermedias) y son indicativas de especies de estadios seriales iniciales e intermedios de la sucesión. Las especies con gran proporción de individuos de edades avanzadas (tamaños grandes), presentan distribución en forma de “J”; son

indicadoras de estadios seriales tardíos de la sucesión. Además, la distribución puede mostrarse truncada hacia la derecha, izquierda o en ambas direcciones, debido a algún evento endógeno o exógeno a la población que conduce a la carencia de algunas clases de edad, lo que puede repercutir en la trayectoria de la población (Odum, 1972).

Sin embargo, en la construcción de las curvas de distribución debe considerarse el mismo criterio para poder comparar poblaciones de especies en diferentes sitios. Una opción es usar una escala única. Las escalas divididas en intervalos de clases facilitan las evaluaciones. La escala abundancia-dominancia de Braun-Blanquet (1979) por clases de cobertura, es una opción y tiene una base biológica, para conocer y comparar la distribución de los tamaños de individuos en las poblaciones.

Las diferencias entre comunidades (diversidad beta) son más evidentes cuando se abordan áreas de estudio grandes, ya que las condiciones son más contrastantes en el tipo de clima, la elevación, la exposición, entre otros, y se forman gradientes ambientales. Con estas variaciones también cambia la estructura espacial y temporal de las poblaciones creando zonas (Smith y Smith, 2001), que difieren en abundancia y diversidad de especies. La diversidad alfa se evalúa dentro de la misma comunidad mientras que entre comunidades se hace a través de la diversidad beta, esta última se puede calcular con el coeficiente de comunidad de Sørensen (Smith y Smith, 2001).

La abundancia de las especies es un atributo esencial para inferir las reglas de ensamblaje entre ella en una comunidad. Se sustenta en que las especies interactúan entre sí, lo que provoca la disminución o el incremento en su abundancia y diferencias en su estructura (Wilson *et al.*, 2000). El concepto de nicho ecológico se define por la identidad de las especies y las interacciones entre ellas (Pickett, 1989). Este concepto puede explicar parcialmente la abundancia de las especies; establece que dentro de la heterogeneidad ambiental existe un

ámbito óptimo en el que los individuos de la especie pueden sobrevivir, crecer y reproducirse (Odum, 1972; Smith y Smith, 2001). El nicho fundamental es aquel donde el organismo no tiene competidores y puede hacer uso de todos los recursos que necesite. La competencia a menudo restringe el uso de recursos y entonces se establece el nicho realizado (Hutchinson, 1978), sin embargo, actualmente se propone integrar a las interacciones de facilitación como un mecanismo importante en la definición del nicho realizado (Bruno *et al.*, 2003).

La evolución de las comunidades se puede medir a través de las trayectorias sucesionales, que describen cambios en la composición de especies en una comunidad a través del tiempo y el espacio, lo que conlleva a modificaciones en la distribución y abundancia de las mismas (Walker y del Moral, 2006). La distinción entre el efecto espacial y temporal en el cambio de especies y su abundancia es crucial para distinguir zonación de sucesión; a su vez también es crucial esto para el empleo del enfoque del reemplazo del espacio por el tiempo (crono-secuencia) en el estudio de la sucesión. Una forma sencilla de inferir el estado sucesional de las comunidades es a través de las curvas rango-abundancia, que analizan la distribución de las abundancias entre las diferentes formas de vida o especies para inferir el estado de sucesión en cada sitio (Whittaker, 1970). Una ventaja de este método es que contrasta patrones de riqueza y es un método aceptable para describir los cambios de estructura a través del tiempo (sucesión). Se basa en la uniformidad o equidad en la abundancia de especies como medida de semejanza. La uniformidad alta implica que muchas especies son abundantes y que los recursos disponibles se reparten más uniformemente, que hay más competencia o que los nichos realizados son más estrechos. Las curvas con pendiente suave, tipo “vara rota”, implican que hay una igualdad o uniformidad en la abundancia relativa de las especies. Las curvas con caída fuerte o brusca (geométricas), son características de comunidades que tienen alta dominancia en pocas especies (Magurran, 2004).

La sucesión describe los cambios de una comunidad en el tiempo y la zonación los cambios espaciales debidos a variaciones en las condiciones ambientales. Estas variaciones son comunes en todos los ecosistemas y se van acentuando conforme aumenta la altitud o distancia entre comunidades (Smith y Smith, 2001). Durante la sucesión, cada especie modifica su entorno, de tal modo que ya no hay condiciones para que se reemplacen a sí mismas, sino que crean condiciones para el ingreso posterior de especies más aptas (MacArthur y Connell, 1966; Yeaton, 1978). Éste es un proceso de reacción, también llamado “facilitación”, que es un mecanismo por el cual las especies intermedias y tardías pueden incorporarse a la comunidad (Connell y Slatyer, 1977). Debido a que la disponibilidad de recursos cambia durante la sucesión, también se modifica el patrón de competencia (interacción negativa entre especies que utilizan los mismos recursos de disponibilidad limitada), en la fase inicial o intermedia las especies tempranas o pioneras luchan por espacio y recursos del suelo, mientras que en las etapas avanzadas del desarrollo de una comunidad, el factor principal en conflicto es la luz (Huston y DeAngelis, 1994).

La sucesión no necesariamente finaliza en una comunidad estable o clímax climático como lo postuló Clements (1916), ya que los disturbios (cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que altera el ecosistema) pueden alterar la abundancia y la estructura de las especies (Pickett y White, 1985; Walker y del Moral, 2006). En la sucesión secundaria, los disturbios crean áreas sin vegetación con distribución espacial variable, lo que permite que en la misma comunidad existan áreas en diferentes estadios seriales de desarrollo.

Los disturbios son procesos generadores de estados de no-equilibrio (Warming, 1895), que frecuentemente pueden originar áreas sin vegetación a las que eventualmente pueden llegar plantas para establecerse, o re-establecerse las que ya están en el lugar (Weins, 1984), siempre y cuando no suceda otro disturbio. En estas condiciones los disturbios actúan como

filtros ambientales o pueden modificar otros filtros (Keddy, 1992), lo que evitaría que se llegara a la fase donde las especies deben competir y pasar a la etapa de reacción y luego a la de estabilización, comportándose como comunidades sucesionales o perturbadas (May, 1984).

El clima es el principal factor que regula los procesos de no-equilibrio en las comunidades. Varía a diferentes escalas e influye de manera determinante sobre los seres vivos y de manera particular sobre las plantas (Neilson, 1986). Los extremos de un gradiente climático constituyen estados de equilibrio y de no-equilibrio sobrepuestos (Warming, 1895), sin embargo, el predominio de uno u otro estado, está determinada por la frecuencia e intensidad de los disturbios o la resistencia de la comunidad a los mismos.

Un patrón de perturbación crónica en los manchones de vegetación (*sensu* Horn, 1976), puede propiciar un comportamiento cíclico (Watt, 1947), o de muchas rutas de reemplazo de especies en una comunidad. El patrón de reemplazo puede darse con especies de la fase tardía, en cuyo caso se trataría de un clímax cíclico, pero cabe también la posibilidad que sea con las de la fase temprana o intermedia a manera de un clímax sucesional o multiestadios (Sutherland, 1974). Los cambios repentinos pueden ocurrir de manera esporádica en respuesta a pulsos aleatorios de los factores del medio, como eventos climáticos que favorezcan episodios de establecimiento o muertes extraordinarios de plantas (Zedler, 1981).

Las comunidades vegetales analizadas en el contexto de gradientes ambientales son afectadas por gran cantidad de factores bióticos y abióticos, por lo que la información es de carácter multivariable. El propósito principal del análisis multivariable es considerar a los datos de especies como un todo, resumiéndolos y revelando su estructura subyacente (Gauch, 1982). Estos métodos pueden conceptualizarse bajo dos perspectivas, la de gradiente directo e indirecto (ordenación) y la de clasificación.

La ordenación es el arreglo de sitios o especies con relación a uno o más gradientes o ejes de variación abstractos (Whittaker, 1967). Su objetivo principal es acomodar las especies de tal manera que la distancia entre los puntos esté relacionada con la semejanza entre ellos, así como representar las relaciones entre las especies y las muestras (sitios) lo más fielmente posible, en un espacio de pocas dimensiones (Gauch, 1982).

El análisis de gradiente directo es utilizado para mostrar la variación de la vegetación en relación con factores ambientales, sin dejar de lado las interacciones entre especies. El análisis de gradiente indirecto es un conjunto de técnicas que se utilizan cuando no se cuenta con información de variables ambientales (Kent y Coker, 1992). Este último, examina la similitud o diferencia de la composición florística entre los sitios de un gradiente ambiental, por otra parte, sirve para inferir interacciones entre especies, reconociendo que éstas juegan un papel clave en la regulación de la composición de comunidades con un profundo impacto en la sucesión (Brooker, 2006). Hill y Gauch (1980), desarrollaron el análisis de correspondencia rectificado (DCA), que ha sido usado para estimar las tasas de sucesión (Hill, 1979), se basa en que los cambios florísticos pueden ser usados para comparar diferentes estados sucesionales. Este método de ordenación es importante porque sirve para diagnosticar la longitud de los gradientes analizados y decidir de este modo sobre el método a usar, si la longitud del gradiente es menor a tres desviaciones estándar es un gradiente parcial o lineal y se utiliza el análisis de componentes principales. Si la longitud es mayor a tres desviaciones estándar es unimodal (gradiente completo) y se utiliza el análisis de correspondencia rectificado (Jongman *et al.*, 1995).

Los métodos de clasificación buscan agrupar conjuntos de sitios semejantes en atributos o especies en unidades discretas (asociaciones) y separarlos de otros grupos (Barbour *et al.*, 1998). Su principal objetivo es agrupar un conjunto de sitios con base a sus atributos

(composición florística y/o variables ambientales), como presencia/ausencia y/o la abundancia, también se describen como análisis cluster (Kent y Coker, 1992). Actualmente la ordenación y la clasificación son análisis que se complementan (Kent y Ballard, 1988), ambos son técnicas de exploración y reducción de datos, generan hipótesis, que juntas ayudan a la interpretación de datos. Son técnicas cuantitativas que permiten analizar las comunidades como unidades continuas de respuesta de las especies a variables ambientales (explícitas o implícitas), es decir documentar el enfoque Gleasoniano, o bien identificar la existencia de unidades discretas de sitios afines en su composición y abundancia de especies (vision Clementsiana de comunidades).

Los objetivos de este trabajo fueron: 1.- Describir y analizar la estructura poblacional de especies y manchones para inferir las etapas de sucesión de la comunidad vegetal; así como explorar las interacciones de facilitación o competencia a nivel de sitio y gradiente. 2.- Describir y analizar patrones espaciales de distribución de la abundancia de especies en los niveles de sitio y gradiente.

Materiales y métodos

En la región Centro-Occidente de México, las condiciones climáticas y la altitud forman un gradiente climático en sentido noreste-suroeste. En esta son comunes las oscilaciones térmicas extremas particularmente en la región más extrema del gradiente en Villa de Arriaga, San Luis Potosí, con años muy secos o muy húmedos, con predominio de los secos, y con menor variación en Jalostotitlán, Jalisco. La amplitud altitudinal dentro del área de estudio va de los 1,772 a los 2,198 msnm. Con base en el reconocimiento previo, mediante recorridos de campo, fueron seleccionados cinco sitios (Fig. 1.1) con pastoreo, que tuvieron

actividades agrícolas con 20 y 50 años de barbecho (declarada por los propietarios). La descripción de los diversos tipos climáticos está basada en el Sistema Climático de Köppen modificado por García (1988). El matorral xerófilo es el principal tipo de vegetación en el gradiente (Rzedowski, 1978).



Figura 1.1. Mapa de localización de los sitios de estudio en el gradiente.

El primer sitio es de condiciones méxicas, está ubicado al suroeste del gradiente en Jalostotitlán, Jalisco (aprox. a 156 km de Guadalajara), ($21^{\circ}10'N$; $102^{\circ}28'W$). Los terrenos pertenecen al periodo terciario y están compuestos por rocas sedimentarias. El suelo predominante corresponde al Feozem háplico, son oscuros y ricos en materia orgánica, con poca profundidad y rocas abundantes (INEGI, 1981). El relieve está compuesto por lomeríos poco pronunciados con pendientes entre 10% y 25%. En este sitio el clima es $(Ca(w_0)(w)(e))$, cálido-templado sub-húmedo con lluvias en verano y oscilación térmica extrema ($-8.5^{\circ}C$ y $42^{\circ}C$, mínima más baja y máxima más alta, respectivamente; en el periodo de 1965 a 2009).

La temperatura media anual es de 17.9°C, con máxima y mínima de 37.4°C y -2.5°C, respectivamente. El régimen de lluvias se registra entre los meses de junio a octubre, contando con una precipitación de 703 mm.

El segundo sitio está en la parte media del gradiente en el predio El Ojuelo, en Lagos de Moreno, Jalisco (aprox. a 214 km de Guadalajara), (21°22'N; 101°49'W), con aproximadamente 20 años de barbecho (declarado por su dueño). El terreno pertenece a los periodos terciario y cuaternario, se compone principalmente de rocas ígneas. El tipo de suelo predominante es el Planosol eútrico, que son subsuelos ricos en nutrientes (INEGI, 1981). El relieve está compuesto de lomeríos suaves y valles con pendientes entre 5% y 25%. El clima es (Cb(w₀)(e)), templado sub-húmedo con lluvias en verano y oscilación térmica extrema (-7.5°C y 39°C, mínima más baja y máxima más alta, respectivamente; en el periodo de 1961 a 2009), el porcentaje de precipitación invernal es menor al 5%. El régimen de lluvias se registra entre los meses de junio a octubre, con precipitación de 615 mm. La temperatura media anual es de 17.4°C, con máxima de 37.4°C y mínima de -2.5°C, respectivamente. Contigua a esta área se eligió un tercer sitio llamado Las Huertitas (21°23'N; 101°49'W) con 50 años de barbecho (declarado por su propietario).

El cuarto sitio es La Mesa (21°35'N; 101°39'W), está localizado aproximadamente a 274 km de Guadalajara. Es de origen geológico del cuaternario y terciario compuesto de rocas sedimentarias e ígneas. El tipo de suelo predominante son los xerosoles, los cuales son característicos de zonas secas ó áridas, de color claro y pobres en materia orgánica. El relieve está compuesto de terrenos planos, alternando con lomeríos suaves con pendientes de 5% a 10%. El clima es seco semiárido cálido (BS₁hw(e)), con lluvias en verano y oscilación térmica extrema (-12°C, 41°C, mínima más baja y máxima más alta, respectivamente; en el periodo de 1961 a 2009), el porcentaje de precipitación invernal es menor al 5%. La temperatura media

anual es de 15.7°C, con máxima de 33.2°C y mínima de -4.8°C. El régimen de lluvias se registra entre los meses de junio a octubre, contando con una precipitación de 590.4 mm, (INEGI, 1981).

El quinto y último sitio localizado en el extremo xérico, es Santiago localizado al noreste, en el municipio de Villa de Arriaga, San Luis Potosí (21°55' N; 101°23' W), está localizado aproximadamente a 374 km de Guadalajara. El origen geológico es del cuaternario y terciario compuesto de rocas ígneas extrusivas. El relieve está compuesto por terrenos planos alternados con lomeríos suaves, con pendientes de 5% a 10%. El tipo de suelo predominante es el xerosol ya descrito en el anterior sitio. El clima es semiseco templado (BS₁kw(e)) con lluvias en verano y oscilación térmica extrema (1.8°C, 29.3°C, mínima más baja y máxima más alta, respectivamente; en el periodo de 1961 a 2006); con porcentaje de precipitación invernal menor al 5% y verano cálido. La precipitación pluvial promedio anual es de 387 mm. El régimen de lluvias se registra entre los meses de julio a octubre. La temperatura media anual es de 12.5°C, con máxima y mínima de 24.7°C y 7.5°C, respectivamente (INEGI, 2002).

Se analizó el patrón de variación climática histórica por sitio. Las variables evaluadas fueron: la temperatura máxima, la temperatura mínima y la precipitación. Los datos fueron proporcionados por la Comisión Nacional del Agua en Jalisco y San Luis Potosí, obtenidos de estaciones climáticas cercanas a los sitios de estudio. El periodo estudiado fue de 1961 al 2009 y los datos faltantes fueron reemplazados por la media mensual histórica (Cuadro 1). Con los datos se construyeron gráficas de isolíneas para cada variable, de acuerdo a lo propuesto por Neilson (1986), buscando detectar tendencias históricas de variabilidad climática para relacionarlas con patrones estructurales en las comunidades vegetales estudiadas. Estos gráficos se elaboraron con el software estadístico MINITAB, versión 14. La descripción de los

diversos tipos climáticos está basada en el Sistema Climático de Köppen modificado por García (1988).

Cuadro 1.1. Registro histórico promedio y anual (2009) de precipitación (P, mm) y temperatura (T, °C). Datos de estaciones climáticas cercanas a los sitios de estudio del gradiente estudiado. (CNA, datos inéditos).

Estación	Altitud (msnm)	Latitud; longitud	Registro		Ciclo 2009	
			P	T	P	T
Jalostotitlán, Jal.	1,772	21°10'N; 102°28'O	689.3	18.4	584.2	18.3
Lagos de Moreno, Jal.	2,165	21°21' N, 101°55'O	615	18	453.4	16.9
Ojuelos, Jal.	2,270	21°52' N, 101°35'O	592	15.7	593	15
Santiago, Villa de Arriaga, S.L.P.	2,363	21°44' N; 101°09' O	387.2	12.5	584.2	18.4

En Jalostotitlán los géneros más comunes de leñosas y suculentas son: *Acacia*, *Eysenhardtia*, *Mimosa*, *Forestiera* y *Opuntia*. En El Ojuelo y Las Huertitas son: *Acacia*, *Eysenhardtia*, *Mimosa*, *Forestiera*, *Bursera* y *Opuntia*. En La Mesa y Santiago son: *Acacia*, *Opuntia*, *Agave* y *Yucca*. En la Fig. 1.2, se presenta un perfil de la ubicación de los sitios en el gradiente, el eje de las y cada centímetro corresponde a 100 msnm (metros sobre el nivel del mar); en el eje de las x, cada dos centímetros corresponden a 40 Km (kilómetros).

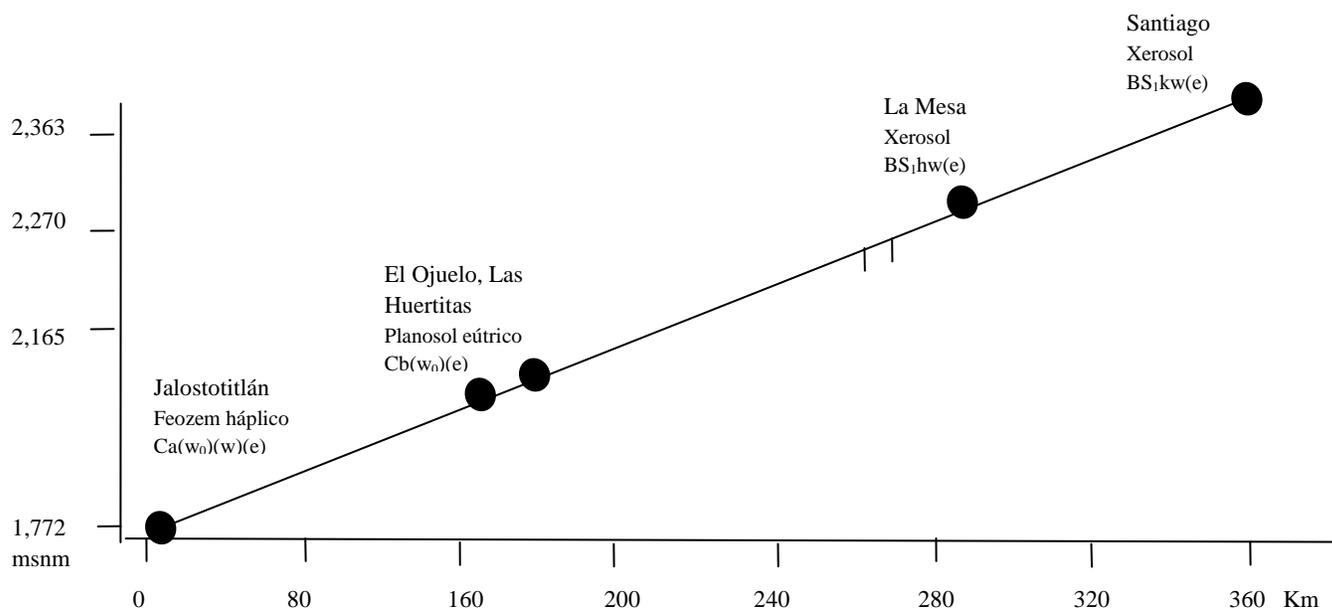


Figura 1.2. Perfil de características ambientales de los sitios en el gradiente de estudio.

Se muestrearon las especies leñosas, suculentas y sufrútice ó subarbusto (planta lignificada en la base del tallo, en cada sitio. Se usaron seis parcelas de 400 m² (20 x 20 m) cada una, con 4 sub-parcelas de 10 x 10 m anidadas. También se colectaron ejemplares de herbáceas, arbustivas y arbóreas para su identificación taxonómica. La escala de sub-cuadros se usó para hacer comparaciones entre localidades. En todos los sitios se procuró que las parcelas tuvieron pendiente entre 5% y 10% a excepción del sitio El Ojuelo donde fue de 25%. En este último los muestreos incluyeron dos exposiciones, por lo que el análisis se dividió por ladera de exposición norte y sur.

A las especies leñosas y suculentas se les midió la longitud de sus dos ejes perpendiculares para estimar la proyección horizontal de su dosel. La cobertura aérea se determinó de acuerdo a la fórmula del área de la elipse.

Para conocer la estructura de tamaños de las especies se utilizó la cobertura como medida de dominancia por manchón y por especie. Los datos se obtuvieron teniendo en cuenta

como unidad de trabajo el manchón, Archer (1990). Un manchón se refiere aquí a los fragmentos de vegetación distinta a una fase dominante de hierbas o pastos. Está formada por individuos de una o más especies y es la unidad en la que ocurre el proceso de invasión de arbustos mediante los mecanismos de facilitación y competencia. En este trabajo se consideró un manchón cuando los doseles de dos o más individuos de la misma o distinta especie están en contacto o se traslapan en algún grado. Además, los individuos aislados fueron considerados como la etapa más simple e inicial de un manchón. La escala de manchones se usó para hacer el análisis de estructura dentro de localidades.

Para conocer el predominio por la abundancia de las especies por sitio y comparar entre ellos, se totalizaron las coberturas por sub-cuadros y se procedió a su análisis de ordenación.

La distribución de tamaños (edades) de las especies son indicadores de la fase sucesional que ocupa la especie. Para ello se construyeron clases de tamaño siguiendo la escala propuesta por Braun-Blanquet (1979) para cobertura. Con esto se busca aplicar un solo criterio para todos los sitios y poder comparar los resultados. Para cada especie y sitio se encontró el individuo mayor, para usarlo como el 100%. Con base en este valor se encontraron los límites de cada clase de tamaño, como sigue. (1): 0 a 0.1%; (2): 0.101 a 1.01%; (3): 1.02 a 5%; (4): 5.01 a 25%; (5): 25.01 a 50%; (6): 50.01 a 75% y (7): >75%. Estos tamaños están relativizados para el tamaño máximo observado en la especie para cada sitio. Una vez contados los individuos por clase de tamaño, se elaboraron los histogramas respectivos.

La interpretación de la forma de los histogramas de tamaños se realizó de la siguiente manera: leptocurtica, posee una clase con abundancia en forma de pico, la mayoría de los valores se concentran en un pico o clase central; platicurtica, es más aplanada que la respectiva distribución de campana y los valores se concentran en todas clases, tendiendo a la

distribución uniforme (Steel y Torrie, 1980). Un histograma en forma de “J” invertida, indica un evento de establecimiento reciente por lo que (si hubo un disturbio reciente) las especies son pioneras o tempranas de la sucesión, con una gran cantidad de individuos de tamaños pequeños, se consideran como altamente competitivas por el espacio abierto o dentro de manchones con pocas especies y tolerantes al estrés; podrán actuar como facilitadoras de especies intermedias o tardías de la sucesión secundaria. Las especies con histograma simétrico o en forma de campana, es decir, con predominio de tamaños intermedios pero con individuos chicos y grandes bien representados, son consideradas poblaciones estables, con establecimiento y mortalidad en equilibrio. Mientras que la distribución en forma de “J”, corresponde a especies con gran proporción de individuos de edades avanzadas (tamaños grandes); es decir, que no han tenido establecimiento reciente. Esto puede ser indicativo de un evento de establecimiento vinculado a algún evento climático propicio o un disturbio que favoreció un pulso de establecimiento de plántulas (Odum, 1972). La distribución puede mostrarse truncada hacia la derecha, izquierda o en ambas direcciones, lo que indicaría que por algún evento endógeno o exógeno (disturbio) la población carece de algunas clases de edad, lo que repercute en la trayectoria y estructura de la población.

La información de la comunidad se sintetizó mediante matrices con la cobertura de las especies por sitio, donde las filas estaban integradas por manchón ó sub-cuadro y las columnas por las especies. El énfasis del análisis de ordenación a nivel de manchón fue dirigido a identificar interacciones de facilitación y competencia, las matrices por sitio se formaron con la cobertura de los manchones con asociación entre dos o más especies. Las especies con menos del 3% de la cobertura total fueron excluidas del análisis para disminuir su efecto extremo y las especies con cobertura entre 5% y 3% del total fueron declaradas como suplementarias en el programa CANOCO. La ordenación de los cinco sitios en el gradiente se

realizó utilizando como atributo la cobertura de las especies por sub-parcela de 10 m x 10 m, es decir analizando en total 120 sub-parcelas. En todos los sitios se procuró que las parcelas tuvieran pendiente entre 5% y 10%, con excepción del sitio El Ojuelo donde fue de 25%. En este último los muestreos incluyeron dos exposiciones, por lo que el análisis se dividió por ladera de exposición norte y sur.

El análisis de ordenación se realizó con el software CANOCO (ter Braak, 1987; 1990). Para conocer la longitud del gradiente con el análisis de correspondencia rectificado (DCA, por sus siglas en inglés para “Detrended Correspondence Analysis”). El criterio para decidir si el muestreo abarca o no un gradiente directo o indirecto (unimodal) fue definido por ter Braak y Prentice (1988), si la longitud del primer eje de DCA es de 3 desviaciones estándar o menor, lo indicado es suponer un gradiente lineal y se aplica el análisis de componentes principales (PCA). Si la longitud del eje uno en el DCA es mayor a 3 desviaciones estándar, se supone que se tiene un gradiente completo (unimodal), en este caso se aplica el mismo DCA o bien el AC (análisis de correspondencia).

La interpretación del gráfico de ordenación en DCA se realizó tomando en cuenta también el predominio (tamaño de dosel) de las especies en la formación de manchones como indicio de su incorporación a la comunidad en la sucesión secundaria, además se menciona el estadio serial a la que pertenecen y en el que se encontró su población interpretado como un reemplazo del tiempo por el espacio. Los centroides de las especies más cercanas del gráfico de ordenación de los dos primeros ejes de DCA, (relación entre doseles) se explicaron como interacciones positivas y las más distantes como interacciones de competencia. Para verificar lo anterior se realizó paralelamente una prueba de correlación de Pearson de las coberturas de las especies a escala de manchón. La interpretación del gráfico de ordenación en PCA se realizó tomando en cuenta el ángulo entre los vectores y su longitud. Procesos de facilitación

pueden dar lugar a correlación positiva entre pares de especies, se manifiesta en el gráfico por ángulos reducidos entre vectores de especies. De vectores con dirección opuesta o ángulos muy amplios (correlación negativa de sus coberturas) se infiere una relación competitiva.

Para analizar la diversidad dentro de los sitios se utilizó el índice de Shannon-Weaver (1949), que pondera en mayor grado la ocurrencia de las especies con baja abundancia, de manera que valores altos indican mayor diversidad. Para este análisis se utilizaron los datos por sitio de las 24 sub-parcelas.

$$H = -\sum (P_i) (\log P_i)$$

Donde: P_i es la abundancia proporcional de la i -ésima especie en la muestra.

Para conocer el grado de semejanza florística entre sitios del gradiente se utilizó el Coeficiente de Comunidad (CC) de Sørensen (1948), definido como sigue:

$$CC = 2a/b + c$$

Donde $S(s)$ = Coeficiente de similitud

a = número de especies comunes en ambas comunidades

b = número de especies de la comunidad 1

c = número de especies de la comunidad 2

En las comunidades vegetales es usual que haya pocas especies de abundancias escasas (raras) y dominantes; en cambio hay muchas de abundancia intermedia. Los patrones de diversidad - abundancia se pueden usar para inferir el grado de disturbio (Preston, 1948) y aquí lo relacionaré también con patrones sucesionales. Con esta perspectiva se construyeron curvas de rango-abundancia, utilizando la densidad relativa por especie, para inferir el estado de sucesión en cada sitio (Whittaker, 1970). Las especies se arreglaron por densidad en una secuencia de mayor a menor abundancia. Dependiendo del arreglo de las especies se puede conocer qué tan diversa es la comunidad. La interpretación se realizó de acuerdo a la forma de

la curva. Si la pendiente es suave, tipo vara rota, implica que hay una igualdad o equidad en la abundancia relativa de las especies, es decir no se observa un predominio de unas pocas especies y se interpreta como una comunidad en fase temprana o intermedia de la sucesión. Curvas con caída (pendiente) fuerte o brusca (geométricas), indican que las comunidades tienen alta dominancia en pocas especies (Magurran, 2004); se encuentran principalmente en comunidades con poca diversidad de especies o en los últimos estados de sucesión (el clímax). También se puede interpretar que la serie geométrica se presenta en situaciones donde uno (usualmente el clima) o unos pocos factores dominan la riqueza y abundancia de especies de la comunidad.

Resultados

Sitio Jalostotitlán, Jalisco.

Variabilidad climática histórica

Las isotermas de temperaturas máximas ($T_{m\acute{a}x}$) promedio evidencian una tendencia al incremento. De 1970 a 1973 y de 1977 a 1983, los meses más calurosos del año (abril a junio) tendieron a prolongarse hacia agosto y septiembre en el decenio de 1995 al 2005 (Fig. 1.3 a).

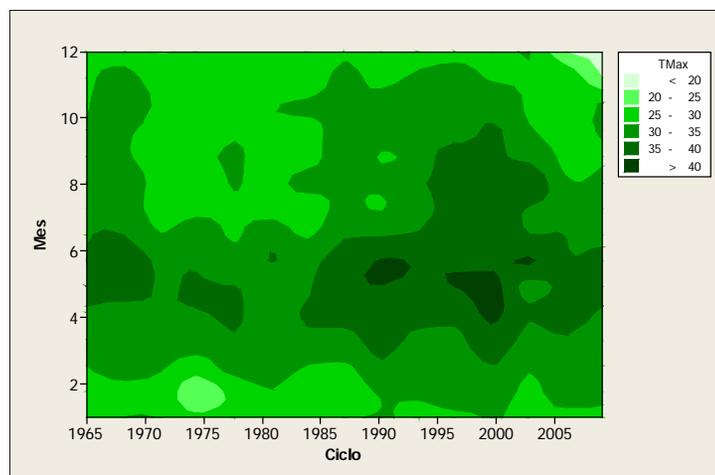


Figura 1.3 a. Isotermas de temperatura máxima (TMax) mensual promedio históricas en Jalostotitlán, Jalisco.

La temperatura mínima promedio también indicó una tendencia al aumento, sin embargo, con propensión a presentarse temperaturas bajas tempranas (desde septiembre). En el mes de enero de 1967 y de 2006 se presentó una mínima record de -8.2°C , en contraste con la media histórica para el mismo mes que es de -1.7°C . Las temperaturas mínimas de junio a septiembre tendieron a incrementarse desde el 2002 a la fecha (Fig. 1.3 b).

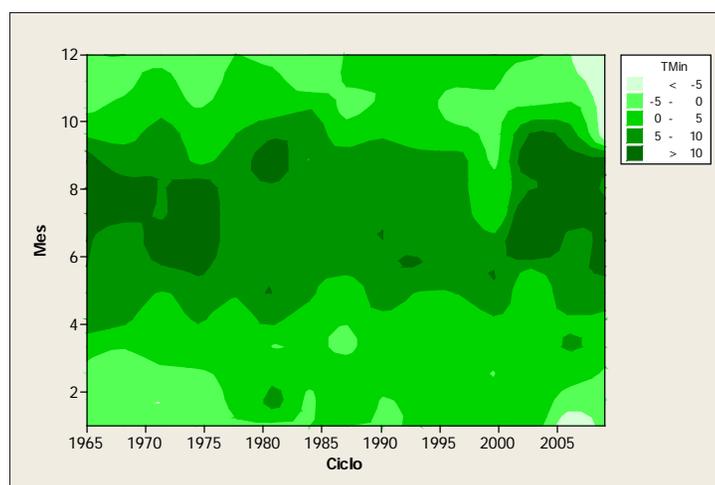


Figura 1.3 b. Isotermas de temperatura mínima (TMin) mensual promedio históricas en Jalostotitlán, Jalisco.

La estación lluviosa habitual va de junio a septiembre, pero con tendencia a concentrarse en los meses de junio y julio. La precipitación promedio mensual histórica indica una tendencia hacia la disminución de la precipitación e inicio más tardío de las lluvias significativas. Se observaron cuatro periodos con 27% más lluvia que el promedio mensual histórico (182 mm). En los periodos 1965-1973, 1975-1979, 1982-1976 y 1997-2004, cayeron entre 200 mm y 300 mm más que el promedio histórico. En julio de 1976 y en agosto de 1977, se presentaron dos eventos con lluvia extraordinaria 424 mm y 370 mm, respectivamente (Fig. 1.3 c).

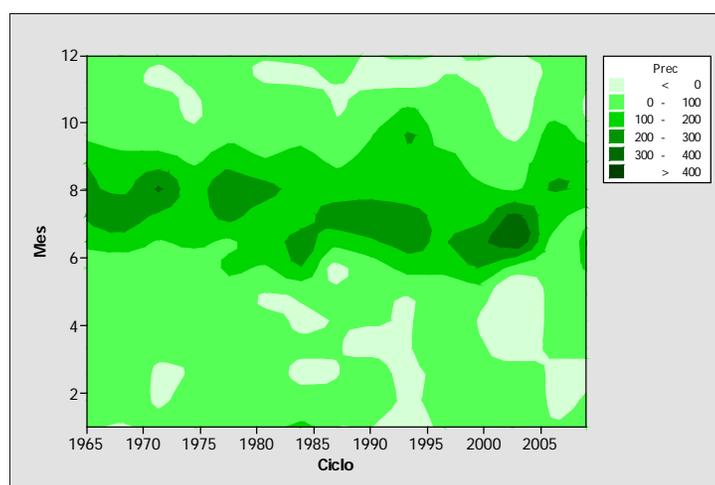


Figura 1.3 c. Isoyetas de precipitación (Prec) mensual promedio históricas en Jalostotitlán, Jalisco.

Estructura poblacional y composición de la comunidad vegetal

Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas por manchón

La densidad de individuos para este sitio fue de 14,644 individuos por hectárea, *Acacia farnesiana*, *Eysenhardtia polystachya* y *Mimosa monancistra* fueron las especies más abundantes (Cuadro 1.2). Si se suman los tamaños de doseles para cada subparcela (100 m²) se estima un 85.1±9.8% (media y error estándar) de cobertura de leñosas y suculentas en esta

comunidad. Esto indica el grado importante de invasión de leñosas y suculentas que tiene esta comunidad.

Cuadro 1.2. Lista de especies por grupo funcional (GF) y densidad promedio (individuos por ha \pm EE) en Jalostotitlán, Jalisco.

Especie / GF	Acrónimo	Densidad
Leñosas		
<i>Eupatorium odoratum</i>	Euod	222 \pm 55.8
<i>Acacia farnesiana</i>	Acfa	62 \pm 9.6
<i>Tagetes lunata</i>	Talu	60 \pm 33
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Eypo	57 \pm 7.2
<i>Mimosa monancistra</i>	Mimo	39 \pm 6
<i>Senecio heracleifolia</i>	Sehe	30 \pm 20
<i>Buddleja perfoliata</i>	Bupe	24 \pm 9.3
<i>Zaluzania augusta</i>	Zaau	19 \pm 9.3
<i>Verbesina sphaerocephalla</i>	Vesp	16 \pm 6.3
<i>Asterohyptis stellulata</i>	Asst	15 \pm 8.8
<i>Euphorbia dentata</i>	Eude	13 \pm 8.8
<i>Acacia schaffneri</i>	Acsh	5 \pm 1.9
<i>Lantana camara</i>	Laca	12 \pm 6.4
<i>Ipomoea orizabensis</i>	Ipor	3 \pm 2.5
<i>Forestiera angustifolia</i>	Foan	2 \pm 0.9
<i>Salvia tiifolia</i>	Sati	1 \pm 0.01
<i>Bursera fagaroides</i>	Bufa	1 \pm 0.7
Suculentas		
<i>Opuntia lasiacantha</i>	Opla	9 \pm 2.4
<i>Opuntia chaveta</i>	Opch	4 \pm 2
<i>Opuntia jaliscana</i>	Opja	4 \pm 1
<i>Opuntia streptacantha</i>	Opst	1 \pm 0.5

En las seis parcelas muestreadas se delimitaron 512 manchones, con distinta riqueza de especies, desde una hasta ocho. De total, 211 fueron de especies aisladas y 301 estuvieron formados entre dos y ocho especies.

Las especies que componen a la comunidad por orden de abundancia en 512 manchones registrados fueron: *A. farnesiana* que estuvo en 246 (en el 48% del total). *E. polystachya* estuvo en 202, (39% del total). *M. monancistra* estuvo en 165 (32% del total) (Cuadro 1.3).

Cuadro 1.3. Proporción de especies leñosas y suculentas aisladas y en manchones de dos o más especies (M2+) en Jalostotitlán, Jalisco.

	Total	Aisladas	Proporción	M2+	Proporción	Dmax (m ²) *
Acfa	246	66	0.27	180	0.73	10.14
Acsh	23	1	0.04	22	0.96	
Eypo	202	55	0.27	147	0.73	11.66
Laca	31	5	0.16	26	0.84	
Mimo	165	34	0.21	131	0.79	11.62
Opch	18	6	0.33	12	0.66	
Opja	16	1	0.063	15	0.94	10.97
Opla	47	8	0.17	39	0.83	18.84
Total	748	176		572		

* Dosel máximo de especies leñosas y suculentas en el sitio

El tamaño de los manchones (medidos como una unidad) varió entre 0.2 m² (plantas aisladas) y 47.7 m², este último estuvo formado por la asociación de ocho especies: *E. polystachya*, *O. jaliscana*, *A. farnesiana*, *F. angustifolia*, *E. odoratum*, *S. heracleifolia*, *T. lunata* y *Z. augusta*. La distribución del tamaño de los manchones de dos especies fue truncada a la izquierda, en las clases 4 y 5 (0.47 m² a 2.3 m² y 2.3 m² a 9.4 m², respectivamente) se presentó el mayor número de individuos. Los tamaños de los manchones, obtenidos al sumar las tamaños de planta de las especies que lo forman, estuvieron entre 0.001 m² y 79.13 m². El mayor de ellos formado por las especies *E. polystachya* (25.2 m²), *O. jaliscana* (17.7 m²), *S. heracleifolia* (12.8 m²), *A. farnesiana* (11.5 m²), *F. angustifolia* (8.2 m²), *Z. augusta* (2.3 m²), *E. odoratum* (1.2 m²) y *T. lunata* (0.21 m²). Aunque Eypo es la de mayor cobertura en el manchón, se anticipa que Opja gane en la competencia (su dosel puede tener anchura de 3.3 m y alturas de 2.6 m); también dado el tamaño del manchón, es posible su coexistencia si sus doseles no están en contacto. La distribución del tamaño de los manchones con dos especies fue truncada a la izquierda, la mayor cantidad de individuos se presentó en

las clases 4 y 5 (0.7 m^2 a 3.5 m^2 y 3.5 m^2 a 7 m^2 , respectivamente). Los números para las frecuencias pico 4 y 5.

De las especies encontradas en este sitio, *A. farnesiana*, *E. polystachya* y *M. monancistra* fueron las más abundantes por cobertura relativa (Fig.1.4).

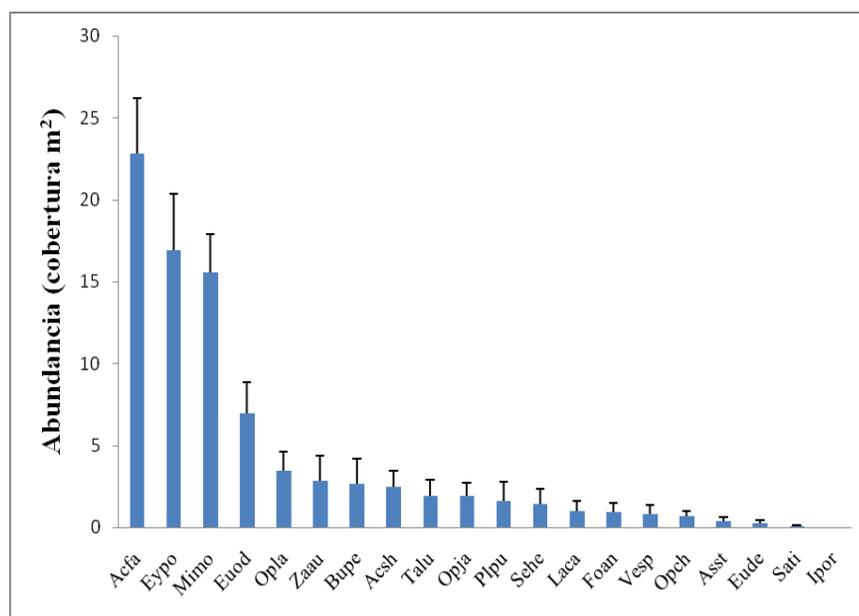


Figura 1.4. Cobertura relativa promedio (porcentaje \pm EE) de especies en Jalostotitlán, Jalisco.

Abundancia por especie

Los individuos aislados presentaron distribución de tamaños leptocurtica. Las plantas aisladas de *A. farnesiana* presentan distribución truncada a la derecha con la mayor cantidad de individuos en la clase 4, reveló incorporación esporádica de individuos (pocos individuos en la clase 1), no se encontraron plantas en las clases 6 y 7. *E. polystachya* y *M. monancistra* presentaron la mayor frecuencia de individuos en las clases 3 y 4, pero con la mayor abundancia en la clase 4, no hubo individuos de la clase 1. Mientras que *O. lasiacantha* presentó distribución en forma de “J” invertida con la mayoría de los individuos en las clases 1

y 2, sin individuos de las clases 3, 5 y 7 (Fig. 1.5 a). *Opuntia jaliscana* no se encontró como individuos aislados en este sitio.

Los manchones con asociación de dos ó más especies presentaron distribución de tamaños leptocurtica, aunque en *E. polystachya* y *O. jaliscana* esto no es tan marcado: *A. farnesiana* presentó distribución con cierto sesgo a la derecha con un pico máximo de frecuencia en la clase 4, con evidencia de falta de incorporación de individuos. *E. polystachya* presentó distribución en forma de campana con frecuencias similares en las clases 3 y 4, también se evidenció la incorporación de individuos esporádica. *M. monanctristra* presentó distribución similar a los individuos aislados. *O. lasiacantha* también presentó distribución en forma de “J” pero con todas las clases de tamaño. *O. jaliscana* presentó distribución bimodal con la mayor frecuencia en las clases 2 y 4 (Fig. 1.5 b). La mayor abundancia de individuos en la clase 4 para Acfa y ausencia de individuos chicos en los manchones de dos o más especies se interpreta como que es la especie que con mayor posibilidad inicia los manchones.

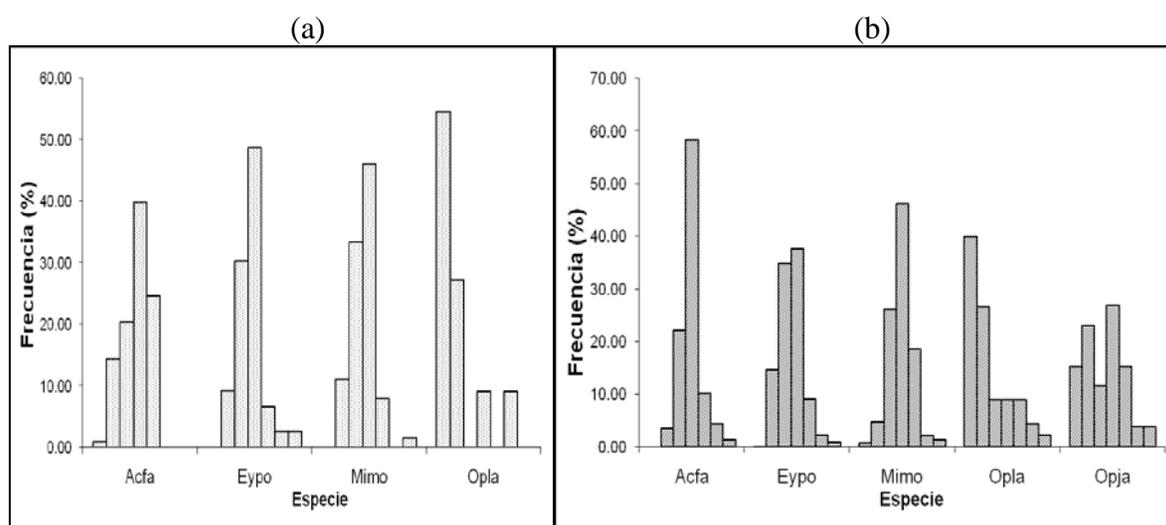


Figura 1.5. Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos a más especies (b) en Jalostotitlán, Jalisco.

Otras especies que estuvieron presentes en las parcelas pero, que no fueron incluidas en la ordenación por su cobertura baja fueron: *Bursera fagaroides* (17.21 m²) y *O. streptacantha* (5.9 m²).

Análisis multivariado

La longitud del gradiente del Eje 1 en el DCA, fue de 1.974 desviaciones estándar, por lo tanto es razonable asumir un modelo lineal de la composición de especies en este sitio. El análisis de componentes principales (PCA) presentó el valor propio asociado al eje 1 de 0.44, con dos ejes se explicó el 77.4% de la variación de datos. En el cuadro 1.4, se presentan los valores propios y la varianza explicada en los cuatro ejes de ordenación.

Cuadro 1.4. Resultados del análisis de componentes principales de las especies de Jalostotitlán, Jalisco.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Longitud del gradiente	1.974			
Valores propios	0.44	0.334	0.226	0
Varianza explicada	44.0	77.4	100	0

Del gráfico de ordenación de las especies en los dos primeros ejes de componentes, se interpretan las relaciones entre sus coberturas. Las especies más importantes por su dosel están relacionadas entre sí y están representadas por los vectores más largos, que además, definen los estadios seriales del predominio de las especies en la comunidad. Los vectores próximos al punto de intersección de los ejes, son especies cuya variación en sus doseles es mínima en la comunidad y se considera que no son importantes en su dinámica actual. Las interacciones se manifiestan por la distancia entre los ángulos del gráfico de ordenación. Los ángulos reducidos de los vectores de las especies indican interacciones de facilitación, como por ejemplo entre *A. farnesiana* y *E. polystachya* y entre *E. polystachya* y *O. jaliscana*. En los vectores con

dirección opuesta se infieren interacciones de competencia, como entre *A. farnesiana* y *A. schaffneri* (Fig. 1.6), sin embargo, esta última es poco abundante en el sitio. En el caso de Mimo la dirección de su vector en este plano de ordenación indica que es independiente del plano definido por Acfa. De este modo las especies que se interpretan como más probables iniciadoras de manchones son Acfa y Mimo; Eypo también lo puede hacer por su comportamiento de clases de tamaño en las plantas aisladas.

Otras especies encontradas en la comunidad que no juegan un papel importante en el patrón de reemplazo cíclico hipotético de la sucesión secundaria, pero que probablemente interfieren en las interacciones bióticas entre las especies clave en la sucesión secundaria fueron: *Z. augusta*, *E. odoratum*, *L. camara*, *T. lunata*, *V. sphaerocephala*, *S. heracleifolia*, *B. perfoliata* y *A. stellulata*.

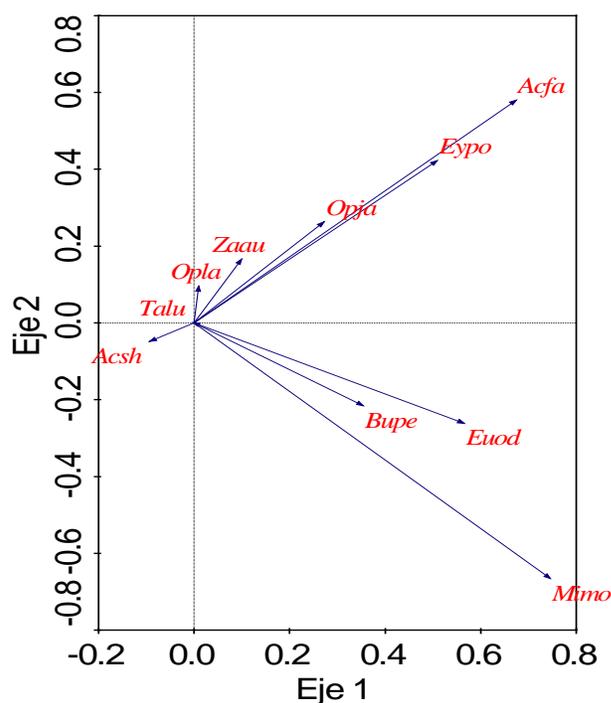


Figura 1.6. Ordenación de especies con PCA en Jalostotitlán, Jalisco.

La fase de desarrollo de las especies y las interacciones bióticas encontradas permitieron derivar algunas reglas de acomodo de las especies para la comunidad, de acuerdo a la Fig. 1.6, La competencia dicta el reemplazo que se infirió por el tamaño del dosel, la especie con el dosel más grande reemplazan a la siguiente especie que tiene el dosel más pequeño. De acuerdo a lo anterior las primeras especies que pueden ingresar en la comunidad a un pastizal con disturbio son *M. monanctristra* y *A. farnesiana*. Posteriormente éstas pueden ser reemplazadas por *A. schaffneri*, *O. jaliscana* y *O. lasiacantha*.

En la Fig. 1.7 se presenta el patrón de reemplazo hipotético de los géneros vegetales clave, que se interpreta como una sucesión cíclica a partir de las interacciones de facilitación o competencia entre las especies dominantes. El retorno a la fase abierta (pastizal) se puede dar desde cualquier especie, por disturbios naturales como variación climática o por actividades antrópicas. Es cíclica porque las especies invasoras que componen los manchones alternan la ocupación de los espacios a intervalos de tiempo diferentes, es decir no es un proceso uniforme el espacio. Flechas con línea continua representan reemplazo de especies por competencia; flechas con líneas punteadas gruesas representan interacciones de facilitación; flechas con líneas y puntos representan las especies que pueden ingresar a la fase de pastizal después de algún disturbio; flechas con líneas punteadas tenues representan el regreso a la fase de pastizal por causa de disturbios.

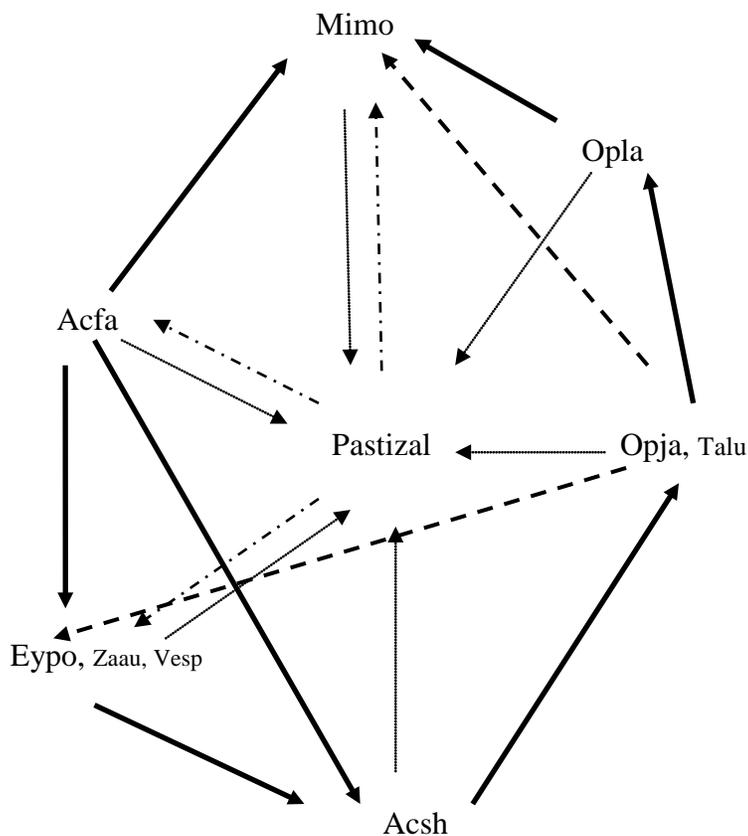


Figura 1.7. Patrón de reemplazo de especies vegetales en la sucesión en Jalostotitlán.

Las especies sufrútice (Zaa, Talu) se encontraron con alta cantidad de individuos, pero con baja abundancia (es decir que son individuos pequeños y con poca frecuencia); sin embargo, su efecto en ésta comunidad es muy fuerte debido a que se evidenció un posible efecto de competencia (interferencia sobre el establecimiento, es decir competencia por espacio para establecerse bajo las especies facilitadoras) sobre las especies leñosas y suculentas, este hecho no permite que se manifiesten plenamente las interacciones bióticas. Lo anterior abre la perspectiva para la investigación de dichas especies y su papel en la dinámica de esta comunidad.

Sitio El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco (predio con 20 años de barbecho)

Variabilidad climática histórica

Las isotermas de temperatura máxima promedio (T_{Máx}), muestran una tendencia hacia el incremento. A finales de los 70 e inicios de los 90, se presentaron temperaturas máximas record con 35°C y 45°C. Además se observó una tendencia a presentar temperaturas máximas altas en los meses que normalmente deberían ser más fríos (enero y febrero) (Fig. 1.8 a).

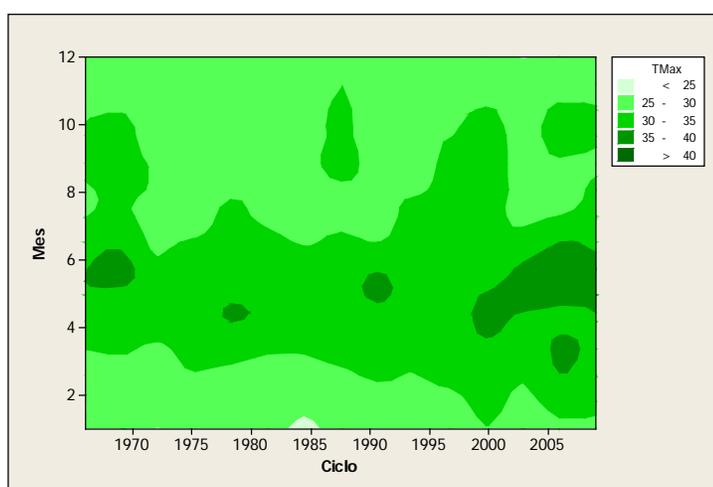


Figura 1.8 a. Isotermas de temperatura máxima (T_{Máx}) mensual promedio históricas en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.

La temperatura mínima (T_{mín}) mostró alta variabilidad y tendencia hacia el incremento. En enero de 2005 se registró la temperatura mínima histórica más baja, que fue de -8.5°C (Fig. 1.8 b).

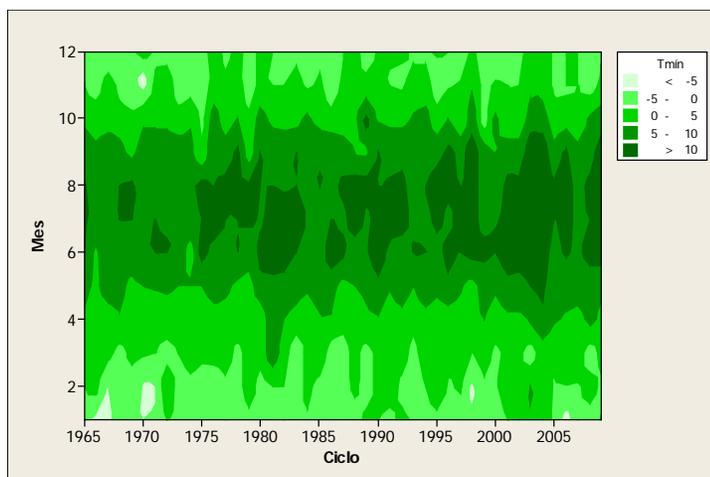


Figura 1.8 b. Isothermas de temperatura mínima ($T_{mín}$) mensual promedio históricas en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.

Las isoyetas muestran tendencia a la reducción. En los periodos 1969-1971 y 1997-1999 se registró una disminución importante en la lluvia, comparando el promedio histórico para julio, hubo 50% menor lluvia. En julio de 1976 y 1991, hubo dos registros históricos con 57% más lluvia que el promedio mensual histórico para el mismo mes. A partir del 2008 se encontró una tendencia a ser más tardío el inicio de las lluvias significativas (Fig. 1.8 c).

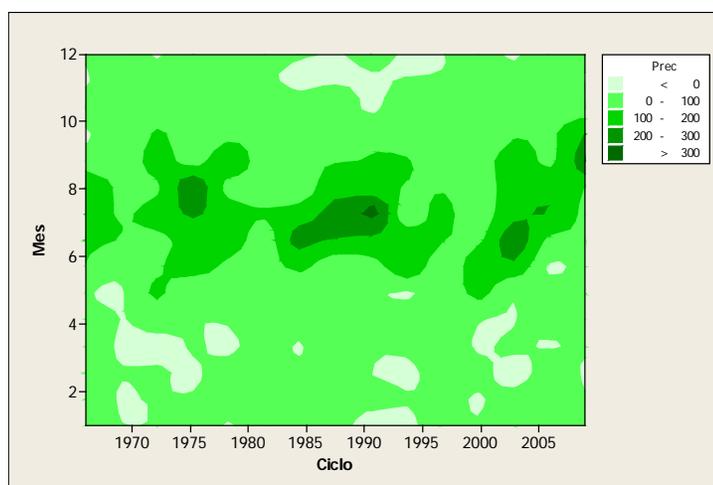


Figura 1.8 c. Isoyetas de la precipitación (Prec) promedio mensual históricas en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.

Estructura poblacional y composición en las parcelas con exposición norte

Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas por manchón

Se encontraron 15,221 individuos por hectárea en este sitio. En las parcelas con exposición norte hubo 3,304 individuos por hectárea, mientras que en las de exposición sur se hallaron 3,433 individuos por hectárea (Cuadro 1.5).

Cuadro 1.5. Lista de especies por grupo funcional (GF) y densidad (promedio de individuos por ha \pm EE) en las parcelas con exposición norte y sur en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.

Espece/GF	Acrónimo	Densidad
Exposición norte		
Leñosas		
<i>Boerhavia</i> sp.	Boer	75 \pm 12.3
<i>Acacia farnesiana</i>	Acfa	34 \pm 3.2
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Eypo	33 \pm 3.6
<i>Bursera fagaroides</i>	Bufa	30 \pm 3
<i>Verbesina sphaerocephalla</i>	Vesp	22 \pm 5
<i>Zaluzania augusta</i>	Zaau	20 \pm 4.9
<i>Lantana camara</i>	Laca	12 \pm 3.9
<i>Mimosa monancistra</i>	Mimo	11 \pm 2.9
<i>Acacia schaffneri</i>	Acsh	5 \pm 1
<i>Forestiera angustifolia</i>	Foan	3 \pm 0.6
Suculentas		
<i>Opuntia lasiacantha</i>	Opla	25 \pm 4.2
<i>Opuntia chaveña</i>	Opch	4 \pm 1.7
Exposición sur		
Leñosas		
<i>Boerhavia</i> sp.	Boer	108 \pm 13.8
<i>Acacia farnesiana</i>	Acfa	36 \pm 4.8
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Eypo	30 \pm 3.4
<i>Zaluzania augusta</i>	Zaau	22 \pm 4
<i>Plumbago pulchella</i>	Plpu	18 \pm 4
<i>Bursera fagaroides</i>	Bufa	10 \pm 1.5
<i>Verbesina sphaerocephalla</i>	Vesp	6 \pm 2.7
<i>Acacia schaffneri</i>	Acsh	3 \pm 0.8
<i>Prosopis laevigata</i>	Prla	1 \pm 0.4
<i>Forestiera angustifolia</i>	Foan	1 \pm 0.5
Suculentas		
<i>Opuntia lasiacantha</i>	Opla	32 \pm 7.2
<i>Opuntia chaveña</i>	Opch	3 \pm 1.4
<i>Opuntia tomentosa</i>	Opja	1 \pm 0.8
<i>Opuntia streptacantha</i>	Opst	1 \pm 0.4

En las seis parcelas muestreadas se delimitaron un total de 504 manchones, 184 fueron en la exposición norte y 320 en la exposición sur.

Abundancia de especies leñosas y suculentas por manchón en la exposición norte

En estas parcelas hubo 318 manchones, 177 fueron individuos aislados y 141 se presentaron asociaciones de dos a nueve especies. *A. farnesiana*, estuvo en 85 manchones (27% del total), *B. fagaroides* estuvo en 72, (23% del total) y *E. polystachya* que estuvo en 63, (26% del total) (Cuadro 1.6).

Cuadro 1.6. Proporción de especies leñosas y suculentas aisladas y en manchones de dos ó más especies (M2+) en las parcelas con exposición norte en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.

	Total	Aisladas	Proporción	M2+	Proporción	Dmax (m ²) *
Acfa	85	35	0.41	50	0.59	12.1
Acsh	14	2	0.14	12	0.86	
Bufa	72	16	0.22	56	0.78	19.2
Eypo	63	13	0.21	50	0.79	40.13
Foan	32	10	0.31	22	0.69	103.67
Laca	34	6	0.18	28	0.82	
Mimo	28	12	0.43	16	0.57	
Opla	42	8	0.19	34	0.81	38.28
Total	370	102		268		

* Dosel máximo de especies leñosas y suculentas en el sitio.

El tamaño de los manchones (medidos como un unidad) de dos o más especies varió de 0.0001 m² (plantas aisladas) y a 103.7 m², este último estuvo formado por tres especies: *F. angustifolia*, *B. fagaroides* y *L. camara*. Los manchones con dos especies presentaron distribución en forma de campana; la mayor frecuencia se presentó en la clase 4 (5.2 m² a 25.9m²). El tamaño de manchones obtenidos al sumar los tamaños de planta de las especies osciló entre 0.1 m² y 120 m², este último formado por tres especies *F. angustifolia* (103.7 m²),

L. camara (15.71 m²) y *B. fagaroides* (0.605 m²). La distribución en los manchones con dos especies se presentó en forma de campana con la mayor frecuencia en la clase 4 (6 m² a 30 m²).

De la de las especies encontradas en esta exposición, *E. polystachya*, *F. angustifolia*, *O. lasiacantha*, *A. farnesiana*, y *B. fagaroides* fueron las más abundantes por cobertura relativa (Fig. 1.9).

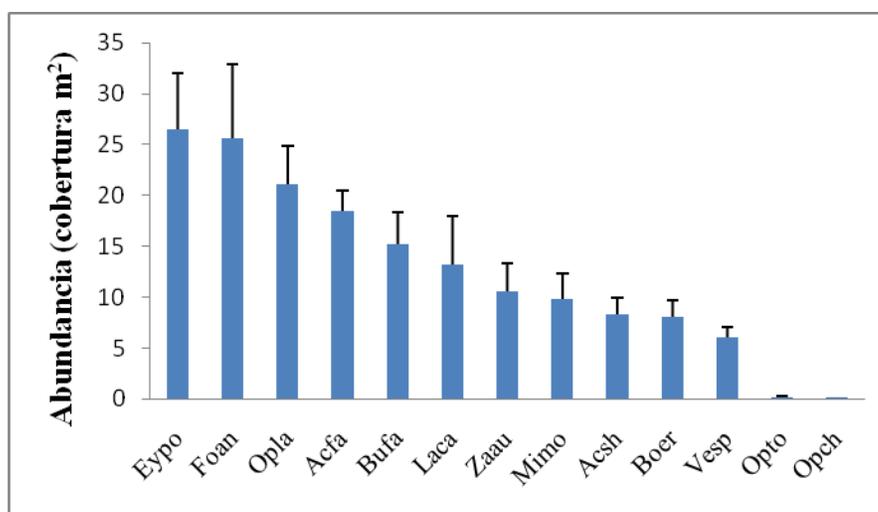


Figura 1.9. Cobertura relativa promedio (porcentaje \pm EE) de especies en las parcelas con exposición norte en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.

Abundancia por especie en la exposición norte

A excepción de *F. angustifolia*, la distribución de tamaños en los manchones aislados fue leptocurtica. *A. farnesiana* presentó distribución sesgada a ambos lados, con la mayor frecuencia en la clase 4, sin individuos de las clases 1, 6 y 7. *E. polystachya* presentó distribución sesgada a ambos lados con un poco máximo en la clase 4, no se encontraron individuos en las clases 1, 5, 6 y 7. *F. angustifolia* presentó distribución bimodal con dos picos máximos de frecuencia de individuos en las clases 2 y 4, no se encontraron plantas en las clases 6 y 7. *O. lasiacantha* presentó distribución en forma de “J” invertida con la mayor

frecuencia en las clase 1. *B. fagaroides* presentó distribución sesgada a ambos lados con un pico máximo en la clase 4, sin individuos de las clases 1, 6 y 7 (Fig. 1.10 a).

La distribución de tamaños en los manchones con dos ó más especies asociadas fue leptocurtica en *A. farnesiana* y *E. polystachya*, mientras que en *F. angustifolia* y *B. fagaroides* fue platicurtica. En *A. farnesiana* la distribución fue sesgada a ambos lados con un pico máximo de frecuencia en la clase 4, sin incorporación de nuevos individuos, tampoco se encontraron plantas en la clase 7. *E. polystachya* distribución simétrica con la mayor frecuencia en la clase 4. *O. Forestiera* presentó distribución sesgada a la izquierda con frecuencia máxima en las clases 3 y 4, las cuales presentaron abundancias similares. *O. lasiacantha* presentó distribución en bimodal con dos picos de frecuencia máxima en las clases 1 y 5. *B. fagaroides* presentó distribución sesgada a la izquierda con la frecuencia mayor en las clases 3 y 4 con abundancias similares, sin incorporación de nuevos individuos (Fig. 1.10 b). La mayor abundancia de individuos en la clase 4 para Acfa y ausencia de individuos chicos en los manchones de dos o más especies se interpreta como que es la especie que con mayor posibilidad inicia los manchones.

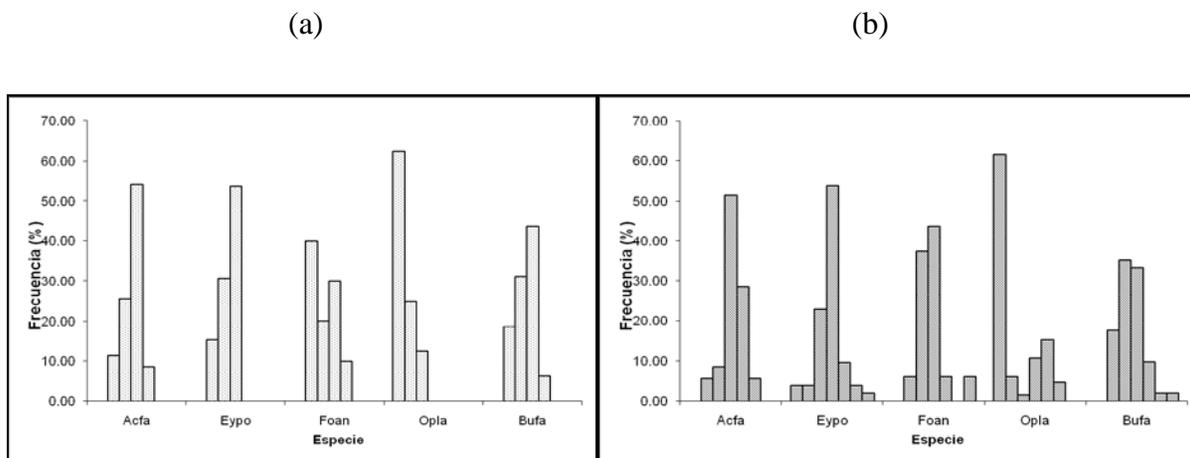


Figura 1.10. Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos a más especies (b) en las parcelas con exposición norte en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.

Estructura poblacional y composición en las parcelas con exposición sur

Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas por manchón

De los 184 manchones encontrados, 72 fueron individuos aislados y 112 en asociación con dos a más especies. Las especies que componen a la comunidad por orden de abundancia en 512 manchones registrados fueron: *A. farnesiana* que estuvo en 75 (en el 41% del total). *E. polystachya* estuvo en 65 (35% del total). *O. lasiacantha* estuvo en 38 (26% del total) (Cuadro 1.7).

Cuadro 1.7. Proporción de especies leñosas y suculentas aisladas y en manchones de dos ó más especies (M2+) en las parcelas con exposición sur en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.

	Total	Aisladas	Proporción	M2+	Proporción
Acfa	75	18	0.24	57	0.76
Acsh	7	2	0.28	5	0.72
Bufa	25	2	0.08	23	0.92
Eypo	65	16	0.25	49	0.75
Foan	2	0	0	2	1
Mimo	30	5	0.17	25	0.83
Opch	5	0	0	5	1
Opla	47	9	0.19	38	0.81
Opto	7	2	0.28	5	0.72
Total	263	54		209	

El tamaño de los manchones (medidos como un unidad) varió de 0.0003 m² (plantas aisladas) a 58.9 m², estuvo formado de seis especies: *O. lasiacantha*, *E. polystachya*, *B. fagaroides*, *M. monancistra*, *Boerhavia* sp., y *V. sphaerocephalla*. Los manchones formados con dos especies presentaron distribución truncada a la izquierda, con la frecuencia más alta en la clase 7 (3.8 m² a 5.1 m²). El tamaño de manchón al sumar las coberturas por especie osciló entre 0.1 m² a 78.4 m² obtenidos al sumar los tamaños de planta de las especies, este último estuvo formado por tres especies *E. polystachya* (58.6 m²), *O. lasiacantha* (12.3 m²) y *O.*

tomentosa (7.5 m²). La distribución de los manchones con dos especies presentó distribución en forma truncada a la izquierda, con la mayor frecuencia en las clases 4 y 5 (0.9 m² a 9.4 m²), no se encontraron individuos de la clase 1.

De la de las especies encontradas en este sitio, *E. polystachya*, *A. farnesiana*, y *Z. augusta* fueron las más abundantes por cobertura relativa (Fig. 1.11).

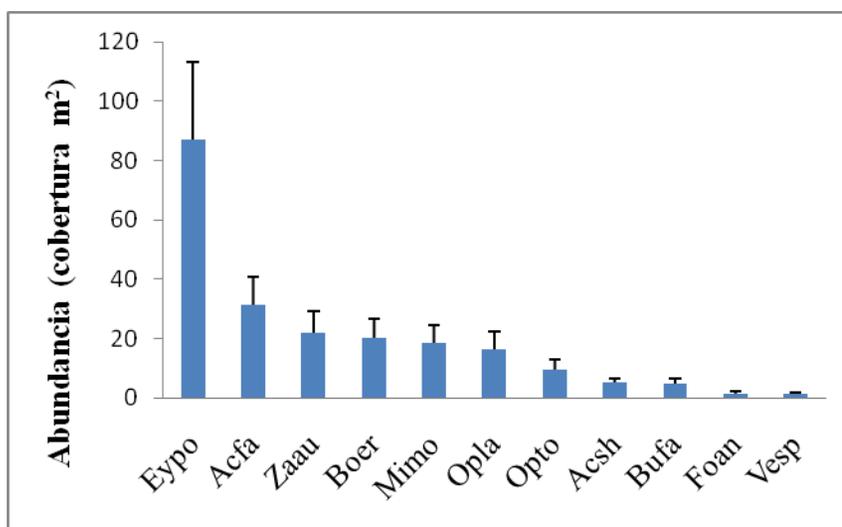


Figura 1.11. Cobertura relativa promedio (\pm EE) de especies en las parcelas con exposición sur en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.

Abundancia por especie en la exposición sur

La distribución de tamaños en los manchones aislados fue leptocurtica. *A. farnesiana* presentó distribución sesgada a ambos lados con la mayor frecuencia en la clase 4, sin individuos en las clases 1 y 2. *E. polystachya* presentó distribución sesgada a ambos lados con un pico máximo en la clase 4, sin individuos en las clases 1, 2 y 6. *O. lasiacantha* presentó distribución en forma de “J” invertida, con la mayor frecuencia en la clase 1, sin individuos de las clases 4, 5, 6 y 7 (Fig.1.12 a).

La distribución de tamaños en los manchones con asociación de dos ó más especies fue leptocurtica. *A. farnesiana* presentó distribución sesgada a ambos lados con la mayor frecuencia de individuos en la clase 4, no se encontraron plantas en las clases 1 y 2. *E. polystachya* presentó distribución sesgada a la izquierda con un pico máximo en la clase 4, sin incorporación de nuevos individuos. *O. lasiacantha* presentó distribución en forma de “J” invertida, con la mayor frecuencia en la clase 1 (Fig.1.12 b). La mayor abundancia de individuos en la clase 4 para *Acfa* y ausencia de individuos chicos en los manchones de dos o más especies se interpreta como que es la especie que con mayor posibilidad inicia los manchones.

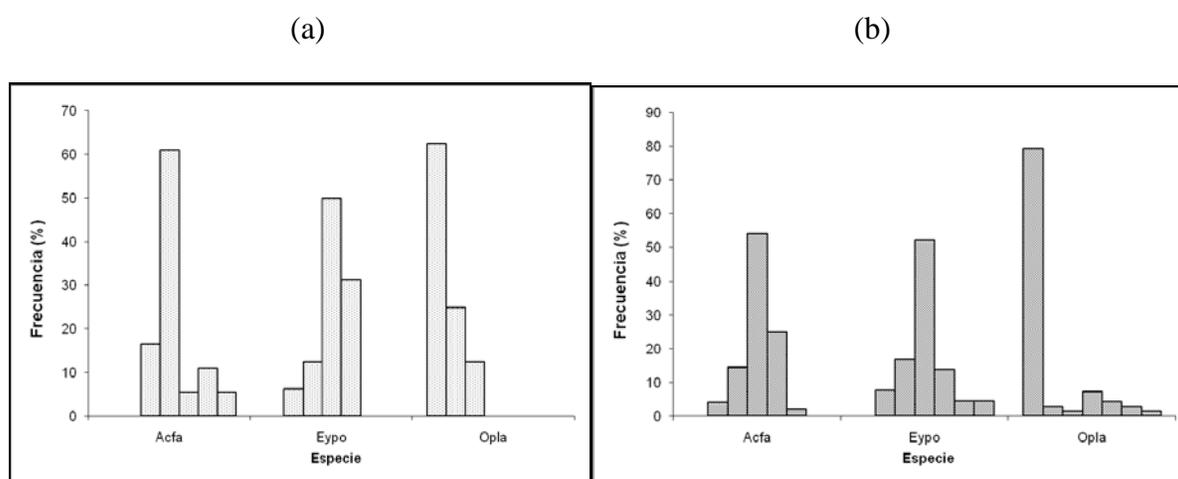


Figura 1.12. Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos a más especies (b) en las parcelas con exposición sur en El Ojuelo, Lagos de Moreno, Jalisco.

Análisis multivariado

En la exposición norte la longitud del gradiente fue de 4.405 desviaciones estándar, por lo que se asumió un gradiente unimodal y se aplicó el análisis de correspondencia rectificado (DCA); el valor propio asociado al eje 1 fue de 0.918, los tres primeros ejes explicaron el 33.4% de la variación en los datos.

En la exposición sur las especies, la longitud del gradiente fue de 2.834 desviaciones estándar por lo que aplicó el análisis de componentes principales (PCA). El valor propio asociado al eje 1 fue de 0.641, los dos primeros ejes explicaron el 87.1% de la variación de los datos. (Cuadro 1.8).

En el sitio completo la longitud del gradiente fue de 3.145 unidades de desviación estándar, por lo que se analizó mediante el DCA (Cuadro 1.8). El valor propio asociado al primer eje fue de 0.867 y con los dos primeros ejes se explicó el 44.2% de la varianza de los datos.

Cuadro 1.8. Resultados del análisis multivariado de las parcelas con exposición norte, en las parcelas con exposición sur y en el sitio completo de El Ojuelo en los cuatro ejes de ordenación.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Exposición norte (DCA)				
Longitud de gradiente	4.405			
Valores propios	0.918	0.340	0.102	0.077
Varianza explicada	24.3	33.4	36.1	38.1
Exposición sur (PCA)				
Longitud de gradiente	2.834			
Valores propios	0.641	0.230	0.086	0.043
Varianza explicada	64.1	87.1	95.7	100.0
Sitio Completo (DCA)				
	3.145			
	0.867	0.619	0.167	0.097
	25.8	44.2	49.2	52.0

Exposición Norte

En la ordenación con el análisis de correspondencia rectificado (DCA) de las especies y manchones en las parcelas con exposición norte, se encontró que las primeras especies que pueden ingresar en la comunidad a un pastizal con disturbio son: *M. monancistra* y *A. farnesiana*. Éstas posteriormente pueden ser reemplazadas por *E. polystachya*, *A. schaffneri*, *B. fagaroides*, *F. angustifolia* y finalmente por *O. lasiacantha* (Fig. 1.13).

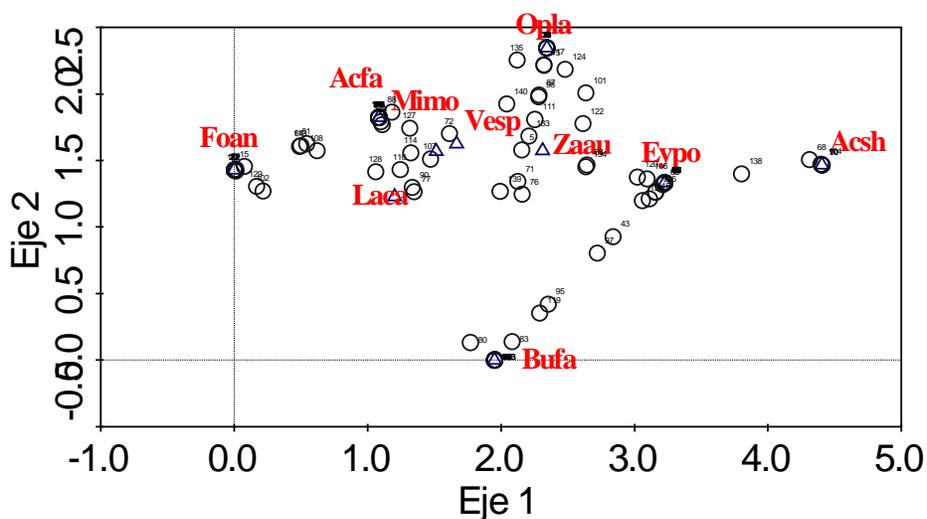


Figura 1.13. Ordenación de especies y manchones con DCA en la exposición norte de El Ojuelo.

Otras especies encontradas en la comunidad que no juegan un papel importante en el patrón de reemplazo cíclico hipotético de la sucesión secundaria, pero que probablemente interfieren en las interacciones bióticas entre las especies clave fueron: *Z. augusta*, *L. camara*, *V. sphaerocephala*.

Se presenta el patrón de reemplazo hipotético de los géneros vegetales clave (Fig. 1.14).

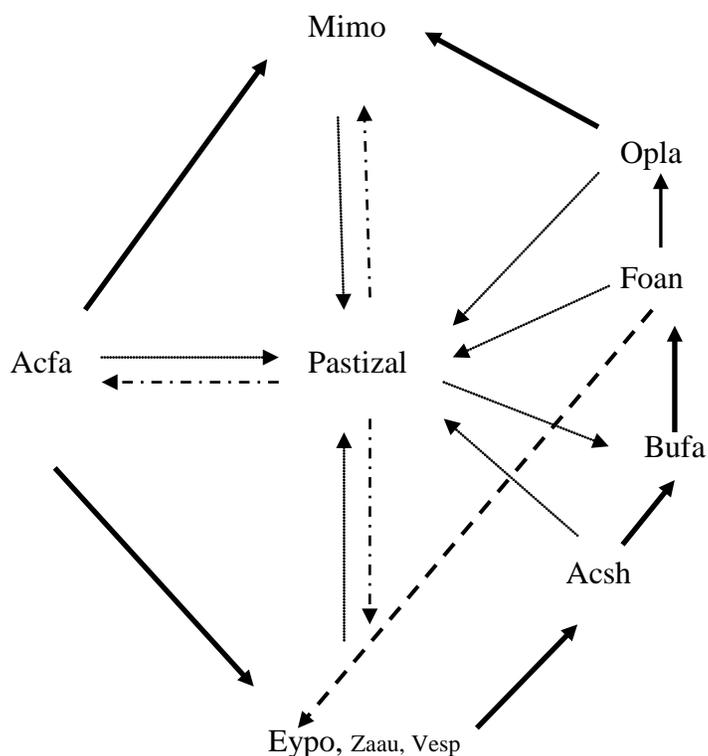


Figura 1.14. Patrón de reemplazo de especies vegetales clave en la exposición norte de El Ojuelo. Ver detalles de flechas en la página 51.

Exposición sur

En La ordenación por el análisis de componentes principales, en las parcelas con exposición sur, las primeras especies que pueden ingresar en la comunidad a un pastizal con disturbio son: *M. monancistra* y *A. farnesiana*. Posteriormente pueden ser reemplazadas por *E. polystachya*, *A. schaffneri*, *B. fagaroides* y finalmente por *O. lasiacantha*. Las interacciones de facilitación entre especies que se infieren son entre *B. fagaroides* y *O. lasiacantha*; *E. polystachya* y *O. tomentosa* (Fig. 1.15).

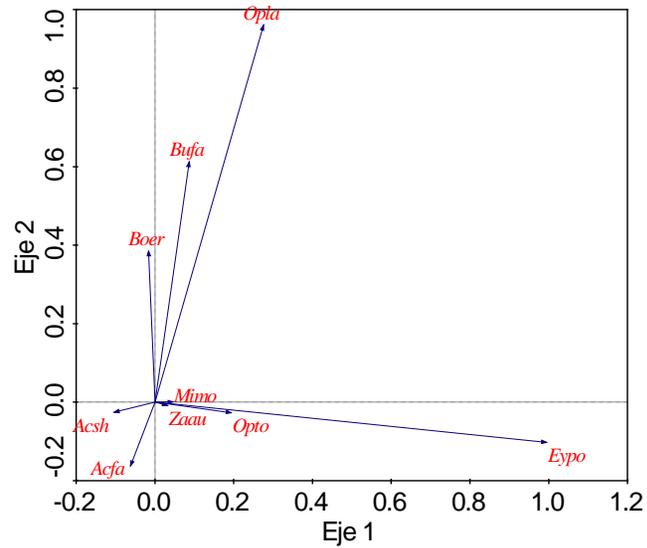


Figura 1.15. Ordenación de especies con PCA en la exposición sur de El Ojuelo.

El patrón de reemplazo hipotético de los géneros vegetales clave en la exposición sur es el siguiente:

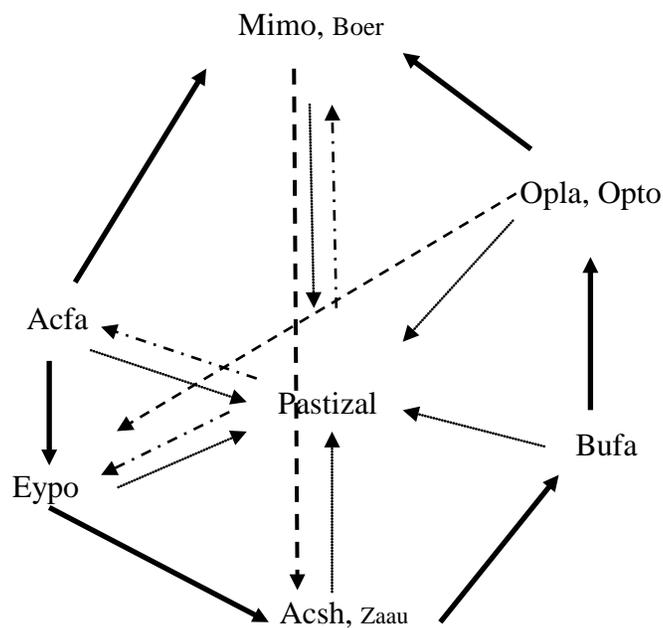


Figura 1.16. Patrón de reemplazo de especies vegetales en la exposición sur de El Ojuelo. Ver detalles de las flechas en la página 51.

Sitio completo

En la ordenación del sitio completo (ambas exposiciones), *E. polystachya*, *A. farnesiana*, *O. lasiacantha* y *M. monancistra* mostraron predominio de manchones aproximadamente con la misma proporción en ambas exposiciones. *B. fagaroides* y *F. angustifolia* presentaron preferencia por la exposición norte y mostraron 35% y 94%, respectivamente, más manchones que en la exposición sur. *L. camara* sólo se encontró en la exposición norte, mientras que *Boerhavia* sp., estuvo solamente en la exposición sur (Fig. 1.17).

El reemplazo hipotético de los géneros vegetales clave se interpreta como una sucesión cíclica a partir de las interacciones de facilitación o competencia entre las especies dominantes. En el estadio serial temprano de la sucesión, la primer especie que entra a la comunidad es *M. monancistra* que es reemplazada por *A. farnesiana*, ésta a su vez es reemplazada por *E. polystachya* que posteriormente pueden ser reemplazadas por *A. schaffneri*, *B. fagaroides* y *F. angustifolia* y en el estadio serial tardío por *O. lasiacantha*. Las especies más cercanas (con menor distancia entre ellas) muestran interacciones de facilitación, como entre *B. fagaroides* y *O. lasiacantha*; mientras que las más lejanas presentan interacciones de competencia como entre *M. monancistra* y *A. farnesiana* (Fig. 1.18).

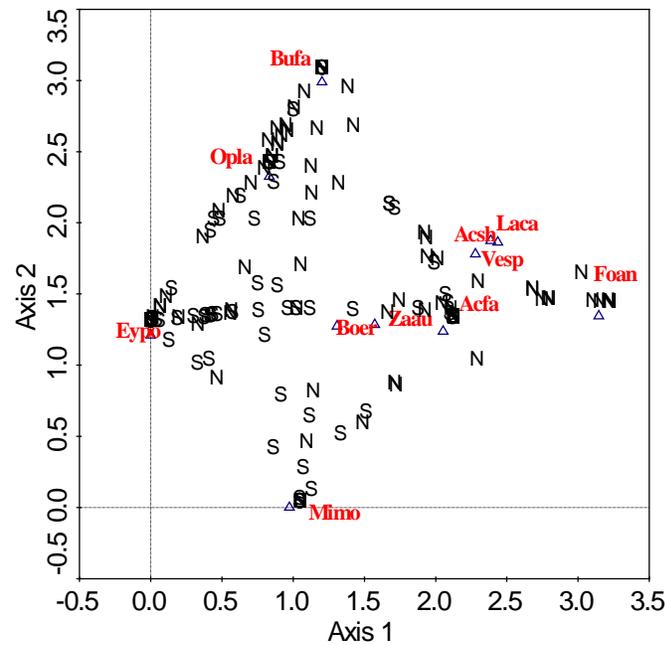


Figura 1.17. Ordenación de especies y manchones con DCA del sitio completo de El Ojuelo.

En la siguiente figura se presenta el patrón de reemplazo hipotético de los géneros vegetales clave en la exposición sur de El Ojuelo. Ver detalles de las flechas en la página 30:

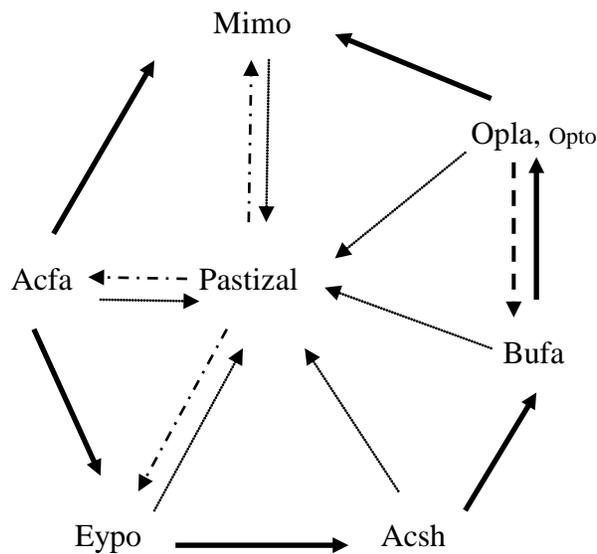


Figura 1.18. Patrón de reemplazo de especies vegetales clave en la sucesión de El Ojuelo. Para detalles de las flechas ver página 51.

Sitio Las Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco (predio contiguo al El Ojuelo con 50 años de barbecho).

Estructura poblacional y composición de la comunidad vegetal

Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas por manchón

La densidad absoluta fue de 7,379 individuos por hectárea, *Opuntia lasiacantha*, *Eysenhardtia polystachya* y *Mimosa biuncifera* fueron las especies más abundantes (Cuadro 1.9).

Cuadro 1.9. Lista de especies por y densidad promedio (individuos por ha \pm EE) en Las Huertitas, Jal.

Especie/GF	Acrónimo	Densidad
Leñosas		
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Eypo	45 \pm 7.4
<i>Mimosa biuncifera</i>	Mibi	45 \pm 13.1
<i>M. monancistra</i>	Eypo	26 \pm 5.1
<i>Acacia schaffneri</i>	Acsh	21 \pm 3.6
<i>Acacia farnesiana</i>	Acfa	21 \pm 3.5
<i>Zaluzania augusta</i>	Zaau	19 \pm 4.4
<i>Bursera fagaroides</i>	Bufa	9 \pm 2
<i>Boerhavia</i> sp.	Boer	3 \pm 1
<i>Lantana camara</i>	Laca	1 \pm 0.4
<i>Verbesina sphaerocephalla</i>	Vesp	1 \pm 0.1
Suculentas		
<i>Opuntia lasiacantha</i>	Opla	84 \pm 12.3
<i>Opuntia jaliscana</i>	Opja	3 \pm 1.1
<i>Opuntia streptacantha</i>	Opst	1 \pm 0.3

Se delimitaron 556 manchones. De ellos 374 fueron de especies aisladas y 182 estuvieron formados con asociaciones de dos hasta nueve especies. Las especies más abundantes en esta comunidad fueron: *E. polystachya* que estuvo en 222 manchones, (40% del total). *M. biuncifera* estuvo en 208, (37% del total) y *O. lasiacantha* estuvo en 180 (32% del total) (Cuadro 1.10).

Cuadro 1.10. Proporción de especies por riqueza de manchones (aisladas y riqueza de dos o más especies, M2+) en Las Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco.

	Total	Aisladas	Proporción	M2+	Proporción	Dmáx (m ²)*
Acfa	81	28	0.345	53	0.654	3.7
Acsh	89	29	0.32	60	0.67	14.42
Bufa	33	5	0.151	28	0.85	7.07
Eypo	222	121	0.44	101	0.46	
Laca	6	0	0	6	1	
Mibi	209	106	0.51	103	0.49	
Mimo	33	10	0.303	23	0.70	
Opja	10	2	0.20	8	0.8	
Opla	180	69	0.38	110	0.61	13.04
Total	863	370		492		

* Dosel máximo de especies leñosas y suculentas en el sitio

El tamaño de los manchones (medidos como unidad) varió entre 0.003 m² (plantas aisladas) a 44 m², el de mayor tamaño estuvo formado por ocho especies: *A. schaffneri*, *Z. augusta*, *M. biuncifera*, *E. polystachya*, *Boerhavia* sp., *A. farnesiana*, *B. fagaroides* y *O. lasiacantha*. El histograma de distribución de los manchones con dos especies se presentó en forma simétrica con la mayor frecuencia en la clase 4 (2.5 m² a 5 m²). Los tamaños de los manchones, obtenidos al sumar las tamaños de planta de las especies que lo forman, varió de 0.000003 m² a 53.8 m², el mayor estuvo formado por nueve especies: *A. schaffneri* (27.3 m²), *Z. augusta* (12.5 m²), *M. monancistra* (7.2 m²), *E. polystachya* (5.03 m²), *Boerhavia* sp., (0.5 m²), *L. camara* (0.41 m²), *A. farnesiana* (0.34 m²), *B. fagaroides* (0.23 m²) y *O. lasiacantha* (0.23 m²). La distribución de los manchones con dos especies se presentó en forma simétrica con la mayor frecuencia en la clase 4 (0.7 m² a 3.6 m²).

De la de las especies encontradas en este sitio, *A. schaffneri* y *M. biuncifera* fueron las más abundantes por cobertura relativa (Fig. 1.19).

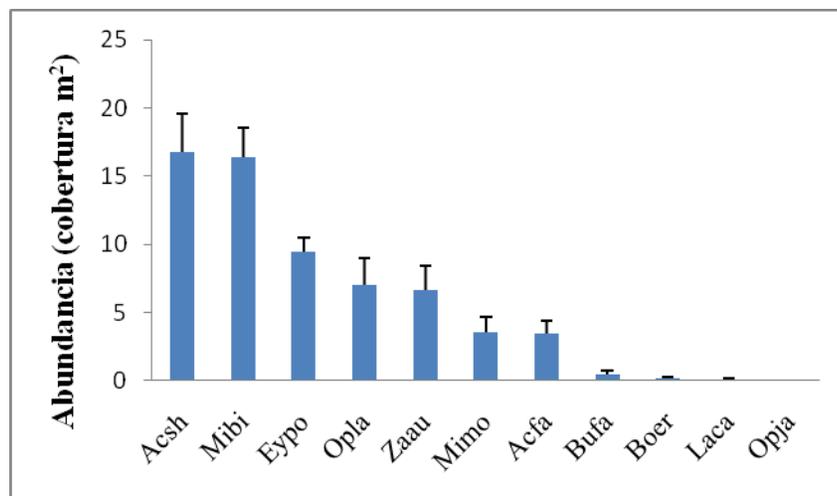


Figura 1.19. Cobertura relativa promedio (porcentaje \pm EE) de especies en Las Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco.

Abundancia por especie

Los manchones aislados presentaron tendencia a la distribución platicurtica, a excepción de *O. lasiacantha* que fue leptocurtica. *A. schaffneri* presentó distribución sesgada a la derecha con la frecuencia más alta en la clase 4, pero sin individuos en las clases de estadios seriales más avanzados. En *E. polystachya* la distribución se presentó sesgada a la derecha con la mayor frecuencia en las clases 2, 3 y 4, las cuales presentaron abundancias similares, con pocos individuos en las clases 5 y 6, además sin plantas en la clase 7. *M. biuncifera* presentó distribución sesgada a la derecha con la frecuencia máxima de individuos en la clase 3 y 4, con incorporación de individuos esporádica, no se encontraron plantas en las clases 6 y 7. *O. lasiacantha* presentó distribución en forma de “J” invertida con la mayoría de los individuos en la clase 1, no se encontraron individuos de la clase 7 (Fig. 1.20 a).

La distribución de tamaños en los manchones con dos ó más especies asociadas presentaron tendencia a la distribución platicurtica, a excepción de *O. lasiacantha* que fue leptocurtica *A. schaffneri* presentó distribución simétrica con la frecuencia más alta en la clase

5, con incorporación de nuevos individuos esporádica. En *E. polystachya* la distribución fue sesgada a la izquierda con la mayor frecuencia en las clases 3 y 4, sin incorporación de nuevos individuos. *M. biuncifera* presentó en forma de campana con la frecuencia máxima en las clases 2 y 3. *O. lasiacantha* presentó distribución en forma de “J” invertida con la mayoría de los individuos en la clase 1 (Fig. 1.20 b). La mayor abundancia de individuos en la clase 4 para Mibi y ausencia de individuos chicos en los manchones de dos o más especies se interpreta como que es la especie que con mayor posibilidad inicia los manchones

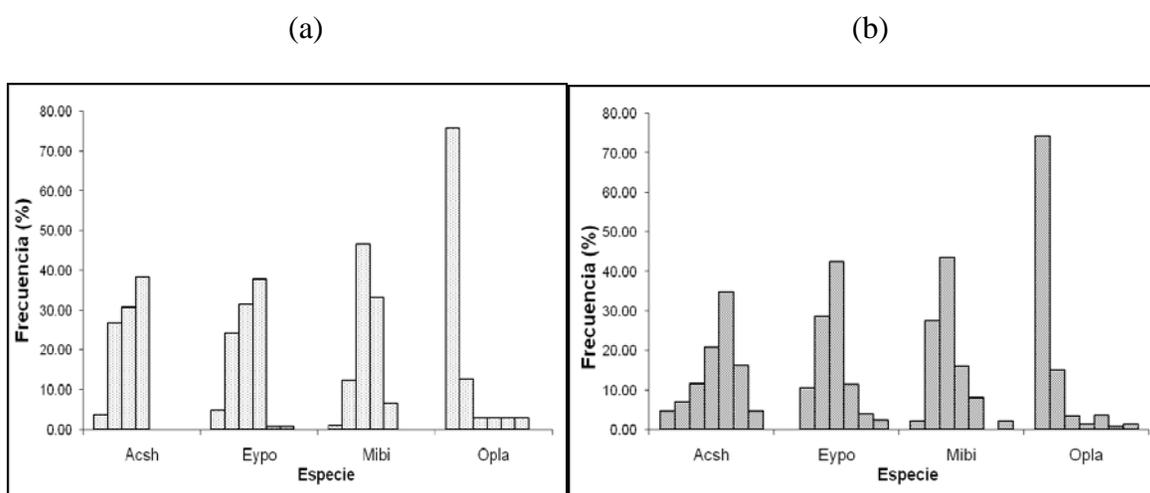


Figura 1.20. Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos especies (b) en Las Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco.

E. polystachya en el 45% de los casos se encontró con *O. lasiacantha* con correlación positiva ($r = 0.56$, $p = 0.02$), lo anterior se evidenció en que manchones *E. polystachya* de mayor tamaño se encontraron con machones pequeños de *O. lasiacantha*. *A. schaffneri* en el 41% de los casos se presentó con *O. lasiacantha* mostrando correlación negativa ($r = 0.99$, $p = <<0.01$), evidenciándose interacciones de competencia.

Análisis multivariado

La longitud del gradiente para el primer eje fue de 3.384 desviaciones estándar, el valor propio asociado al eje 1 es de 0.668, con dos ejes se explica el 40.5% de la variación en los datos (Cuadro 1.11).

Cuadro 1.11. Resultados del análisis multivariado en Las Huertitas, Lagos de Moreno, Jalisco.

	Análisis de Correspondencia Rectificado			
	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Longitud de gradiente	3.384			
Valores propios	0.668	0.421	0.296	0.138
Varianza explicada	24.9	40.5	51.6	56.7

En la ordenación con el análisis de correspondencia rectificado (DCA) de las especies y manchones de las parcelas con exposición norte, se encontró que las primeras especies que pueden ingresar en la comunidad a un pastizal con disturbio son: *M. biuncifera* y *A. farnesiana*. Éstas posteriormente pueden ser reemplazadas por *E. polystachya*, *A. schaffneri*, y finalmente por *O. lasiacantha* (Fig. 1.21).

En este sitio *M. monancistra* ó *M. biuncifera* son reemplazadas por *A. farnesiana*, ésta a su vez es reemplazada por *E. polystachya* que posteriormente pueden ser reemplazadas por *A. schaffneri*, *M. biuncifera* en el estadio serial tardío por *O. lasiacantha*. Las especies más cercanas (con menor distancia entre ellas) muestran interacciones de facilitación, como entre *M. biuncifera* y *O. lasiacantha*; mientras que las más lejanas presentan interacciones de competencia como entre *M. monancistra* y *M. biuncifera*. (Fig. 1.22),

Otras especies que estuvieron presentes con menor predominio fueron: *Boerhavia* sp., *L. cámara*, *Z. augusta* y *O. jaliscana*.

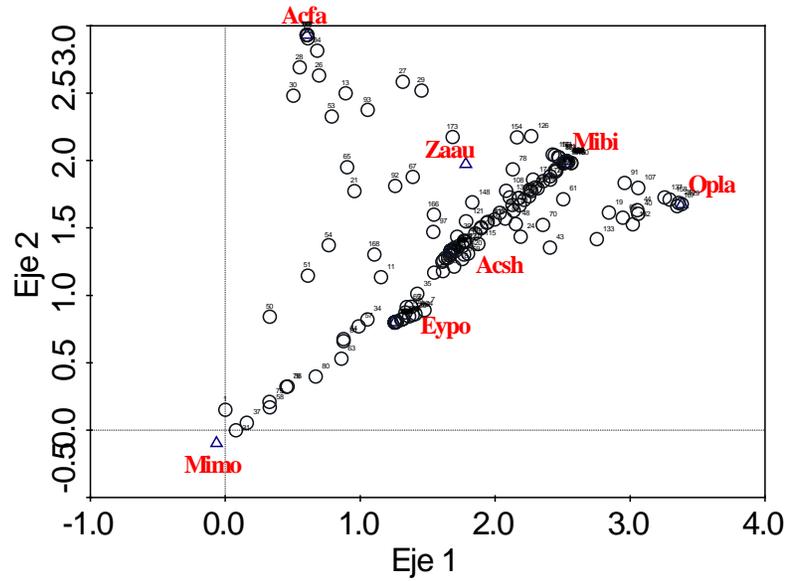


Figura 1.21. Ordenación de especies y manchones en Las Huertitas.

El patrón de reemplazo hipotético de los géneros vegetales clave para esta comunidad es el siguiente:

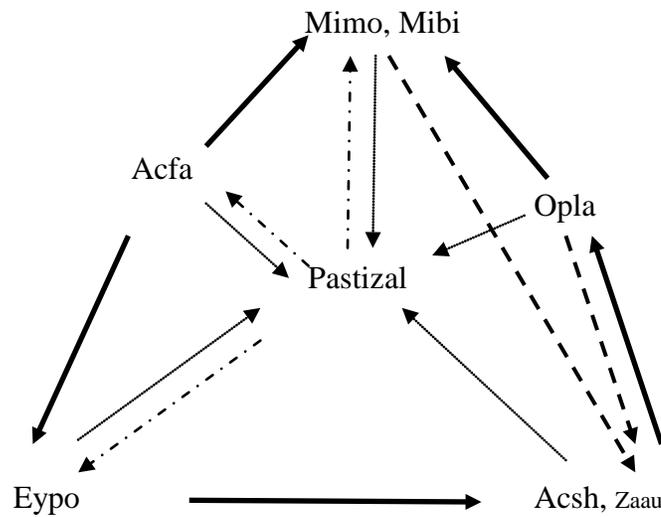


Figura 1.22. Patrón de reemplazo de especies vegetales clave en la sucesión de El Ojuelo. Para detalles de las flechas ver página 51.

Sitio La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco

Variabilidad climática histórica

En la Fig. 1.23 a, se observa una tendencia de incremento en la temperatura máxima. En mayo de 1961 y junio de 1998, se presentaron temperaturas máximas mayores a los 40°C.

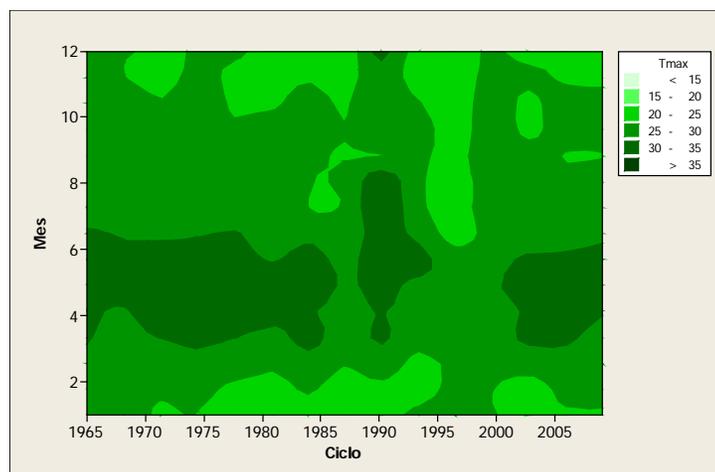


Figura 1.23 a. Isotermas de temperatura máxima (Tmax) mensual promedio histórica en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.

En este sitio se encontró que la temperatura mínima, en general permanece estable durante el periodo de estudio. Sin embargo, tres eventos de mayor enfriamiento con temperaturas de -10°C a -5°C , se presentaron en febrero de 1967, en noviembre de 1973 y en diciembre de 1990 (Fig. 1.23 b).

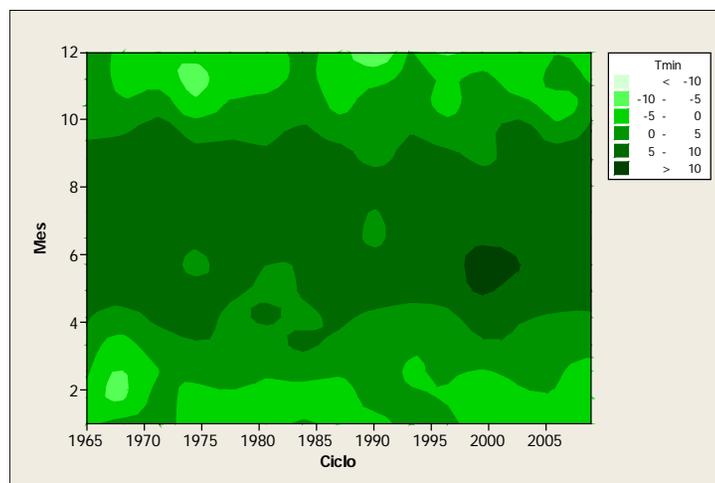


Figura 1.23 b. Isotermas de temperatura mínima (T_{mín}) mensual promedio histórica en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.

La precipitación mensual promedio, en esta zona presentó alta variación en la precipitación. También se encontraron periodos intermitentes de sequía como los registrados en 1989, 1994 y 2009, con 70% menos que el promedio histórico de lluvia para el mismo mes. Sin embargo, también se presentaron periodos con mayor humedad como en julio de 1976 y 1992, con 250% mayor lluvia que el promedio histórico para el mismo mes (Fig. 1.23 c).

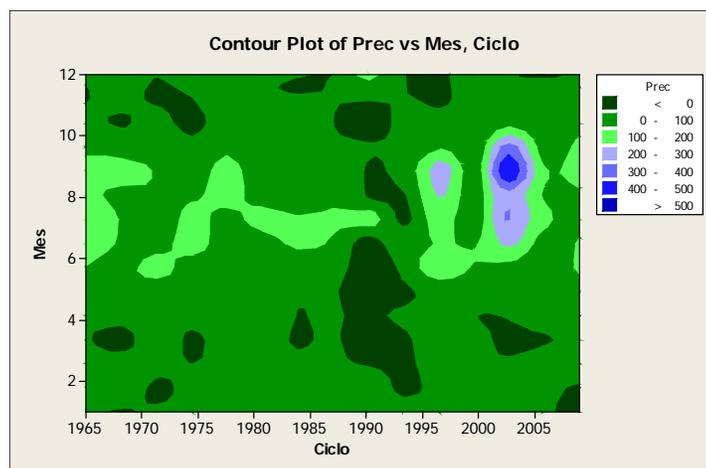


Figura 1.23 c. Isoyetas de la precipitación (Prec.) promedio mensual histórica en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.

Estructura poblacional y composición de la comunidad vegetal

Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas por manchón

La densidad de individuos para este sitio fue de 2,521 individuos por hectárea, *Mimosa biuncifera*, *Opuntia streptacantha* y *Acacia schaffneri* fueron las especies más abundantes (Cuadro 1.12).

Cuadro 1.12. Lista de especies por grupo funcional (GF) y densidad promedio (individuos por ha \pm EE) en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.

Especie/GF	Acrónimo	Densidad
Leñosas		
<i>Mimosa biuncifera</i>	Mibi	58 \pm 8
<i>Acacia schaffneri</i>	Acsh	9 \pm 1.5
<i>Tagetes lunata</i>	Talu	9 \pm 4
<i>Dalea bicolor</i>	Dabi	7 \pm 3
<i>Forestiera angustifolia</i>	Foan	1 \pm 0.6
<i>Buddleja perfoliata</i>	Bupe	1 \pm 0.4
<i>Schinus molle</i>	Scmo	1 \pm 0.5
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Eypo	1 \pm 0.5
<i>Yucca descipiens</i>	Yude	1 \pm 0.3
<i>Acacia farnesiana</i>	Acfa	1 \pm 0.2
<i>Eupatorium odoratum</i>	Euod	1 \pm 0.2
<i>Prosopis laevigata</i>	Jadi	1 \pm 0.2
Suculentas		
<i>Opuntia streptacantha</i>	Opst	16 \pm 3.6
<i>Opuntia robusta</i>	Opro	4 \pm 0.7
<i>Opuntia chaveña</i>	Opch	2 \pm 0.7
<i>Opuntia lasiacantha</i>	Opla	1 \pm 0.6
<i>Jatropha dioica</i>	Jadi	1 \pm 0.2

En las seis parcelas muestreadas se contabilizaron un total de 304 manchones. 220 manchones fueron de especies aisladas y 84 estuvieron asociados con dos o más especies. *M. biuncifera* estuvo en 232 manchones (76% del total). *O. streptacantha* estuvo en 57 (19% del total). *A. schaffneri* estuvo en 46 (15% del total) (Cuadro 1.13).

Cuadro 1.13. Proporción de especies por riqueza de manchones (aisladas y riqueza de dos o más especies, M2+) en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.

	Total	Aisladas	Proporción	M2+	Proporción	Dmáx (m ²)*
Acsh	46	15	0.33	31	0.67	47.7
Mibi	230	163	0.71	67	0.29	16.1
Opch	10	2	0.2	8	0.80	
Opro	21	10	0.48	11	0.52	
Opst	57	15	0.26	42	0.74	13.8
Total	364	205		159		

* Dosel máximo de especies leñosas y suculentas en el sitio

El tamaño de los manchones (medidos como un unidad) varió de 0.01 m² (plantas aislados) a 51.68 m², este último formado por cinco especies: *M. biuncifera*, *O. lasiacantha*, *O. chaveña*, *A. schaffneri* y *F. angustifolia*. Los manchones con dos especies presentaron distribución truncada a la izquierda; la mayor frecuencia se presentó en las clases 4 y 5 (0.96 m² a 4.8 m² y 4.8 m² a 9.6 m², respectivamente). El tamaño de los manchones, obtenidos al sumar los tamaños de planta de las especies que lo forman, varió de 0.27 m² a 89.8 m², este último estuvo formado por cinco especies: *A. schaffneri* (47.7 m²), *O. streptacantha* (27.8 m²), *O. lasiacantha* (8.3 m²), *P. laevigata* (3.8 m²) y *Schinus molle* (2.2 m²). Su distribución fue bimodal, con la mayor frecuencia en las clases 4 y 6 (1.1 m² a 5.7 m² y 11.6 m² a 17.4 m², respectivamente).

De la de las especies encontradas en este sitio, *M. biuncifera*, *A. schaffneri* y *O. streptacantha* fueron las más abundantes por cobertura relativa (Fig. 1.24).

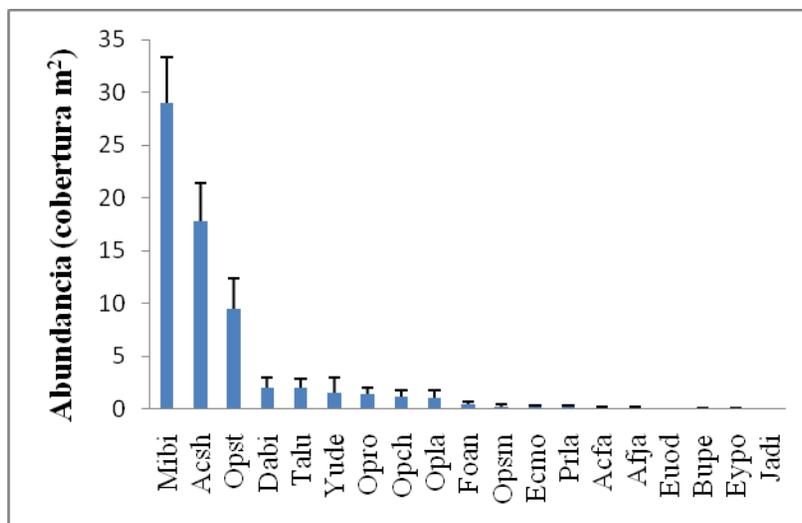


Figura 1.24. Cobertura relativa promedio (porcentaje \pm EE) de especies en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.

Abundancia por especie

La distribución de tamaños en los manchones aislados fue leptocurtica, pero con tendencia a platicurtica en *M. biuncifera*. La distribución de *M. biuncifera* se presentó sesgada a la izquierda con la mayor cantidad de individuos en las clases 3 y 4, sin incorporación de nuevos individuos. *A. schaffneri* presentó distribución sesgada a ambos lados con la mayor frecuencia en la clase 4, no se encontraron individuos de las clases 1, 2, 6 y 7. *O. streptacantha* presentó distribución sesgada a ambos lados con la mayor cantidad de individuos en la clase 4, no hubo individuos de las clases 1 y 7 (Fig. 1.25 a).

La distribución de tamaños en los manchones con asociación de dos o más especies fue leptocurtica. La especies presentaron distribución en forma de campana con la mayor frecuencia de individuos en la clase 4 e incorporación de nuevos individuos esporádica (Fig. 1.25 b). La mayor abundancia de individuos en la clase 4 para Mibi y la menor presencia de

individuos chicos en los manchones de dos o más especies se interpreta como que es la especie que con mayor posibilidad inicia los manchones.

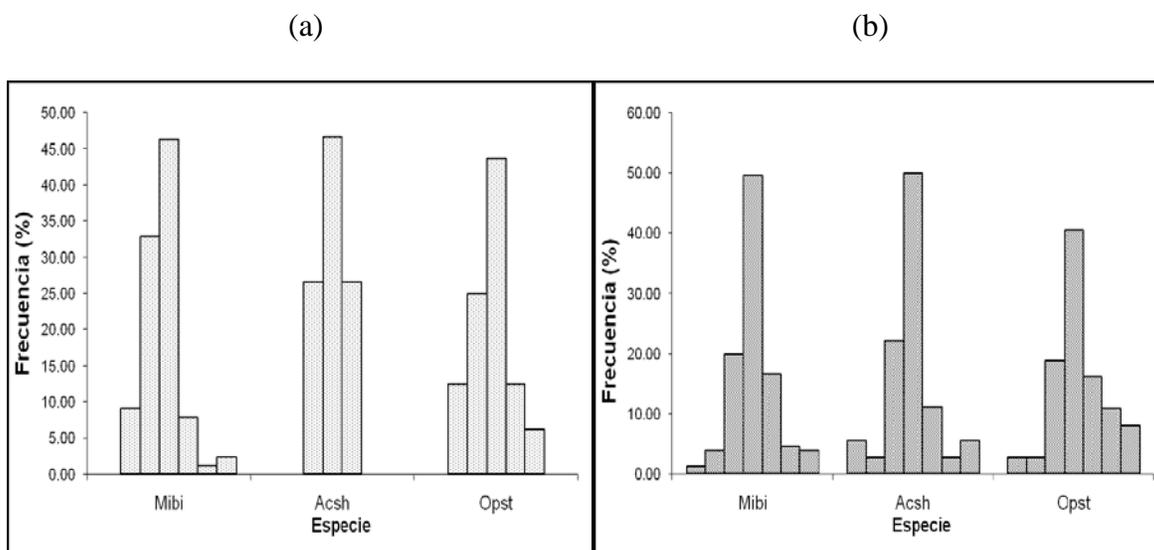


Figura 1.25. Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos a más especies (b) en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco.

M. biuncifera se presentó en 68 manchones asociada con *O. streptacantha* (32% de los manchones de M2+), con correlación positiva ($r = 0.52$, $p = 0.08$), lo que evidenció interacciones de facilitación, al presentar manchones grandes de *M. biuncifera* con manchones pequeños de *O. streptacantha*; también con *A. schaffneri* se encontró en el 21% de los manchones, con correlación positiva ($r = 0.8$, $p = 0.01$), se encontraron manchones grandes de *M. biuncifera* con manchones pequeños de *A. schaffneri*.

A. schaffneri en el 19% de los manchones estuvo asociada con *O. streptacantha* con correlación positiva ($r = 0.88$, $p = 0.3$).

Análisis multivariado

La longitud del gradiente asociada al eje 1, la cual fue de 1.946 desviaciones estándar, por lo que se aplicó el análisis de componentes principales, el valor propio asociado al primer

eje fue de 0.562, con los dos primeros ejes se explicó el 88.8% de la variación de los datos (Cuadro 1.14).

Cuadro 1.14. Resultados del análisis multivariado de las especies y sitios de La Mesa en los cuatro ejes de ordenación.

	Análisis de Componentes Principales			
	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Longitud de gradiente	1.946			
Valores propios	0.562	0.326	0.112	0
Varianza explicada	56.2	88.8	100.0	0

En la ordenación de las especies con PCA se encontró que las primeras especies que pueden ingresar en la comunidad a un pastizal con disturbio son *D. bicolor* y *M. biuncifera*. Posteriormente éstas pueden ser reemplazadas por *A. schaffneri*, *O. streptacantha* y finalmente por *Y. decipiens*. Los vectores con dirección opuesta se infiere como interacciones de competencia como entre *O. streptacantha* y *D. bicolor* y *A. schaffneri* con *M. biuncifera* (Fig. 1.26).

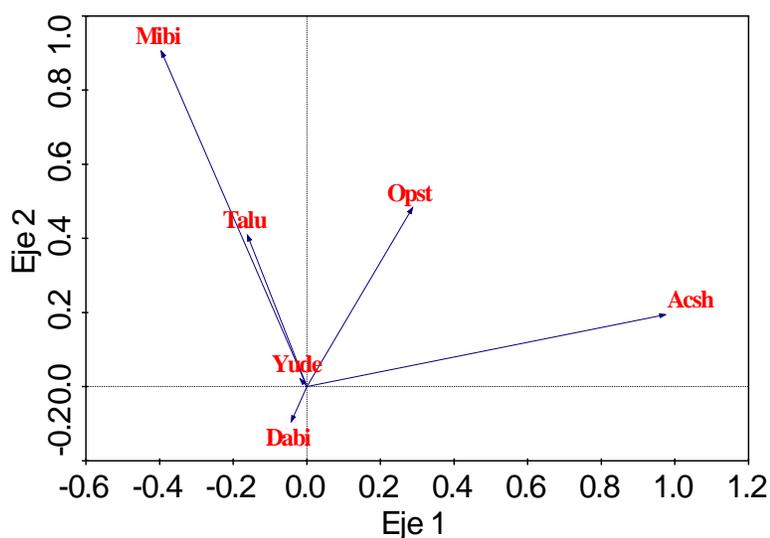


Figura 1.26. Ordenación de especies con PCA del sitio La Mesa.

El patrón de reemplazo hipotético de los géneros vegetales clave que se infiere que es el siguiente:

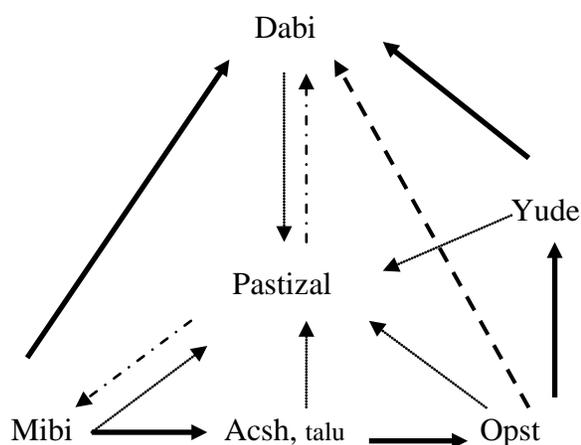


Figura 1.27. Patrón de reemplazo de especies vegetales clave en la sucesión en La Mesa, Lagos de Moreno, Jalisco. Para detalles de las flechas ver página 51.

Sitio Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí

Variabilidad climática histórica

En este sitio las temperaturas más altas presentaron tendencia a extenderse a casi todos los meses del año, aún en los que normalmente los meses son menos calurosos (Fig. 1.28 a).

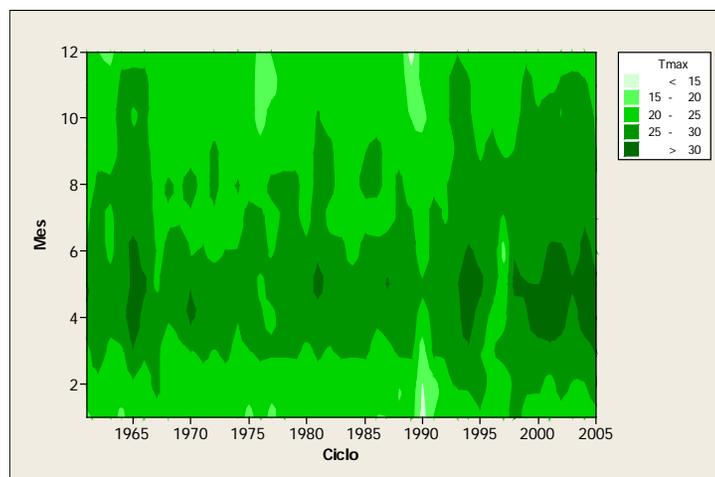


Figura 1.28 a. Isothermas de temperatura máxima (Tmax) mensual promedio histórico en Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.

La temperatura mínima ($T_{\text{mín}}$) mostró una tendencia a incrementarse (hasta 4.5°C) durante los meses más fríos. La mínima más baja se presentó en enero de 1990, que fue de -4.5°C (Fig. 1.28 b).

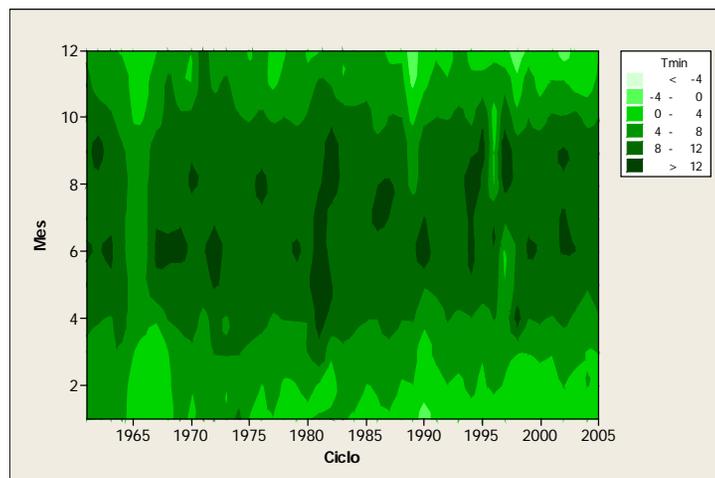


Figura 1.28 b. Isothermas de temperatura mínima mensual promedio mensual promedio histórico en Santiago, Villa de Arriaga, san Luis Potosí.

Esta región muestra alta variabilidad en la precipitación pluvial típico de zonas áridas, con periodos cortos de lluvia abundante y periodos más largos de lluvias escasas. En agosto de 1966 y en julio de 1990, hubo 375% más lluvia que el promedio histórico para los mismos meses. Además, que se observó que en el 2002 la lluvia mostró distribución bimodal (Fig. 1.28 c).

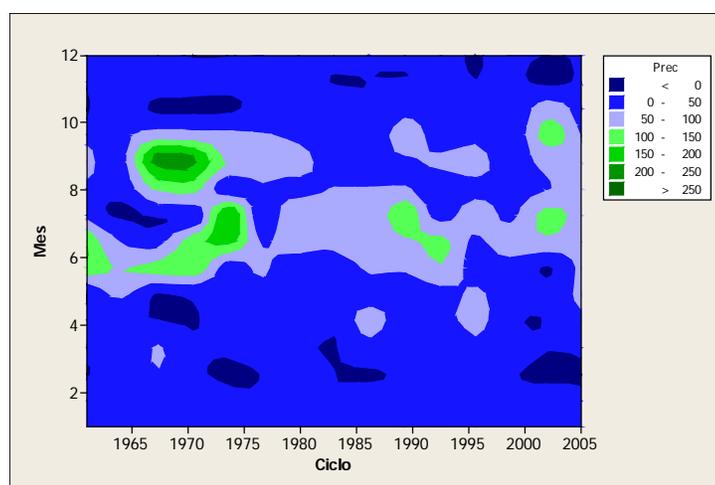


Figura 1.28 c. Isoyetas de la precipitación (Prec.) promedio mensual mensual promedio histórico en Santiago, Villa de Arriaga, san Luis Potosí.

Estructura poblacional y composición de la comunidad vegetal

Composición y abundancia de especies leñosas y suculentas por manchón

La densidad para este sitio fue de 3,658 individuos por hectárea, *Opuntia streptacantha*, *Acacia schaffneri*, *O. robusta* y *Mimosa biuncifera* fueron las especies más abundantes (Cuadro 1.15).

Cuadro 1.15. Lista de especies por grupo funcional (GF) y densidad promedio (individuos por ha \pm EE) en Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.

Especie/GF	Acrónimo	Densidad
Leñosas		
<i>Dalea bicolor</i>	Dabi	43 \pm 13.6
<i>Artemisa mexicana</i>	Arme	25 \pm 24.7
<i>Acacia schaffneri</i>	Acsh	7 \pm 1.4
<i>Mimosa biuncifera</i>	Mibi	7 \pm 3.1
<i>Tagetes lunata</i>	Talu	6 \pm 5.6
<i>Plumbago pulchella</i>	Plpu	2 \pm 1.2
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Asst	1 \pm 0.8
<i>Buddleja sessiliflora</i>	Buse	1 \pm 0.4
<i>Schimus molle</i>	Scmo	1 \pm 0.4
<i>Yucca descipiens</i>	Yude	1 \pm 0.3
Suculentas		
<i>Agave salmiana</i>	Agsa	16 \pm 4.5
<i>Opuntia streptacantha</i>	Opst	12 \pm 2.3
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	Talu	11 \pm 33
<i>Opuntia robusta</i>	Opro	7 \pm 6
<i>Opuntia cantabrigensis</i>	Opla	1 \pm 0.5
<i>Opuntia lasiacantha</i>	Opla	1 \pm 0.3

En seis parcelas se delimitaron 268 manchones, 191 fueron de especies aisladas y 77 estuvieron formados entre dos y ocho especies.

Las especies que componen a la comunidad por orden de abundancia en 268 manchones registrados fueron: *D. bicolor* que estuvo en 116 (43% del total), *O. streptacantha*, estuvo en 47 (17.5% del total). *M. biuncifera* que estuvo en 38 (14% del total). *A. schaffneri* se presentó en 34 (12.7% del total) (Cuadro 1.16).

Cuadro 1.16. Proporción de especies por riqueza de manchones (aisladas y riqueza de dos o más especies, M2+) en Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.

	Total	Aisladas	Proporción	M2+	Proporción	Dmáx (m ²)*
Dabi	116	90	0.77	26	0.23	
Acsh	35	13	0.37	22	0.63	57.33
Eypo	5	1	0.2	4	0.8	
Mibi	38	24	0.63	14	0.37	
Opro	34	19	0.56	15	0.44	55.95
Opst	47	18	0.38	29	0.61	30.23
Yude	5	0	0	5	1	
Total	280	165		115		

* Dosele máximo de especies leñosas y suculentas en el sitio

El tamaño de los manchones (medidos como unidad) varió de 0.002 m² (plantas aisladas) a 93.5 m², es este último estuvo formado por la asociación de siete especies: *A. schaffneri*, *C. imbricata*, *D. bicolor*, *A. salmiana*, *O. streptacantha*, *F. latispinus*, *A. mexicana*. Los manchones con dos especies presentaron distribución truncada a la derecha, con el mayor número de individuos en las clases 3 y 4 (1.1 m² a 4.5 m² y 5 m² a 21.6 m², respectivamente). El tamaño de los manchones, obtenidos al sumar los tamaños de planta de las especies que lo forman, varió de 0.026 m² a 123.9 m², el más grande estuvo formado tres especies: *O. streptacantha* (54.4 m²), *E. polystachya* (47.9 m²) y *A. schaffneri* (21.6 m²). Los manchones con dos especies presentaron distribución bimodal con el mayor número de individuos en las clases 4 y 6 (0.9 m² a 4 m² y 8.1 m² a 12.1 m², respectivamente).

De la de las especies encontradas en este sitio *O. streptacantha*, *A. schaffneri*, *O. robusta* y *D. bicolor* fueron las más abundantes (Fig. 1.29).

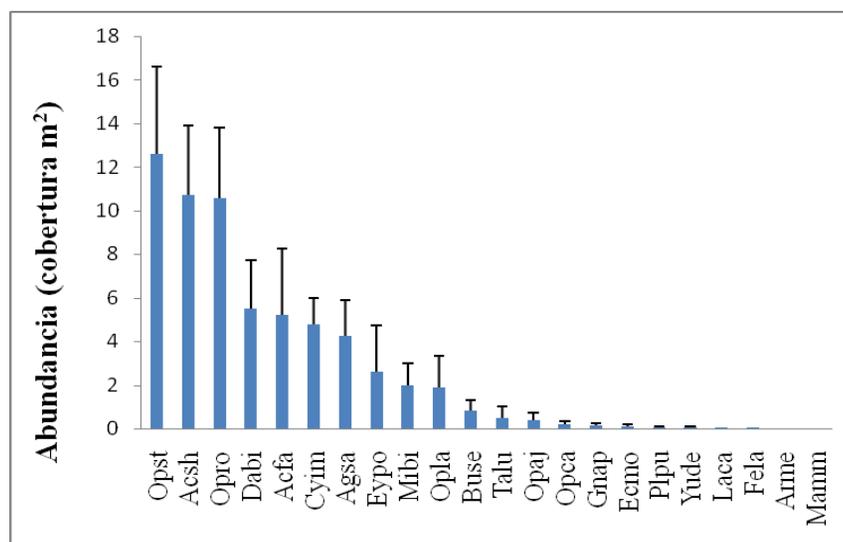


Figura 1.29. Cobertura relativa promedio (porcentaje \pm EE) de especies en Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.

Abundancia por especie

La distribución de tamaños en los manchones aislados fue leptocurtica. *O. streptacantha* presentó distribución bimodal con dos picos de frecuencia en las clases 1 y 5. En *A. schaffneri* la distribución fue sesgada a la derecha con la mayor cantidad de individuos en la clase 2, no se encontraron plantas en las clases 5, 6 y 7. *O. robusta* también presentó distribución bimodal con picos máximos en las clases 1, 2 y 4, no hubo individuos de la clase 6 (Fig. 1.30 a).

Los manchones con dos ó más especies asociadas presentaron tendencia en la distribución de tamaños en forma platicurtica. *O. streptacantha* presentó distribución bimodal con dos picos máximos en las clases 1 y 4. En *A. schaffneri* la distribución fue sesgada a la derecha con la mayor cantidad de individuos en las clases 3 y 4, sin la incorporación de nuevos individuos. *O. robusta* presentó distribución sesgada a la derecha con la mayoría de los individuos en la clase 4, no hubo individuos de las clases 6 y 7 (Fig. 1.30 b). La mayor abundancia de individuos en la clase 4 para Dabi y la menor presencia de individuos chicos en

los manchones de dos o más especies se interpreta como que es la especie que con mayor posibilidad inicia los manchones.

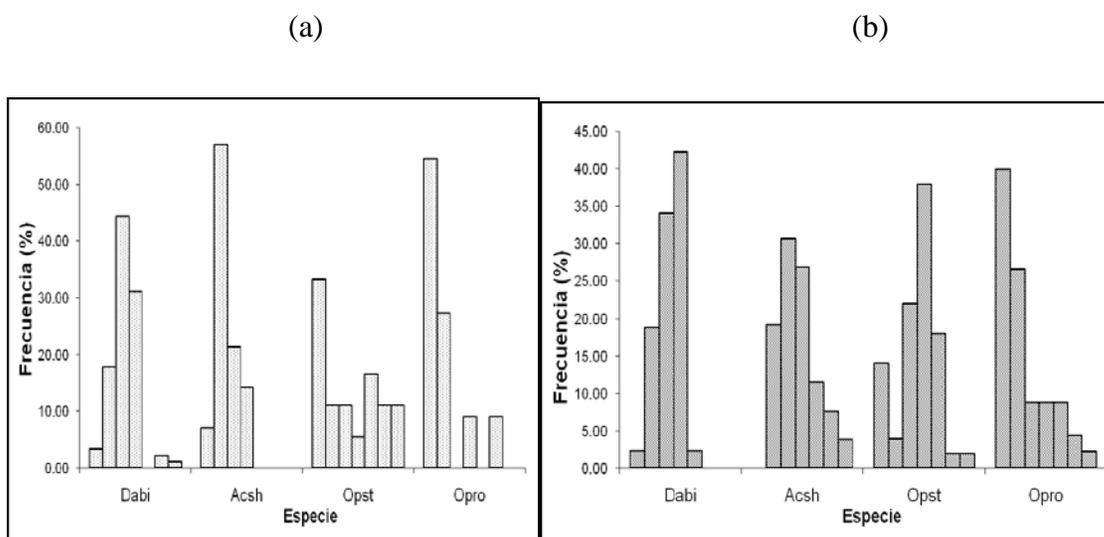


Figura 1.30. Distribución de tamaños de plantas aisladas (a) y en manchones de dos a más especies (b) en Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.

Análisis multivariado

La longitud del gradiente asociado al eje 1 fue de 2.859 desviaciones estándar. El valor asociado al primer eje fue de 0.554, los dos primeros ejes explicaron el 85.3% de la variación de los datos (Cuadro 1.17).

Cuadro 1.17. Resultados del análisis multivariable de las especies en Santiago en los cuatro ejes de ordenación.

	Análisis de Correspondencia Rectificado			
	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Longitud de gradiente	2.859			
Valores propios	0.554	0.299	0.095	0.03
Varianza explicada	55.4	85.3	94.9	97.9

La ordenación en los dos primeros ejes del análisis de componentes principales, se infiere que las primeras especies que pueden ingresar en la comunidad a un pastizal con disturbio son: *D. bicolor* que puede ser reemplazada por *E. polystachya*. Posteriormente éstas pueden ser sustituidas por *A. schaffneri*, *O. streptacantha* y finalmente por *Y. decipiens*. Las interacciones de facilitación que se encontraron fueron entre *E. polystachya* y *O. streptacantha*; entre *A. schaffneri* y *Y. decipiens*. Las interacciones de competencia fueron entre *E. polystachya* y *D. bicolor* y entre *O. streptacantha* y *A. schaffneri* (Fig. 1.31).

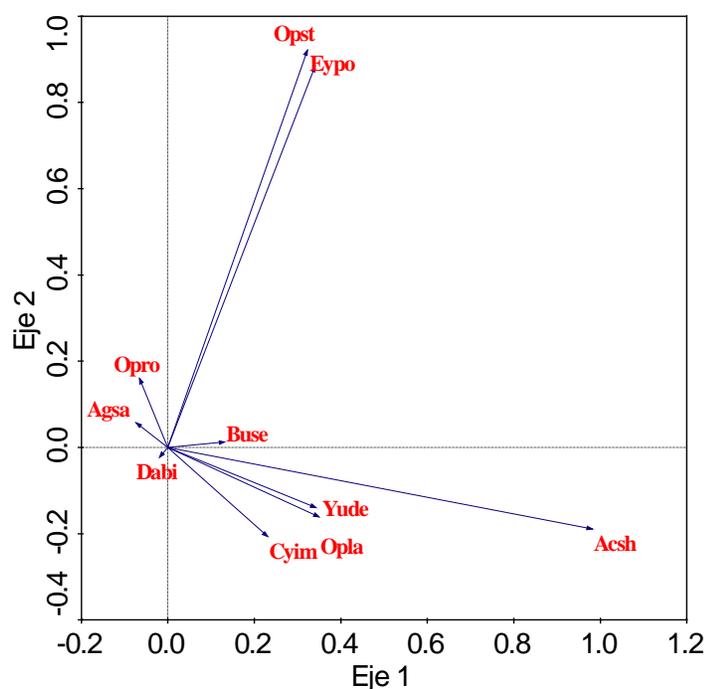


Figura 1.31. Ordenación de especies con PCA del sitio Santiago Villa de Arriaga, san Luis Potosí.

El patrón de reemplazo hipotético de los géneros vegetales clave que se infiere es el siguiente:

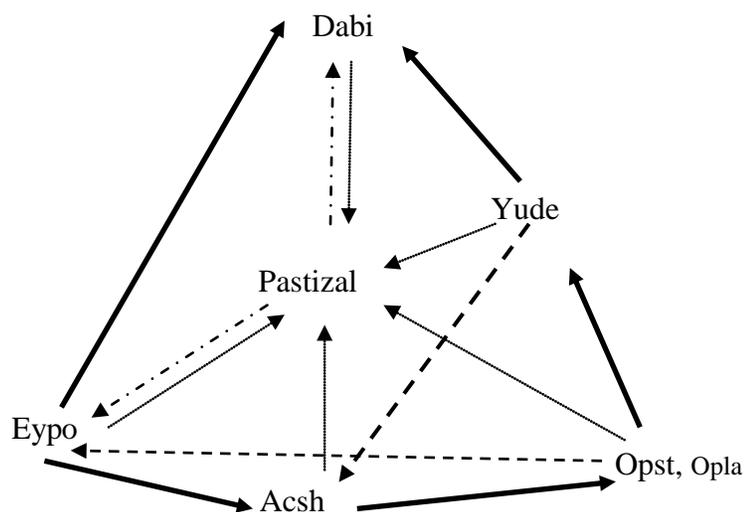


Figura 1.32. Patrón de reemplazo de especies vegetales clave de la sucesión en Santiago. Para ver detalles de las flechas ver página 51.

Análisis multivariable del gradiente completo

La longitud del gradiente fue de 4.804 desviaciones estándar, el valor propio asociado al eje 1 fue de 0.759, con los tres primeros ejes extraídos se explicó el 28.8% de la varianza de los datos (Cuadro 1.18).

Cuadro 1.18. Resultados del análisis multivariado de especies y sitios en el gradiente completo en los cuatro ejes de ordenación.

	Análisis de Correspondencia Rectificado			
	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Longitud de gradiente	4.804			
Valores propios	0.759	0.420	0.284	0.212
Varianza explicada	14.9	23.2	28.8	32.9

En la ordenación de especies y sitios en el gradiente, para los dos primeros ejes, se encontró que en el extremo izquierdo se localizaron las especies con mayor abundancia en Jalostotitlán. Por su localización en el gráfico se infiere que las especies *Opuntia jaliscana*, *Buddleja perfoliata*, *Eupatorium odoratum*, *Asterohyptis stellulata*, *Salvia tilifolia*, *Ipomoea orizabensis*, *Euphorbia dentata*, *Mimosa monancistra*, *Senecio heracleifolius* y *Tithonia tubaeformis* prefieren las condiciones más húmedas dentro del gradiente y por lo tanto en estos puntos mostraron su mayor abundancia.

Las especies *Acacia farnesiana*, *Eysenhardtia polystachya* y *Plumbago pulchella*, son compartidas en los sitios Jalostotitlán, El Ojuelo y Las Huertitas. *A. farnesiana* mostró su mayor abundancia en Jalostotitlán. En la parte media del gradiente en El Ojuelo las especies que mostraron su mayor abundancia fueron: *F. angustifolia*, *L. camara*, *V. sphaerocephala*, *B. fagaroides*, *Boerhavia* sp., *P. laevigata* y *O. tomentosa*. En el sitio Las Huertitas las especies que presentaron su mayor abundancia fueron: *Z. augusta*, *O. lasiacantha*, *O. chaveña* y *B. ferulifera*. En La Mesa, el sitio más cercano al extremo del gradiente las especies más abundantes fueron: *A. schaffneri*, *M. biuncifera*, *T. lunata*, *S. peruviana*, *J. dioica*, *O. aff. jaliscana* y *S. molle* se encontraron compartidas con Santiago el sitio más seco del gradiente, en éste último las especies más abundantes fueron: *O. streptacantha*, *D. bicolor*, *A. mexicana*, *O. robusta*, *C. imbricata*, *B. sessiliflora*, *F. latispinus*, *A. salmiana*, *A. salmiana* y *Mammillaria* sp., (Fig. 1.33).

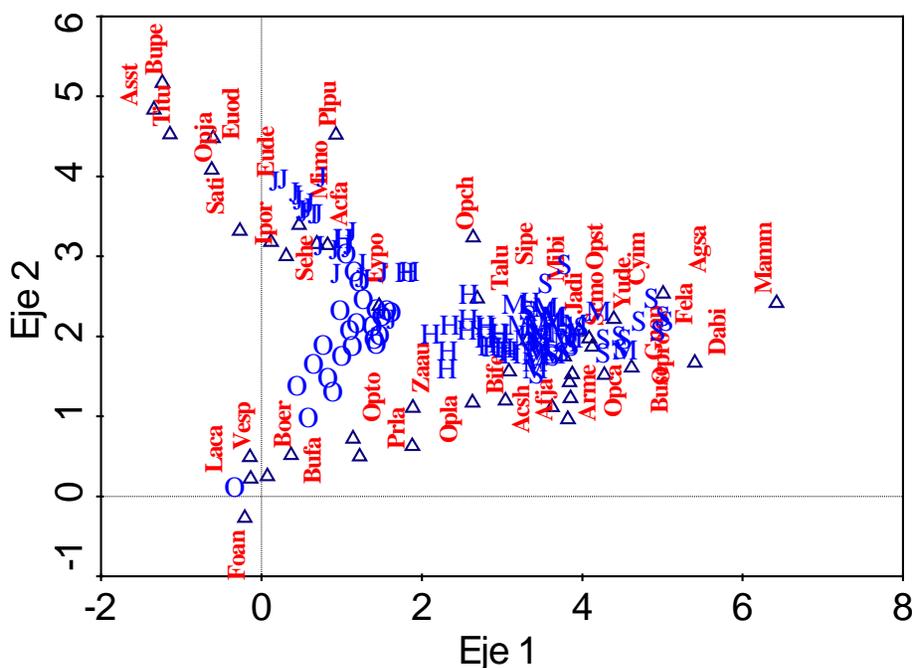


Figura 1.33. Ordenación de especies por subparcelas con DCA en los cinco sitios del gradiente.

Diversidad

Diversidad Alfa

El análisis de varianza para la diversidad alfa entre los sitios del gradiente mostró diferencias significativas ($F = 14.59, p < < 0.01$). Los sitios formaron dos grupos, el primero con los valores alfa más altos fueron El Ojuelo, Las Huertitas y Jalosttitlán (1.83 ± 0.041 , 1.65 ± 0.058 y 1.5 ± 0.085 , respectivamente). Jalostotitlán se encuentra en la etapa temprana de la sucesión, Las Huertitas entre la etapa temprana e intermedia de la sucesión y El Ojuelo en la etapa intermedia de la sucesión. Mientras que La Mesa y Santiago formaron el segundo grupo con los valores más bajos (1.23 ± 0.07 y 1.23 ± 0.08), se encuentran en la etapa madura de la sucesión (Fig. 1.34).

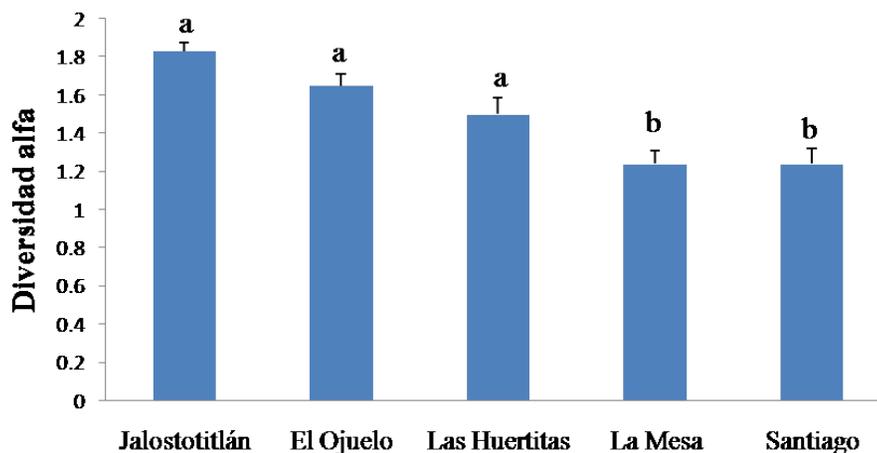


Figura 1.34. Promedio (\pm EE) de índices de diversidad alfa en los cinco sitios de estudio.

Diversidad beta

La diversidad beta estimada con el coeficiente de comunidad de Sørensen permitió precisar la semejanza florística entre las comunidades del gradiente, este análisis reveló la consistencia en los mismos grupos formados por la ordenación. Estos resultados, como se observa en el Cuadro 19, indican que hay poca similitud en la riqueza de especies entre los cinco sitios, por lo tanto la diversidad beta en el gradiente es alta. De acuerdo con este índice los sitios que comparten la mayor presencia de especies son El Ojuelo y Las Huertitas con un valor de 0.67, seguido por los sitios El Ojuelo y Jalostotitlán con 0.592, Jalostotitlán y Las Huertitas con 0.533. La Mesa y Santiago mostraron valores de semejanza de 0.42. Los valores más bajos de semejanza se presentaron entre los sitio El Ojuelo y Santiago con 0.14 y entre Jalostotitlán y Santiago con 0.17 (Cuadro 1.19).

Cuadro 1.19. Índice de semejanza de Sørensen entre los cinco sitios del gradiente.

Sitio	Jalostotitlán	El Ojuelo	Las Huertitas	La Mesa	Santiago
Jalostotitlán	1	-	-	-	-
El Ojuelo	0.592	1	-	-	-
Las Huertitas	0.533	0.666	1	-	-
La Mesa	0.275	0.285	0.195	1	-
Santiago	0.166	0.143	0.154	0.42	1

Curvas rango-abundancia

Los histogramas de rango-abundancia presentaron tendencia a estabilizarse a medida que se incrementa la cantidad de recursos (nichos disponibles) en la comunidad, lo que se refleja en un mayor número de especies registradas y la disminución en su dominancia relativa. La comunidad de Jalostotitlán presentó la mayor uniformidad o equidad en la abundancia relativa y mayor diversidad, este modelo se ajusta a un modelo de barra fraccionada (vara rota). En El Ojuelo y Las Huertitas, también presentaron curvas de “vara rota” pero con pendientes más pronunciadas. Las curvas de La Mesa y Santiago presentaron pendientes pronunciadas, lo cual se ajusta a modelo de serie geométrica (Fig. 1.35).

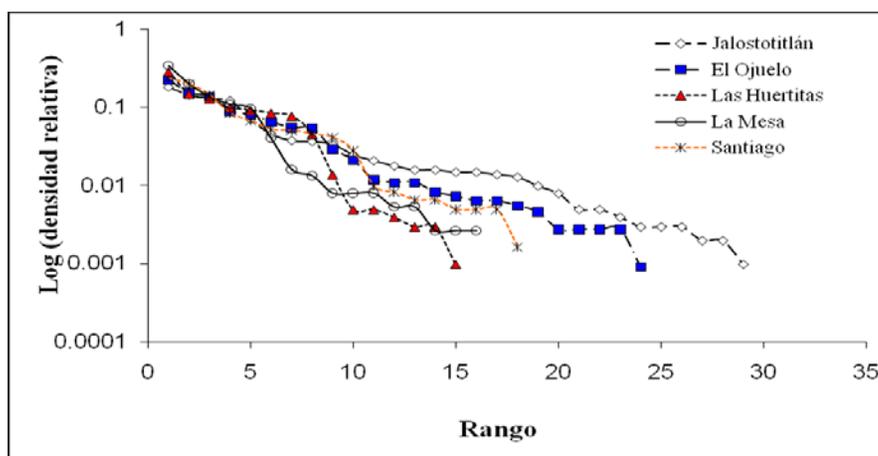


Figura 1.35. Rango-abundancia de las especies de las cinco comunidades en el gradiente de estudio.

Discusión

En general se observó que el clima en el gradiente presenta tendencia de calentamiento. A partir de la década de los 90 las temperaturas máximas incrementaron. En Jalostotitlán se observaron que las temperaturas máximas en promedio aumentaron 2.6°C ; cabe destacar que en 1998 en este sitio, se registró la temperatura máxima histórica más alta con 45°C . En El Ojuelo la tendencia es hacia el incremento en el número de meses con temperaturas más altas, que ahora cubren casi todos los meses del año. En La Mesa hay una ligera disminución de 0.3°C y en Santiago hubo un incremento en promedio de 2.7°C en las temperaturas máximas; además, con tendencia a incrementar el número de meses con temperaturas más altas.

La temperatura mínima también mostró tendencia a incrementarse. En la mayoría de los sitios durante la época invernal se presentaron mínimas más altas, a excepción de Jalostotitlán que presentó una tendencia de mínimas más bajas.

La precipitación promedio mensual presentó una tendencia de recorrer el inicio del periodo de lluvias significativas hasta agosto. Con excepción de Santiago, las precipitaciones más altas en casi todos los sitios del gradiente se presentaron en julio de los años 1976, 1991 y 2008, estas aumentaron dos veces el promedio mensual histórico. Aunque en La Mesa fue 4.5 veces más alta. Sin embargo, en los sitios más secos (La Mesa y Santiago) se presentó un evento de sequía extrema en el mes de julio (9 mm y 4 mm, respectivamente) de 1971.

En general en esta región, se observó una tendencia hacia el aumento en la temperatura máxima y la disminución de las lluvias invernales. Se prevé que los cambios en el régimen climático afecten los ciclos de vida de las plantas, los principales efectos directos derivados de las variaciones en la temperatura y precipitación, serían alteraciones fisiológicas por exposición a temperaturas fuera del umbral permitido (McCarty, 2001), deficiencias hídricas y

cambios por respuesta a nuevas concentraciones de CO₂ atmosférico (Watson *et al.*, 1997). Entre los efectos indirectos que se tendrían están cambios en la cantidad y clase de vectores y patrones de dispersión de las especies, estos cambios ya se han presentado en el pasado, registros de polen señalan que hace 8,200 años, ocurrieron cambios significativos en la composición y distribución de especies en los periodos fríos (Tinner y Lotter, 2001).

Los cambios identificados en la cantidad y régimen de lluvias en el gradiente, podrían estar relacionados con la abundancia de las especies como ha sido sugerido por algunos autores como Neilson (1986), quien señala, que un cambio estacional de los patrones de lluvia en muchos ecosistemas áridos y semiáridos, podría favorecer el establecimiento de especies arbustivas, debido a que el aumento de lluvias veraniegas favorece la fisiología C₄. Quinfeng y Brown (1996) demostraron que el aumento en la cantidad de leñosas en el desierto de Chihuahua, se debió a que a partir de 1977 se incrementó la precipitación de las lluvias invernales. Sin embargo, también se señala que los cambios climáticos podrían favorecer las poblaciones de suculentas como los nopales, por su eficiencia para adaptarse en corto plazo a condiciones de perturbación climática (Nobel y Bobich, 2002), aunque, también hay que tomar en cuenta el manejo de las poblaciones.

En Jalostotitlán se encontró la riqueza más alta en el gradiente, el segundo sitio con mayor número de especies fue El Ojuelo. En Las Huertitas el número de especies registradas fue 32% menor que en El Ojuelo; que además, presentó el menor número de especies en el gradiente. En La Mesa y Santiago la riqueza fue semejante.

En promedio el 47% de las especies encontradas fueron leñosas sufrútice indicadoras de perturbación, lo que enriquece la comunidad en términos de número de especies (Smith y Smith, 2001). Ésta especies se encontraron con alta cantidad de individuos, pero con baja

abundancia y su influencia en ésta comunidad es muy fuerte, debido a que se evidenció un posible efecto de competencia sobre las especies leñosas y las suculentas; esta condición no permite la plena manifestación de las interacciones bióticas de deberían estar dirigiendo la sucesión en las comunidades estudiadas. Lo anterior abre la perspectiva para la investigación de dichas especies y su efecto en la dinámica de las comunidades del gradiente.

El sitio con mayor número de manchones fue Las Huertitas y el menor fue Santiago. Los sitios con mayor humedad en el gradiente (Jalostotitlán, El Ojuelo y Las Huertitas), mostraron similar número de manchones y cerca del doble que los sitios con menor humedad en el gradiente (La Mesa y Santiago). La riqueza de manchones fue similar entre los sitios Jalostotitlán y El Ojuelo.

El estado favorecido de un manchón es la integración y representación de una especie por cada grupo funcional (*sensu* Fox, 1999). Este proceso sugiere que en la estructuración temprana existen reglas de ensamblaje que permiten su coexistencia. Este mecanismo podría estar fundamentado en el patrón de diversidad y uniformidad de especies que se observa en el análisis estructural de las comunidades.

El manchón (medido como unidad) con mayor riqueza y abundancia se presentó en El Ojuelo en las parcelas con exposición norte (124 m^2), estuvo compuesto por ocho especies seriales tempranas y seriales intermedias. El manchón de menor tamaño se encontró en Las Huertitas (44 m^2), que estuvo formado por también por ocho especies, seriales tempranas, seriales intermedias y seriales avanzadas, sin embargo, éstas últimas presentaron poblaciones formadas por individuos juveniles. El manchón más grande al sumar cada especie, se encontró en Santiago (124 m^2). Este estuvo formado por la asociación entre especies seriales tempranas,

intermedias y tardías, aunque, en este sitio las especies se encontraron en estadios seriales más avanzados.

La fase de desarrollo de los manchones varió entre sitios, se encontró una tendencia a presentar tamaños de individuos de estadios seriales más avanzados conforme se aumentaba en número de especies. Algunos manchones presentaron ausencia de clases de tamaños. Lo que podría indicar que en las poblaciones se presentaron eventos que evitan la incorporación masiva de especies, debido probablemente a cambios en el clima como el que se presentó en 1990, cuando hubo una temperatura mínima de -4.5°C , o los que se registraron en el 2002, con dos periodos de lluvia (bimodal).

La mayor proporción de manchones aislados se encontró en La Mesa y Santiago que en promedio fue del 71.5%. Lo anterior se debe a que en estos sitios, las condiciones menos favorables como el estrés por humedad y menor fertilidad, permiten alta incorporación de especies seriales iniciales.

Las poblaciones de especies muestreadas en los cinco sitios del gradiente registraron diferencias en tamaño (predominio) y densidad, lo que produjo diferentes formas de distribución poblacional. En la mayoría de los individuos aislados de las comunidades de Jalostotitlán, El Ojuelo y La Mesa, la distribución de tamaños fue leptocurtica con el mayor porcentaje de individuos en los valores centrales ó juveniles de tamaños intermedios en las especies seriales iniciales y en las especies seriales tardías con la mayor concentración de valores en la incorporación de nuevos individuos. En Las Huertitas y Santiago la distribución de tamaños tendió a ser platicurtica con reducido grado de concentración en los valores centrales, lo que indica que son poblaciones con tendencia a estabilizarse.

En los manchones con asociación de dos o más especies la distribución de tamaños en las poblaciones también presentó variaciones. En Jalostotitlán la mayoría de las especies mostró distribución leptocurtica a excepción de *E. polystachya* que fue platicurtica, con el mayor porcentaje de individuos en los valores centrales ó juveniles de tamaños intermedios en las especies seriales iniciales y en las especies seriales tardías con la mayor concentración de valores en la incorporación de nuevos individuos.

En El Ojuelo la mayoría de las especies de las parcelas con exposición norte, presentaron distribución leptocurtica, con el mayor porcentaje de individuos en los valores centrales ó juveniles de tamaños intermedios en las especies seriales iniciales y en las especies seriales tardías con la mayor concentración de valores en la incorporación de nuevos individuos; a excepción de *F. angustifolia* y *B. fagaroides* que fue platicurtica, lo que indica que son poblaciones con tendencia a estabilizarse. En las parcelas con exposición sur las especies presentaron distribución leptocurtica, con el mayor porcentaje de individuos en los valores centrales ó juveniles de tamaños intermedios en las especies seriales iniciales y en las especies seriales tardías con la mayor concentración de valores en la incorporación de nuevos individuos.

En las Huertitas la mayoría de las especies presentó distribución platicurtica, con reducido grado de concentración en los valores centrales, lo que indica que son poblaciones con tendencia a estabilizarse; a excepción de *O. lasiacantha* que presentó distribución leptocurtica, con el mayor porcentaje en la incorporación de nuevos individuos. En La Mesa la mayoría de las especies mostró distribución leptocurtica, con el mayor porcentaje de individuos en los valores centrales ó juveniles de tamaños intermedios en las especies seriales iniciales, intermedias y tardías. En Santiago la mayoría de las especies presentaron tendencia

hacia la distribución platicurtica, con reducido grado de concentración en los valores centrales, lo que indica que son poblaciones con tendencia a estabilizarse.

Acacia farnesiana se encontró presente en los cinco sitios de estudio; sin embargo, su abundancia disminuyó fuertemente en La Mesa y en Santiago al grado de encontrarse como especie rara. Su distribución está limitada por los cambios de humedad en el gradiente (Smith y Smith, 2001). Otra especie tardía que ya no figura en la comunidad es *Cupressus benthamii*, de la cual sólo quedan relictos; es probable sea la especie que representa la fase clímax en este sitio. Sin embargo, puede ser que su distribución esté limitada por la falta de dispersores, además debido a su explotación desmedida para la manufactura de muebles.

A. farnesiana también se evidenció la falta de incorporación de nuevos individuos, probablemente por cambios repentinos que ocurren de manera esporádica, en respuesta a pulsos aleatorios de los factores del ambiente, lo que puede ser debido a problemas en la dispersión o por depredación de sus semillas por insectos de la familia Bruchidae (Lorea-Barocio *et al.*, 2006). Sin embargo, se observó que tienen dos periodos de producción de semillas en el mismo ciclo (observación personal), esta respuesta la ha mantenido como predominante en Jalostotitlán y El Ojuelo. También es probable que por eventos climáticos extremos, pudieron haber influido en la muerte de individuos, como el que se presentó en 1998, en el cual la temperatura máxima fue de 45°C (Zedler, 1981). Sin embargo, también hay evidencias de periodos con alta incorporación de individuos, también como respuesta a mayor cantidad de recursos como cuando hubo en promedio 27% más precipitación el año de 1982.

Eysenhardtia polystachya fue la especie predominante en El Ojuelo. No presentó preferencia de establecimiento por la exposición. Sin embargo, en las parcelas con exposición sur se encontraron más individuos con estadios seriales más avanzados. No se encontró incorporación de juveniles en los manchones aislados ni en los formados con dos o más

especies. Lo anterior puede indicar que la especie tiene problemas en la incorporación de individuos, influenciado por cambios en las condiciones climáticas como disminución drástica en la temperatura como la que se presentó en El Ojuelo en el 2005, en la cual se registraron -8.5°C; además, también cabe la probabilidad de que sea por la falta de dispersores, ó por el sobrepastoreo. Ésta especie se encontró presente en los cinco sitios de estudio, sin embargo, su abundancia disminuyó fuertemente en La Mesa y en Santiago, donde se encontró como especie rara, por lo que su distribución está limitada por los cambios de humedad en el gradiente (Smith y Smith, 2001).

Acacia schaffneri mostró su mayor abundancia en Las Huertitas, esta especie es considerada como serial intermedia (Flores y Yeaton, 2000). Se encontró presente en los cinco sitios; en Santiago y en La Mesa fue la segunda especie con mayor predominio. Sin embargo, en El Ojuelo mostró poca abundancia a pesar de que éste último sitio está contiguo a Las Huertitas; lo anterior se debe a que éste último sitio tiene mayor tiempo de barbecho.

Mimosa biuncifera fue la especie con mayor predominio en La Mesa, la cual es considerada como serial temprana o pionera en la sucesión (Rzedowski, 1978). A pesar de ser una especie heliófila presentó ausencia de incorporación de nuevos individuos, posiblemente por la falta de dispersores o la tendencia de la especie a la reproducción vegetativa por medio de rizomas. Se encontró en tres sitios del gradiente (Las Huertitas, La Mesa y Santiago); sin embargo, en los dos primeros sitios fue más abundante, su distribución puede estar limitada por la humedad, tanto alta como baja.

En Santiago la especie predominante fue *Opuntia streptacantha*, la cual es considerada serial tardía. Se presentó en cuatro de los cinco sitios, en El Ojuelo y Jalostotitlán reveló muy poca abundancia y encontró como especie rara. En Las Huertitas no estuvo presente y en La Mesa fue la tercera especie con mayor predominio. Los individuos aislados mostraron

estructura de tamaños bimodal, lo que puede representar pulsos de incorporación históricos (Bunyavejchewin, *et al.*, 2002), también pudo ser por los eventos climáticos que se presentaron en 1966 y 1990 con lluvias muy abundantes. Whittaker (1967), menciona que este tipo de poblaciones muestran complejidad genética. Los manchones con dos o más especies, también presentaron distribución bimodal, indicando que estos manchones están formados por individuos de estadios seriales más avanzados en la sucesión. La tendencia de las curvas es a la de “J” invertida, esta forma de tamaños dominada por individuos de talla pequeña, ya ha sido encontrada en otras suculentas (Hernández-Oria *et al.*, 2006).

Las interacciones son más evidentes en los gradientes ambientales, donde la heterogeneidad propicia el surgimiento de sitios de establecimiento de especies tardías bajo el dosel de leñosas pioneras e intermedias. Numerosos estudios han comprobado que bajo el dosel de leñosas se establecen plántulas de suculentas (Yeaton, 1978; Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Flores y Yeaton, 2000; Flores y Jurado, 2003; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008).

Los patrones de abundancia de muchas especies demostraron relaciones positivas o negativas con la abundancia de otras especies, esto es un indicio de mecanismos de facilitación y competencia, lo cual es esperado en la disminución o incremento en la abundancia de otros individuos (Roughgarden y Diamond, 1986; Callaway, 1995).

En La Mesa se encontraron el mayor número de especies en interacciones de facilitación: entre una especie serial temprana (Mibi) y una especie serial intermedia (Acsh), una especie serial temprana (Mibi) y una serial tardía (Opst) y una especie serial intermedia (Acsh) y una serial tardía (Opst). En Jalostotitlán interacciones de facilitación entre una especie serial temprana (Acfa) y una serial tardía (Opla). En Las Huertitas interacciones de

competencia entre una especie serial intermedia (Acsh) y una serial tardía (Opla), y de facilitación entre una serial temprana (Eypo) y una serial tardía (Opla).

El reemplazo con especies del estadio serial tardío, evidencia un patrón de perturbación crónica que propicia un comportamiento cíclico (Watt, 1947). Este modelo ya ha sido probado anteriormente en comunidades al sur del desierto Chihuahuense (Flores y Yeaton, 2000), donde factores de disturbio dejan espacios abiertos, entonces las especies colonizadoras pueden usar los claros para establecerse, pero también son sitios de establecimiento (nodrizas) para la entrada de especies tardías que cuando crecen las reemplazan. El reemplazo con especies del estadio serial temprano o intermedio, indica que se trata de un clímax sucesional o multiestadios (Sutherland, 1974).

La mayoría de las especies seriales iniciales (*Acacia farnesiana*, *Eysenhardtia polystachya* y *Mimosa monancistra*) presentaron distribuciones con incorporación aleatoria o nula, por lo que sus poblaciones estarían sujetas a procesos probabilísticos determinados por el manejo o los cambios climáticos regionales como el aumentó en la temperatura máxima, lo que influye en los umbrales de crecimiento en las especies. Sin embargo, es necesario realizar nuevos estudios para conocer los patrones de dispersión como posibles causas en la falta de incorporación.

A. schaffneri y *M. biuncifera*, también mostraron poblaciones con incorporación aleatoria. Su distribución estuvo influenciada por el tiempo de barbecho de las parcelas muestreadas y también por ciclos de establecimiento intermitentes influenciados por cambios climáticos como los ocurridos en Santiago en 1966 y 1990, donde hubo 375% más lluvia que el promedio histórico. Asimismo, presentaron interacción de facilitación, por lo que la estructura de tamaños está regida por procesos estocásticos y a su vez deterministas.

Esto nos da una idea de la complejidad en la formación de las asociaciones entre especies en cada sitio. El patrón encontrado revela que, muy probablemente, la estructuración de especies está definida por el carácter sucesional de las especies involucradas. Es similar al descrito para la colonización de especies leñosas en pastizales naturales del Desierto Chihuahuense (Yeaton y Romero-Manzanares, 1986, Flores y Yeaton, 2000).

Entonces ¿cuáles factores fueron más importantes en la abundancia de las especies en las comunidades?, en general la abundancia de las poblaciones fue afectada por factores estocásticos como la incorporación aleatoria y por cambios en los patrones climáticos, pero otros aspectos como las diferencias en la humedad entre los sitios extremos y las interacciones entre especies, son evidencia de que el determinismo también es importante en la formación de las comunidades.

Las comunidades estudiadas mostraron estar estructuradas en mayor o menor medida por ambos procesos, en la importancia de la prevalencia de uno u otro influyó la cantidad de recursos disponibles, la respuesta de las especies a los cambios en el medio y la importancia de las interacciones.

La ordenación de las especies en los sitios del gradiente completo mediante el análisis con DCA permitió de manera indirecta inferir un gradiente de humedad. Jalostotitlán representó el extremo húmedo y Santiago el extremo árido. Además el acomodo de las especies y la formación de manchones plantea un esquema sobre la secuencia sucesional de las comunidades.

Las diferencias en la composición de especies en los sitios extremos pueden deberse a características funcionales que tienen las especies para crecer y desarrollarse en determinado ambiente, además de las interacciones de facilitación y competencia que se establezcan entre

las mismas; pero también se encontró evidencia del efecto perjudicial de las especies sufrútice sobre las leñosas y suculentas de los sitios del gradiente.

La variación en la riqueza sugiere que el acomodo entre especies está estructura principalmente por las interacciones de facilitación y competencia y está relacionado con la existencia de un ensamblaje no aleatorio, lo anterior se evidencia en la secuencia de asociación entre los grupos funcionales. Aquellas especies con nichos similares no pueden existir juntas (Tilman, 1982); sin embargo, si se encuentran en diferentes estados vitales es posible su coexistencia.

Las diferencias en abundancias relativas a nivel alfa pueden deberse a la cantidad de recursos, los sitios con mayor cantidad de recursos suelen tener mayor cantidad de individuos, que los sitios con menores recursos (Begon *et al.*, 1999). Los sitios con mayor humedad (Jalostotitlán, Las Huertitas y El Ojuelo) en el gradiente, registraron los índices de diversidad alfa más alta, debido a que existen más recursos y por lo tanto mayores nichos. Los sitios de menor humedad en el gradiente La Mesa y Santiago, presentaron la menor diversidad.

La variación en el reemplazo de especies en el gradiente se observó con mayor claridad en el análisis de ordenación, donde se muestra que la composición de especies y su abundancia difieren entre los sitios extremos, el cual está ligado al gradiente de humedad, donde se observan que los sitios con mayor humedad (Jalostotitlán, El Ojuelo y Las Huertitas), son semejantes en la composición de especies y forman un continuo. Los sitios con menor humedad (La Mesa y Santiago) forman otro grupo con semejanzas entre sí, pero distintos con las comunidades del extremo méxico, evidenciado por el índice de comunidad. El reemplazo de especies es menor en los sitios con mayor humedad (Jalostotitlán, El Ojuelo y Las Huertitas) del gradiente, presentando diferencias en composición florística y abundancia con el sitio del extremo xérico (Santiago).

Los histogramas de rango-abundancia mostraron una tendencia a estabilizarse a medida que hay mayor cantidad de recursos (nichos disponibles) en la comunidad, lo que se refleja en incremento en el número de especies registradas y la disminución en su dominancia relativa. La comunidad de Jalostotitlán presentó la mayor uniformidad o equidad en la abundancia relativa, por lo que se espera una mayor uniformidad en la abundancia relativa y mayor diversidad, este modelo se ajusta a un modelo de barra fraccionada, características de comunidades ricas en recursos, no hay una fuerte predominio de una especie en particular en la comunidad y la competencia rige el establecimiento de las especies. Conforme disminuye la humedad a través del gradiente, la cantidad de recursos también disminuye por lo que en las comunidades de El Ojuelo y Las Huertitas, presentan curvas con pendientes menos uniformes. También indica que dichas comunidades se encontraron en los estadios seriales tempranos, influido por factores de desequilibrio como el disturbio antrópico.

Las curvas de La Mesa y Santiago presentaron pendientes pronunciadas, indican que hay una gran predominio de ciertas especies dentro de la comunidad y por lo tanto una baja diversidad (Magurran, 2004), las interacciones bióticas mantienen una mayor estabilidad en el sistema. Esto resultados están de acuerdo con otros estudios que mencionan que en gradientes de aridez, conforme disminuye la humedad también disminuye la diversidad (Stubbs y Wilson, 2004). Estas comunidades se encontraron en estadios seriales más avanzados, donde el régimen de disturbios está influido por el clima como único factor.

En el Altiplano Mexicano, la regeneración de suculentas presenta un patrón espacial asociado a especies leñosas ya establecidas (Flores y Yeaton, 2000). Este patrón sugiere la existencia de un balance neto entre las interacciones bióticas, propiciado por el estrés de humedad que favorece la dispersión bajo la cobertura de especies pre-establecidas a lo largo

de su ciclo de regeneración. En este trabajo se evidenciaron interacciones positivas y negativas a lo largo del gradiente en estudio.

Hasta el momento, apenas hay resultados que demuestren la existencia de la competencia en esta región (Yeaton, 1978; Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Flores y Yeaton, 2000). Por lo que es importante dilucidar la importancia de las interacciones de facilitación como estructuradoras de las comunidades vegetales. En este contexto, la presencia de especies seriales pioneras y seriales intermedias, capaces de modificar el ambiente tató biótico como abiótico es clave para poner en marcha el proceso sucesional hacia la conservación o restauración.

Conclusiones

El análisis de la estructura de la vegetación por tamaño de manchón y por especie permitió conocer el estadio de desarrollo serial de las especies predominantes en cada sitio.

Las características en la composición florística y la estructura de las especies variaron en el tiempo y en el espacio. La zona está constituida por dos zonas, la primera constituida por los sitios con mayor humedad (Jalostotitlán, El Ojuelo y Las Huertitas) y la segunda con menor humedad por los sitios La Mesa y Santiago; donde los cambios estructurales están sujetos principalmente a factores de no-equilibrio, este último evidenciado en la incorporación aleatoria, influida por la variabilidad climática y el efecto de las especies sufrútice.

Se demostró falta de incorporación de plántulas en las especies pioneras e intermedias, lo que podría poner en peligro las interacciones de facilitación entre estas especies y las de la estadio serial sucesional siguiente (tardías) y como consecuencia el proceso sucesional de la región.

A escala regional, la variación en el reemplazo de especies en el gradiente se observó con mayor claridad en el análisis de ordenación, donde se muestra que la abundancia de especies difiere entre los sitios extremos. Las tres primeras comunidades (Jalostotitlán, El Ojuelo y Las Huertitas) presentaron estadios seriales tempranos y las dos últimas (La Mesa y Santiago) estadios seriales más maduros o avanzados.

Bibliografía citada

- Archer, S. 1990. Development and stability of grass-woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, USA. *Journal of Biogeography* 17:453-462.
- Barbour, M.G., J.H. Burk, W.D. Pitts, F.S. Gilliam and M.W. Schwartz. 1998. *Terrestrial plant ecology*. Third edition The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California.
- Braun-Blanquet. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. H. Blume Ediciones. Madrid. 820 pp.
- Brooker, R. W. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist*. 171:271-284.
- Bruno, J.F., J.J. Stachowicz and M.D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 3:119-125.
- Bunyavejchewin, S., P. J. Baker, J. V. LaFrankie, and P. S. Ashton. 2002. Floristic structure of seasonal dry evergreen forest at Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, western Thailand. *Natural History Bulletin of the Siam Society* 50:125-134.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 6: 306-348.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession*. Carnegie Inst. Washington Pub. 242. 512 pp.
- Crawley, M.J. 1986. *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 496 pp.
- Dansereau, P. 1957. *Biogeography and ecological perspective*. Ronald, New York. 394 p.

- García, E. (1988). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto Nacional de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 246 p.
- Flores, F.J. y R.I. Yeaton. 2000. La Importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el Altiplano Mexicano. *Interciencia* 25: 365-371.
- Gauch, H.G. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, U.S.A. 298 pp.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 53:1-20.
- Hernández-Oria, J.G., R.J., Chávez y M.E. Sánchez. 2006. Estado de conservación de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N.P. Taylor en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 3:68-95.
- Hill, M.O. 1979. *Decorana: a Fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging*. New York. USA.
- Hill, M.O. and Gauch, Jr. 1980. Detrended Correspondence analysis as improved ordination techniques. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Horn, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annals Review Ecology Systems* 5:25-37.
- Hutchinson, G.E. 1978. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven, CT: Yale University Press. USA.
- Huston, M.A. and DeAngelis, D.L. 1994 Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *Am. Nat.* 144, 954-977.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. ter Brak and O. F. R. van Tongeren, 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1981. *Síntesis geográfica del estado de Jalisco*. Secretaría de Planeación y Presupuesto, México. 306 pp.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2002. *Síntesis geográfica del estado de San Luis Potosí*. 2da. Edición. Secretaría de Planeación y Presupuesto, México.
- Kent, M. and J., BALLARD. 1988. Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. *Vegetatio*, 78:109-124.
- Kent, M.; P., Coker. 1992. *Vegetation description and analysis: a practical approach*. Belhaven Press, London. 363 pp.

- Kershaw, J.K.A., and H.H. Looney. 1985. Quantitative and dynamic plant ecology. 3d. Arnold, London. En Palmer, M. and P. White. 1994. Scale Dependence and the species-area relationship. *The American Naturalist* 144:717-740.
- Lorea-Barocio, J., J. Romero-Nápoles, J. Valdez-Carrasco y J. L. Carrillo-Sánchez. 2006. Especies y hospederas de los Bruchidae (Insecta: Coleoptera) del estado de Jalisco, México. *Agrociencia* 40:511-520.
- Lortí, C.J., R.W. Brooker, P.C.Z. Kikvidze, R. Michalet, F.I. Pugnaire and R.M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 2:433-438.
- MacArthur, R.H. and J.H. Connell. 1986. *The biology of populations*. Wiley, New York. USA. 200 pp.
- McCarty, J.P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* 2:320-331.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing Science Ltd. USA. 21 pp.
- May, R.M. 1984. An overview: real and apparent patterns in community structure. In: Strong, D.R., D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (eds) *Ecological communities, conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA. 1-6 pp.
- Neilson, R.P. 1986. High resolution climatic analysis and southwest biogeography. *Science*. 232:27-33.
- Nobel P.S., and E.G., Bobich. 2002. Environmental biology. In *Cacti: Biology and Uses*, 57-7 pp. Ed. P S Nobel. Berkeley, California, USA: University of California Press.
- Odum, E. P. 1972. *Ecología*. 3ra. edición, Interamericana. México, D.F. 639 pp.
- Pickett, S.T.A. and P.S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. Orlando, Florida. EE.UU.
- Pickett, S.T.A. 1989. Space-for-time substitutions as an alternative to long-term studies. In *Long-term studies in Ecology*. Ed. G. E. Likens, New York. pp.110.
- Qinfeng, G. and H. J. Brown. 1996. Interactions between winter and summer annuals in the Chihuahuan Desert. *Oecologia* 1:123-128.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F. 431 pp.

- Roughgarden, J. y J. Diamond. 1986. Overview: the role of the species interaction in community ecology. In: Diamond, J. y T.J. Case (eds.). Community Ecology. Harper and Row, New York. 333-334 pp.
- Shannon, C.E., and W., Weaver. 1949. Mathematical theory of communication urbana: University of Illinois Press.
- Smith, R. L. y M. Smith. 2001. Ecología. 4ta. Edn. Adison Wesley. Madrid, España. 664 pp.
- Sörensen, T. A. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociobiology based on similarity of species content and its application to analyses of vegetation in Danish commons. K dan Vidensk Selsk Biol. Skr. 5: 1-40.
- Steel, R.G.D y J.H. Torrie. Bioestadística. 1980. Editorial McGraw-Hill. Bogotá, Colombia. 413 pp.
- Stubbs, W. J. and Wilson, J. B. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. Journal of Ecology 92: 557-567.
- Sutherland, J.P. 1974. Multiple stable points in natural communities. American Naturalist 108:859-873.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México 431 pp.
- Ter Braak, C.J.F. 1987. CANOCO-a FORTRAN program for Canonical Community Ordination. Version 4.5. Ithaca, New York.
- Ter Braak, C.J.F. 1990. Update notes: CANOCO versión 4.5. Agricultural Mathematics Group, Wageningen. 94 p.
- ter Braak, C.J.F. and I.C. Prentice. 1988. A theory of gradient analysis. Advances in Ecological Research, 18, 271-317.
- Tinner W. and A.F., Lotter. 2001. Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. Geology 29: 551-554.
- Valiente-Banuet A, and E., Ezcurra. 1991. Shade as cause of association between the cactus *Neobuxbamia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. Journal of Ecology 79, 961-971.
- Walker, L.R. and R. del Moral. 2006. Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge, University Press. Uk. 442 pp.
- Watson, R.; Zinyowera, M.; Moss, and R.; Dokken, D. 1997. The regional impacts of climate change: an assessment of vulnerability. Summary for policymakers. Report of IPCC Working group II. 16pp.

- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22.
- Whittaker, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biology Review* 49:207-264.
- Whittaker, R.H. 1970. *Communities and ecosystems*. The MacMillan Company. New York, USA. 158 pp.
- Whittaker, R.H. and S.A., Levin. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theory of population biology* 12:117-139.
- Weins, J.A. 1984. On understanding a non-equilibrium word: myth and reality in community patterns and processes. *In*: Strong, D.R., D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (eds.) Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA 439-457 pp.
- Yeaton, R.I. 1978. A cyclical relationships between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 66:651-656.
- Yeaton, R.I. and A. Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association southern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 74:211-217.
- Zagt, R.H. y M.J.A. Werger. 1997 Community structure and demography of primary species in tropical rain forest. Tropenbos, Guyana, Georgetown. 21-38 pp.
- Zedler, J. B. 198. Coastal wetlands management: restoration and establishment. California Grant College. University of California, USA. 568-560 pp.

Capítulo II

Factores abióticos involucrados en la facilitación entre leñosas y suculentas en el Altiplano Mexicano.

Resumen

Las interacciones de facilitación y competencia varían inversamente a través de gradientes de estrés abiótico. Mientras que la competencia es más importante en ambientes más húmedos, la facilitación es más frecuente en ambientes con mayor estrés. En este trabajo se analizó bajo condiciones de invernadero, el crecimiento de plántulas de tres leñosas y dos suculentas, que comúnmente presentan interacciones de facilitación entre ellas en un gradiente climático del Altiplano Mexicano. El objetivo fue discernir si las respuestas de las especies son consistentes con la hipótesis de que las leñosas (pioneras) tienen características de nodrizas (especies que facilitan la entrada de otras especies a la comunidad vegetal, estas muestran tasa de crecimiento alto, menor proporción en el área fotosintética, mayor tasa de asimilación neta y menor eficiencia cuántica actual, mientras que las suculentas (seriales tardías) funcionan como protegidas; éstas muestran crecimiento lento y bajo, mayor proporción del área fotosintética, menor tasa de asimilación neta y mayor eficiencia cuántica actual. *Acacia farnesiana* y *Opuntia jaliscana* provienen del Predio Los Vallejo, en Jalostotitlán, Jalisco (sitio húmedo); mientras que *Prosopis laevigata* y *Opuntia streptacantha* del Predio Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí (sitio árido). *Acacia schaffneri*, se encuentra en ambos sitios. A plántulas de dos meses de edad, se les aplicaron tratamientos con diferentes niveles de radiación (alta y baja), humedad (alta y baja) y fertilidad (alta y baja) por un período de tres meses. El crecimiento se evaluó a través de la tasa de crecimiento relativo (RGR) y sus componentes: la proporción de área fotosintética (LAR) y la tasa de asimilación

neta (NAR). Se midió también la respuesta de la fluorescencia de la clorofila mediante la eficiencia cuántica potencial (F_v/F_m') y actual ($\Delta F/F_m'$) y la tasa de transporte de electrones (ETR). Los resultados indican que las leñosas tuvieron tasas de crecimiento relativo menores que las suculentas, estos resultados son contrarios a los esperados. Todas las especies mostraron mayor crecimiento en radiación alta que en baja. También incrementaron su crecimiento con buen abasto de agua, con excepción de *P. laevigata* y *A. farnesiana* que crecieron mejor con la menor disponibilidad de agua. La fertilidad del suelo no afectó el crecimiento de *P. laevigata* ni de *A. schaffneri* (Jalostotitlán). Sin embargo, en *A. farnesiana* y *A. schaffneri* (Santiago), el suelo con alta fertilidad disminuyó la RGR, mientras que las suculentas crecieron más. Las especies revelaron diferentes patrones para la asignación de recursos, en función de los tratamientos aplicados. El análisis del crecimiento mediante la RGR, reveló que la cantidad de luz no fue un factor determinante en la función como nodrizas o protegidas. Sin embargo, los componentes de RGR revelaron que las suculentas presentaron mayor LAR en el tratamiento de luz baja, lo que significa que están más adaptadas a la sombra. Mientras que las leñosas mostraron mayor NAR, por lo que parecen estar más adaptadas a las condiciones que dominan en los espacios soleados. Las leñosas mostraron respuestas específica por especie a los tratamientos de humedad y fertilidad. La variación de RGR en las leñosas estuvo fuertemente relacionada con NAR, mientras que en las suculentas la variación de RGR estuvo relacionada con ambos componentes (NAR y LAR). La eficiencia cuántica potencial (F_v/F_m'), mostró valores promedio de 0.8 por lo que las especies no presentaron fotoinhibición como respuesta a los tratamientos. Las especies mostraron diferencias en eficiencia cuántica actual ($\Delta F/F_m'$) como respuesta a los tratamientos. *P. laevigata* fue afectada por la luz alta y disminuyó significativamente su $\Delta F/F_m'$, las demás especies no mostraron diferencias como respuesta a los niveles de luz. La fertilidad y la

humedad no afectaron la $\Delta F/F_m$ de las leñosas. Sin embargo, las suculentas mostraron respuestas diferentes, mientras que *O. jaliscana* presentó mayor eficiencia cuántica actual en suelo de abierto, *O. streptacantha* fue en alta humedad.

Las especies mostraron diferencias en la $\Delta F/F_m$. Las leñosas mostraron valores menores de eficiencia cuántica actual que las suculentas. Aunque las primeras presentaron mayor tasa de transporte de electrones (ETR). *O. jaliscana* disminuyó su ETR por efecto de la humedad baja. En conjunto, estos resultados sugieren que en el gradiente estudiado, las especies leñosas mostraron mayores atributos de especies que crecen en espacios abiertos (nodrizas), mientras que las especies suculentas, aunque crecieron más en condiciones de alta radiación, también mostraron atributos de especies adaptadas a la sombra (protegidas).

Introducción

Las interacciones entre plantas es una de las principales fuerzas motoras en la estructura de las comunidad de plantas (Brooker *et al.*, 2008). La hipótesis general indica que la competencia actúa simultáneamente con la facilitación y el balance neto entre ambas interacciones depende básicamente de la severidad de las condiciones físicas (Holzapfel y Mahall 1999; Maestre *et al.*, 2003) y del ciclo de vida de las especies (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Aguiar *et al.*, 1992; Rousset y Lepart, 2000). Evidencias empíricas indican que la facilitación es más frecuente e intensa en ambientes con estrés severo (Brooker y Callahan, 1998; Flores y Jurado, 2003). Sin embargo, debido a que las condiciones de estrés pueden cambiar por cambios en la disponibilidad de recursos a través del gradiente, (por ejemplo años más húmedos en los sitios secos o años secos en los sitios con mayor humedad), entonces la

intensidad e importancia de las interacciones son dependientes del contexto (Gómez-Aparicio et al., 2004; Kikvidze et al., 2006).

La agregación de plántulas (llamadas protegidas) bajo el dosel de leñosas adultas (llamadas nodrizas) es un mecanismo de facilitación (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Callaway, 1995; Flores-Martinez *et al.*, 1994; Barnes y Archer 1999; Rousset y Lepart 2000). Los factores que causan las interacciones entre nodrizas y protegidas en los ambientes áridos y semiáridos son el aumento de la humedad, el incremento de la fertilidad, la cobertura de la nodriza como trampa para atrapar semillas y como protección contra depredadores y como soporte para el crecimiento (Flores *et al.*, 2004). A la influencia positiva de plantas adultas sobre la germinación, supervivencia y/o crecimiento de la plántulas de otras especies (protegidas) es llamado como “síndrome de la planta nodriza” (Niering *et al.*, 1963) o interacciones “nodriza-protegida” (Cody, 1993). Las nodrizas son especies tolerantes al estrés por lo que son más aptas como colonizadoras en los estadios seriales iniciales (Yeaton, 1978; Souza y Válio, 2003; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004), mientras que las protegidas son menos tolerantes (Liancourt *et al.*, 2005).

El suelo bajo las nodrizas comúnmente tiene más alto contenido de nutrientes que los espacios abiertos, lo que induce a incrementar el crecimiento relativo de las protegidas (García-Moya y McKell 1970; Pugnaire *et al.*, 1996a, 2004; Tirado y Pugnaire 2003). La sombra de la nodriza reduce la luz por lo que limita la fotosíntesis, pero disminuye el riesgo de fotoinhibición por exceso de luz solar a que están expuestas las plántulas en las áreas abiertas (Griffiths y Smith, 1983; Adams *et al.*, 1987; Lüttge, 2004). Cambios en las condiciones ambientales como exceso de luz, temperaturas externas o sequía, desarrollan diferentes respuestas fisiológicas entre las especies (Nippert, *et al.*, 2004). Estos cambios producen respuestas diferentes entre las plantas que pueden ser cuantificadas mediante la fluorescencia

de la clorofila (Cavender-Bares y Bazzaz, 2004). Por ejemplo, para evitar el daño por exceso de luz, especies del género *Cistus* reducen la fotoinhibición e incrementan la eficiencia fotoquímica potencial del fotosistema II (F_v/F_m), (Armas y Pugnaire, 2005). Otros mecanismos que utilizan las plantas para evitar daños por sobreexposición solar, son una mayor disipación del calor y la tasa de transporte de electrones más eficiente (Mahadev y Nobel, 1988).

Las relaciones entre los factores que condicionan la dinámica entre nodrizas y protegidas han sido poco exploradas. No se ha estudiado cuál es el efecto de los factores que causan las interacciones entre nodrizas y protegidas (por ejemplo, luz, humedad y fertilidad del suelo) sobre la tasa de crecimiento relativo (RGR) y sus componentes; el cociente del área fotosintética (LAR, por sus siglas en inglés leaf area ratio) y la tasa de asimilación neta (NAR, por sus siglas en inglés, net assimilation rate). Con la finalidad de conocer cuáles son las respuestas morfológicas y fisiológicas de nodrizas y protegidas a factores bióticos relacionados con el microhábitat en las interacciones de facilitación en condiciones de invernadero, se seleccionaron cinco especies que potencialmente pueden funcionar como nodrizas y protegidas, que se distribuyen en un gradiente de aridez en el centro de México. Los objetivos específicos de este estudio fueron: 1). Evaluar la tasa de crecimiento relativo y sus componentes en tres especies leñosas y dos especies suculentas, en respuesta a dos niveles de luz, humedad y fertilidad; y 2). Estimar la fluorescencia de la clorofila en la última cosecha en respuesta a los tratamientos.

Con base a las características que presentan especies en condiciones de luz y sombra, se las hipótesis que se plantean son: 1. Las especies suculentas requieren de nodriza para su establecimiento, por lo que presentarán características de especies tolerantes a la sombra, (baja RGR, alta LAR, baja NAR), mientras que las especies nodrizas, presentarán características de

especies intolerantes a la sombra, tolerantes a espacios soleados (alta RGR, baja LAR y alta NAR) y 2.- Las plántulas de nodrizas y protegidas mostrarán diferencias en la eficiencia fotosintética. Las de nodrizas al contrario de las protegidas, presentarán eficiencia cuántica y tasa de transporte de electrones mayor.

Materiales y métodos

Descripción de los sitios de colecta de semillas

La región de estudio se localiza en el Centro-Occidente de México. Es un entorno con relieve de lomeríos, con diversos grados de pendiente y algunos cerros que alternan con valles fluviales rellenos principalmente con material aluvial ígneo. La vegetación dominante es el matorral xerófilo, compuesto por comunidades de especies arbustivas y suculentas (nopaleras) (Miranda y Hernández, 1963), típicas de las zonas áridas y semiáridas (Rzedowski, 1978; INEGI, 2002), organizadas en dos fases (Whittaker et al, 1979), la fase de manchón conformada por gremios de leñosas y suculentas que alternan con la fase abierta compuesta por zacates (Flores y Yeaton, 2000). Los sitios de estudio son terrenos privados y se dedican a la cría de bovinos.

Se estudiaron especies y suelos de dos localidades de los extremos de un gradiente climático de noreste-suroeste en el centro de México. El extremo seco es Santiago (S) localizado al noreste (a 350 km aprox. de Guadalajara), en el municipio de Villa de Arriaga, San Luis Potosí (21°55' N; 101°23' W), el clima es seco-templado, con 430 mm de precipitación promedio anual, temperatura media anual de 17.5° C y elevación de 2100 msnm. El tipo de suelo es Xerosol háplico, la capa superficial es de color claro y son muy pobres en humus (INEGI, 2002).

Al suroeste (156 km aprox. de Guadalajara) se ubica el segundo sitio en Jalostotitlán (J), en el municipio de Jalostotitlán, Jalisco (21°10'N; 102°28'W). Ahí el clima es cálido-templado subhúmedo, con temperatura media anual de 19° C y 850 mm de precipitación promedio anual. El suelo en este sitio corresponde al Feozem háplico, son someros, con rocas abundantes, oscuros y ricos en materia orgánica (INEGI, 1981). En ambos casos las condiciones climáticas promedio presentan oscilaciones extremas, con años muy secos o muy húmedos, y son más drásticas en las regiones más extremas del gradiente. Por ejemplo en el 2008, la precipitación pluvial en S fue de 546 mm, mientras que en el 2009 sólo cayeron 310 mm. También es frecuente que la precipitación en J inicie dentro de mayo-junio, mientras que en S puede iniciar incluso en agosto.

Especies bajo estudio

Las especies fueron elegidas con base en su abundancia en las localidades. Del sitio seco (S) fueron seleccionadas: *Opuntia streptacantha* Lemaire, *Acacia schaffneri* (S. Wats.) F. J. Herm. y *Prosopis laevigata* (Humb. et Bonpl. ex Willd). Para el sitio húmedo (J) fueron: *Opuntia jaliscana* Bravo, *Acacia farnesiana* (L.) Willd. y *Acacia schaffneri*. La floración de las especies leñosas ocurre de agosto a octubre y la fructificación de septiembre a noviembre. En las suculentas, la floración de ocurre de febrero a abril y la fructificación de mayo a agosto.

Colecta de semillas y establecimiento de plántulas

En octubre de 2007 se colectaron 30 frutos de 10 individuos por especie en cada sitio. Las semillas se extrajeron manualmente, se lavaron y se secaron a temperatura ambiente. Se almacenaron a temperatura ambiente, en condiciones de oscuridad en bolsas de papel estraza por seis meses. Previo a la germinación, se realizó una escarificación mecánica para romper el

letargo (Reyes *et al*, 2005; Silveria y Fernandes, 2006). La germinación y crecimiento de plántulas fue en charolas de unicel, en donde permanecieron 45 días. Se utilizó suelo comercial para invernadero que fue previamente esterilizado (en estufa de secado a 105°C) y mezclado con peat moss (1:1). Después de germinadas, las plántulas fueron trasplantadas a macetas.

Diseño de tratamientos

Se utilizó un diseño factorial. Los factores estudiados fueron: luz (baja con sombra inducida mediante una malla al 75% y luz alta); humedad (baja y alta a 30 y 60% de humedad aprovechable, respectivamente) y fertilidad del suelo (baja y alta: suelo fuera de dosel o abierto y suelo de dosel, respectivamente). Para efectos prácticos en las cuadros de resultados se enunciarán los factores por sus iniciales: radiación = R, humedad = H y fertilidad = F; asimismo, el nivel mayor se denotará como a = alto y el menor como: b = bajo. También para diferenciar los resultados de *A. schaffneri* por sitio, al final de cada especie se agregará la inicial del sitio para Jalostotitlán con (J) y para Santiago con (S).

El diseño experimental fue de parcelas subdivididas en bloques al azar con tres repeticiones por tratamiento. La parcela grande corresponde a los niveles de luz y la parcela chica a los niveles de humedad. Los factores fertilidad y especie se asignaron al azar dentro de las parcelas chicas. Los niveles de humedad se aplicaron y controlaron durante el experimento con base en el peso de las macetas (conociendo la humedad aprovechable a partir de la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente de cada suelo). Los niveles de humedad se ajustaron mediante mediciones del contenido de humedad volumétrica con un dispositivo electrónico reflectométrico (TDR, Campbell, modelo Hydrosense).

Crecimiento de las plántulas

Las plántulas se trasplantaron a bolsas de plástico de 35 cm de largo por 15 cm de ancho y 20 cm de diámetro. El peso seco se ajustó a 4 kg en cada una de ellas. La procedencia del suelo fue de los dos sitios antes descritos y en correspondencia con los de colecta de semillas. La fertilidad del suelo se valoró colectando suelo de los dos micrositos en cada sitio de estudio. El suelo de fertilidad alta fue colectado bajo el dosel de cinco huizaches (*Acacia schaffneri*) con cobertura similar en dosel (aproximadamente de cinco m de alto x seis de ancho). El suelo de fertilidad baja se colectó de la zona fuera de los doseles, en áreas abiertas cercanas a los huizaches, como muestras apareadas (Cuadro 2.1). El suelo se mezcló y tamizó para separar rocas y fragmentos gruesos de materia orgánica.

Las características físico-químicas de los diferentes suelos se determinaron en tres repeticiones por micrositio y localidad. Los atributos evaluados fueron: clase textural (Bouyoucos, 1936), materia orgánica (Walkey-Black, 1934), pH (Bloom, 2000), capacidad de intercambio catiónico (Grim, 1983), cationes intercambiables (Aguilar, 1988) y fertilidad (Morgan, 1941). La capacidad de campo se evaluó por el método de olla de presión y el punto de marchitez permanente por membrana de presión (Richards, 1949). El control de los niveles de humedad se hizo cada tres días durante el experimento mediante técnicas gravimétricas y TDR, como se explicó anteriormente.

VARIABLES DE RESPUESTA

La tasa de crecimiento relativo (RGR, por sus siglas en inglés) mide el cambio de biomasa por unidad de tiempo. Para estimarla se realizaron dos cosechas. La primera fue a los 30 días de establecido el experimento (septiembre de 2008) y la segunda a los 90 días. El peso fresco de las plántulas en la primera cosecha se usó para corregir los pesos de maceta en el

control de los tratamientos de humedad previos a la segunda cosecha. Se cosecharon tres plantas por tratamiento. En las leñosas las hojas, raíces y tallos y en las suculentas el cladodio y las raíces, se separaron y se secaron en una estufa a 70°C hasta peso constante. El área fotosintética se obtuvo mediante el análisis digital de las hojas de las especies leñosas antes de secarse y del área del tallo en las suculentas en un escáner marca HP G3010. Las imágenes fueron analizadas con el software Sigma Scan/image (Jandel Scientific. 1993 Berkeley, CA. USA).

La tasa relativa de crecimiento (RGR) y sus componentes morfológico: (LAR) y fisiológico: (NAR) se calcularon de acuerdo a Cardillo y Bernal (2005).

$$RGR = \frac{(BT_2 - BT_1) * 2}{T_2 - T_1 (BT_1 + BT_2)}$$

El componente morfológico es el cociente del área fotosintética (LAR, en inglés leaf area ratio), es el total del área fotosintética por unidad de biomasa total, expresado en $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$. El componente fisiológico es la tasa de asimilación neta (NAR, en inglés net assimilation rate), la cual es el incremento en el peso de la planta por unidad de área fotosintética:

$$NAR = \frac{(BT_2 - BT_1) * 2}{T_2 - T_1 (AFT_1 + AFT_2)}$$

Donde: BT_1 y BT_2 son el peso seco promedio de las plantas en las cosechas 1 y 2; T_1 y T_2 son el tiempo inicial y final de las dos cosechas; AFT_1 y AFT_2 , son el total del área fotosintética en la primera y segunda cosecha. La RGR también se puede obtener mediante el producto de $LAR * NAR$, expresado en $\text{mg}^{-1} \text{g}^{-1} \text{día}^{-1}$ (Cardillo y Bernal, 2005). En las leñosas se evaluó el área de las hojas y en las suculentas el área del tallo; se tomaron como el área fotosintética y la biomasa de las hojas fueron evaluadas como el área y la biomasa de los tallos, respectivamente (Martínez-Berdeja y Valverde, 2008).

También se evaluó la RGR y sus componentes LAR y NAR. La variación en NAR caracteriza la plasticidad fenológica y la de LAR caracteriza la plasticidad morfológica (Poorter y Garnier, 1999). El incremento en la irradiación generalmente resulta en un incremento en NAR y una disminución de LAR. Esto sugiere que existe una compensación entre dichas variables. Los valores de RGR se pueden obtener por la diferente combinación entre LAR y NAR. Las especies más plásticas tendrán la variación más grande de LAR y NAR, o ambos tienen el mismo grado de variación.

Fluorescencia de la clorofila.

La eficiencia fotosintética actual del PSII ($\Delta F/F_{m'}$) se calculó mediante:

$$\Delta F/F_{m'} = (F_{m'} - F) / F_{m'}$$

y la eficiencia cuántica potencial del PSII con $= F_v / F_{m'}$

Donde F_v es la fluorescencia de la hoja adaptada a la oscuridad, F es la fluorescencia de la hoja adaptada a la luz y $F_{m'}$ es la fluorescencia máxima de la hoja adaptada a la luz cuando se aplica un pulso de saturación de luz actínica (Maxwell and Johnson. 2000; Cavender-Bares y Bazzaz, 2004), se estimaron previo a la segunda cosecha en tres repeticiones por tratamiento, con base en el registro de la fluorescencia de la clorofila. Las mediciones se hicieron a las 5:00 am (pre-alba) y a las 12:00 pm (mediodía), con un analizador portátil de fluorescencia (Mini-PAM, Photosynthesis Yield Analyzer, Walz, Alemania).

La tasa de transporte de electrones (ETR) instantánea se calculó con base en Ehleringer (1981):

$$ETR = Yield * PAR * 0.05 * 0.84 \text{ expresado en } (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$$

Donde PAR es la radiación fotosintéticamente activa, 0.5 es un factor de distribución de energía entre el fotosistema I (PSI) y el fotosistema II; 0.84 es un factor estándar de la fracción de luz absorbida por el tejido fotosintético.

Las temperaturas registradas durante el experimento a luz plena oscilaron entre 7.8 a 45.9°C, la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis (DFFF) en los tratamientos con luz osciló de 177.56 a 2133 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$, y la humedad relativa de 76.4% a 35.54%. En la parcela con sombra la temperatura varió de 7.4 a 39.0°C, la DFFF fue de 55.35 a 166.77 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ y la humedad relativa de 76.4% a 39.56%.

Análisis estadísticos

La RGR, sus componentes (LAR y NAR) y la fluorescencia de la clorofila, se evaluaron en diferentes categorías del esquema experimental usado: análisis de las especies en el gradiente completo (entre sitios), análisis de las especies dentro de cada sitio, análisis de las especies dentro de grupos funcionales (leñosas y suculentas) sin importar el sitio. También se analizaron las especies por separado para conocer el efecto de los tratamientos.

Para cada especie se evaluaron los efectos de los niveles de luz, humedad y fertilidad sobre RGR, sus componentes, y los parámetros de la fluorescencia de la clorofila: Eficiencia fotosintética actual y ETR. Para obtener la tasa de crecimiento relativo se hicieron las nueve combinaciones posibles de las tres repeticiones de la cosecha 1 con las respectivas de la 2. De esta manera se generaron nueve valores de RGR de los que se obtuvo un promedio por tratamiento. Este procedimiento permitió disminuir la variación de los valores en comparación con el procedimiento habitual de calcular la RGR con solo un par de datos. Los datos se sometieron a un análisis para el cumplimiento de los supuestos del ANOVA, es decir, normalidad y homogeneidad de varianzas. Para el ANOVA se siguió el modelo siguiente:

$$\begin{aligned}
y_{ijkl} = & \mu + p_l + \alpha_i + (pg)_{il} && \text{Componente de parcela grande} \\
& + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + (sp)_{ijl} && \text{Componente de sub-parcela} \\
& + \gamma_k + (\alpha\gamma)_{ik} + (\beta\gamma)_{jk} + (\alpha\beta\gamma)_{ijk} + (ssp)_{ijkl} && \text{Componente de sub-subparcela}
\end{aligned}$$

(i = 1, 2; j = 1, 2; k = 1, 2; l = 1, 2, 3)

Donde los errores respectivos de parcela grande, sub-parcela y sub-subparcela se distribuyen como sigue: $(pg)_{il} \sim N(0, \sigma_{pg}^2)$, $(sp)_{ijl} \sim N(0, \sigma_{sp}^2)$ y $(ssp)_{ijkl} \sim N(0, \sigma_{ssp}^2)$. Es un modelo de parcelas sub-sub-divididas, donde la parcela grande corresponde al factor luz, las parcelas medianas (sub-parcelas) al factor nivel de humedad y las sub-sub-parcelas al nivel de fertilidad y a la especie.

El ANOVA para analizar diferencias entre factores de tratamiento se realizó con el software SAS (SAS 9.0 Institute, Cary NC, USA, 1999). Las variables que no cumplieron los supuestos para el análisis fueron transformadas, usualmente la transformación logarítmica fue la más adecuada. Se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey para analizar la significación estadística de las diferencias entre los distintos niveles de los factores estudiados y sus interacciones. También se registró la R^2 del modelo que denota el porcentaje de varianza explicada del carácter estudiado. Para explorar estos patrones de asociación se ajustaron ecuaciones de regresión lineal de RGR vs. NAR y RGR vs. LAR. Las ecuaciones de regresión resultantes se usaron para estimar la relación de plasticidad fisiológica o morfológica con la RGR a nivel de gradiente, sitio, grupo funcional y especie en combinación con el nivel de luz.

Los datos de la Eficiencia cuántica actual, la tasa de transportes de electrones y la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis no presentaron normalidad, sin embargo, el análisis de residuales cumplió los supuestos para aplicar MANOVA, es un modelo que analiza

la relación entre dos o más variables, el cual tiene como ventajas que analiza de manera simultánea el comportamiento de múltiples variables (Ramos, www4.ujaen.es)

Resultados

El análisis de suelos mostró diferencias entre sitios y micrositos. El análisis de ANOVA de una vía para nitrógeno amoniacal reveló diferencias significativas entre sitios y micrositos ($F = 353.63$, $p <<01$). En Santiago encontramos que el suelo de dosel fue seis veces más alto en N-NH₄ que el suelo abierto, pero en Jalostotitlán el suelo de dosel fue solamente dos veces más alto que en suelo abierto. Los suelos de dosel de ambos sitios no mostraron diferencias (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Atributos de suelos por micrositio y localidad para Santiago en Villa de Arriaga, San Luis Potosí y Los Vallejo en Jalostotitlán, Jalisco.

Suelo		Jalostotitlán		Santiago	
		Dosel	Abierto	Dosel	Abierto
Textura	Arena	56.93 ± 1.7	64.57 ± 0.9	84.45 ± 0.6	73.58 ± 0.66
	Limo	35.33 ± 0.88	25.33 ± 1.3	12 ± 0.6	12 ± 2.0
	Arcilla	8 ± 2.1	11.1 ± 1.1	3.55 ± 0.001	14.42 ± 2.67
Materia orgánica %		12.1 ± 3.4	2.8 ± 0.4	6.64 ± 1.3	2.25 ± 0.38
pH		5.13 ± 0.02	5.19 ± 0.01	5.9 ± 0.4	4.85 ± 0.6
Capacidad de intercambio catiónico		47.33 ± 6.4	16.1 ± 1.14	30.25 ± 4.4	10.29 ± 0.43
Cationes	Ca+Mg	8.46 ± 1.4	3.78 ± 0.26	7.03 ± 1.8	2.86 ± 0.94
	Ca meq/10	6.64 ± 1.37	2.47 ± 0.1	5.21 ± 1.28	1.56 ± 0.39
	Mg	1.83 ± 0.12	1.31 ± 0.1	1.83 ± 0.57	1.76 ± 0.34
	Na	0.88 ± 0.001	0.09 ± 0.02	0.15 ± 0.02	0.066 ± 0.008
Intercambiables	K meq/100	1.09 ± 0.05	0.67 ± 0.08	1.03 ± 0.14	0.445 ± 0.63
Fertilidad	N-NO ₃	18.5 ± 0.001	6 ± 0.001	22.8 ± 0.001	3.0 ± 0.001
	N-NH ₄	150 ± 0.001	72.5 ± 7.5	182 ± 0.001	35 ± 0.001
	P ppm	25 ± 0.001	25 ± 0.001	25 ± 0.17	25 ± 0.001
	K ppm	226.6 ± 23	191.7 ± 11.7	250 ± 0.1	250 ± 0.001
	Ca ppm	1333 ± 133	833 ± 66.7	1400 ± 115	500 ± 0.001
	Mg ppm	25 ± 0.001	25 ± 0.001	25 ± 0.13	18.5 ± 3.7
	Mn ppm	22.5 ± 10	5 ± 0.001	15 ± 5.7	5 ± 0.001

Tasa de crecimiento relativo (*RGR*)

La *RGR* se evaluó en diferentes niveles: análisis de las especies en el gradiente completo (entre sitios), análisis de especies dentro de cada sitio, análisis de especies dentro de grupos funcionales sin importar el sitio y análisis por especie.

Análisis de las especies en el gradiente completo (entre sitios)

La tasa de crecimiento relativo aumentó significativamente como respuesta a la luz y la humedad altas ($F = 20.04$, $p < 0.01$; $F = 8.89$, $p < 0.01$; respectivamente). La fertilidad no afectó significativamente a la *RGR* ($F = 0.023$, $p > 0.05$). También encontramos diferencias entre especies. Las suculentas y *A. schaffneri* (J) crecieron hasta 24% más que *A. farnesiana*, *A. schaffneri* (S) y *Prosopis laevigata*. Asimismo, se hallaron diferencias significativas en la interacción luz x fertilidad, especie x humedad y especie x fertilidad; la luz baja disminuyó la *RGR*, mientras que la humedad más baja y el suelo de dosel produjeron la disminución del crecimiento de *A. schaffneri*(S). La mayoría de las especies tuvo una *RGR* más elevada cuando hubo mayor disponibilidad de agua, con excepción de *P. laevigata* que disminuyó su *RGR* en el tratamiento de humedad alta. La interacción fertilidad x especie afectó significativamente la *RGR*; las especies *A. farnesiana* y *A. schaffneri* (S) disminuyeron su *RGR* en suelos de fertilidad alta, mientras que en general el resto de especies lo aumentó. En general, las suculentas crecieron más en el suelo de dosel, mientras que las leñosas no respondieron al cambio o disminuyeron su tasa de crecimiento relativo cuando aumentó la fertilidad (Cuadro 2.3).

Análisis de especies dentro de cada sitio

El análisis por sitios en Santiago reveló diferencias como respuesta a los diferentes niveles de radiación, la luz alta incrementó 20% la *RGR*, mientras que la humedad y la fertilidad no afectaron el crecimiento ($F = 10.9, p < 0.01$; $F = 3, p > 0.05$; $F = 0.06, p > 0.05$; respectivamente). También entre especies encontramos diferencias estadísticas. El crecimiento de las especies del sitio seco (S) mostraron, en promedio, hasta 11% menor crecimiento, que las especies del sitio húmedo (J). *A. schaffneri* (S) y *P. laevigata* mostraron los valores más bajos de *RGR*. Mientras que *O. streptacantha* mostró los más altos, creció hasta 45% más que las leñosas. La humedad alta, incrementó el crecimiento de *O. streptacantha* (1.15 veces) y en mayor medida el de *A. schaffneri* (1.37 veces), mientras que en *P. laevigata* se redujo 15% ($F = 4.4, p < 0.05$) (Cuadro 2.3).

En Jalostotitlán, el nivel alto de luz incrementó la *RGR* en 10%. Mientras que la humedad y la fertilidad no afectaron el crecimiento ($F = 9.3, p < 0.01$; $F = 3.73, p > 0.05$; $F = 2.07, p > 0.05$; respectivamente). El análisis entre especies también mostró diferencias estadísticas. *A. farnesiana* fue la que, en promedio, tuvo la *RGR* más baja. Respecto a ella *O. jaliscana* y *A. schaffneri* crecieron 22% y 17% más, respectivamente ($F = 6.71, p < 0.01$). La interacción radiación x fertilidad mostró diferencias ($F = 7.45, p < 0.01$), el suelo de fertilidad baja en luz baja disminuyó el crecimiento en 22%. También en la de especie x fertilidad hubo diferencias, el suelo de fertilidad alta incrementó en 33% y 24% el crecimiento *O. jaliscana* y *A. schaffneri*, respectivamente, mientras que en *A. farnesiana* lo redujo hasta en 67%. También encontramos efecto significativo en la interacción triple especie x fertilidad x humedad. La respuesta indicó que *A. farnesiana* disminuyó 42% su *RGR* como respuesta a la menor disponibilidad de agua y fertilidad alta, *A. schaffneri* se redujo 34% el crecimiento en el

suelo de baja fertilidad y baja humedad, el mayor crecimiento lo presentó *O. jaliscana* con 58% en la combinación de tratamientos humedad alta y fertilidad alta (Cuadro 2.3).

Análisis por especie dentro de grupos funcionales sin importar el sitio

El análisis por especie de las leñosas mostró diferencias como respuesta a los tratamientos de radiación, la luz alta aumentó la *RGR* en 16% (Cuadro 2.3), la humedad y la fertilidad no afectaron la *RGR*. Entre especies también encontramos diferencias estadísticas ($F = 6.68$, $p < 0.01$), las leñosas de Jalostotitlán crecieron hasta 24% más que las leñosas de Santiago. La interacción especie x humedad mostró diferencias ($F = 2.92$, $p < 0.05$), la humedad baja disminuyó 28% el crecimiento de *A. schaffneri* (S) y en *P. laevigata* lo incrementó en 17%, las demás especies no evidenciaron diferencias.

En las suculentas encontramos diferencias como respuesta a los tratamientos de luz, humedad y fertilidad ($F = 26.54$, $p < 0.01$; $F = 44.16$, $p < 0.01$ y $F = 63.11$, $p < 0.01$; respectivamente), la luz alta, humedad alta y fertilidad alta incrementaron en 12.5% el crecimiento. También hubo diferencias en interacciones dobles, la *RGR* disminuyó 25% en luz baja x fertilidad baja ($F = 21.99$, $p < 0.01$) y la luz alta x humedad alta incrementaron *RGR* en 20% ($F = 7.46$, $p < 0.05$). El análisis entre especies no reveló diferencias. Sin embargo, encontramos discrepancias en la interacción triple: especie x fertilidad x humedad ($F = 17.22$, $p < 0.01$), *O. jaliscana*, y *O. streptacantha* aumentaron aproximadamente en 29% su crecimiento como respuesta a la humedad alta y suelo de dosel (Cuadro 2.2).

Análisis por especie

Los tratamientos de luz, humedad y fertilidad no afectaron el crecimiento de *A. farnesiana* y *A. schaffneri* (J). Sin, embargo, *A. schaffneri* (S) y *P. laevigata* mostraron

diferencias como respuesta a los tratamientos de luz; disminuyeron 18% su *RGR* en luz baja, además, *A. schaffneri* (S) también redujo su crecimiento por efecto de la humedad baja. *O. jaliscana* y *O. streptacantha* crecieron en promedio 15% y 10% más respectivamente, en los tratamientos de luz alta, humedad alta y fertilidad alta (Cuadro 2.2). Dentro de algunas especies también hubo diferencia en interacciones dobles o triples. *A. schaffneri* (S) creció 49% más en luz alta x fertilidad baja, *O. jaliscana* disminuyó su *RGR* en 24% en luz baja x humedad alta y en 29% en luz baja y fertilidad baja, sin embargo, la humedad alta y fertilidad aumentaron en 27% el crecimiento. En *O. streptacantha* encontramos que el crecimiento aumentó 27% en luz alta x humedad alta, pero disminuyó en 21% en luz baja x fertilidad baja, sin embargo, la humedad alta y la fertilidad alta sin el efecto de la radiación, aumentaron su *RGR* en 22%, al combinarse los tres factores se reveló que en luz baja x humedad alta y la fertilidad alta aumentaron su crecimiento hasta en 63% (Cuadro 2.2).

Componentes de la tasa de crecimiento relativo (*RGR*)

Cociente del área fotosintética (*LAR*)

Para el componente morfológico, el cociente del área fotosintética (*LAR*), solo se describen los resultados de los promedios y el error estándar de la media por gradiente completo (entre sitios), en el análisis de especies dentro de grupos funcionales sin importar el sitio para las suculentas, así como el análisis por especies para *O. jaliscana*. Esto se debió a la falta de normalidad de los datos, aún con varias transformaciones.

Análisis de las especies en el gradiente completo (entre sitios)

Los resultados generales indican que *LAR* aumentó 33% en el tratamiento de luz baja (luz alta = 8.05 ± 0.43 , luz baja = 12.04 ± 0.67). El suelo de dosel incrementó *LAR* en 10%

(fertilidad alta = 10.5 ± 0.58 , fertilidad baja = 9.5 ± 0.62), en los tratamientos de humedad los promedios fueron iguales.

Análisis de especies dentro de cada sitio

LAR aumentó como respuesta al tratamiento de luz baja en Jalostotitlán en 32% y en Santiago en 34%, (Jalostotitlán: luz alta = 8.45 ± 0.92 , luz baja = 12.55 ± 0.47 ; Santiago: luz alta = 7.6 ± 0.97 , luz baja = 11.5 ± 0.97). En Santiago el suelo de dosel incrementó *LAR* en 12% (fertilidad alta = 10.1 ± 0.88 , fertilidad baja = 8.9 ± 0.95), en los tratamientos de humedad los promedios fueron similares. *O. streptacantha* mostró 64% mayor *LAR* (16.4 ± 0.71), que las leñosas (*A. schaffneri*: 6.2 ± 0.36 , *P. laevigata*: 5.9 ± 0.35). En Jalostotitlán, la humedad y la fertilidad revelaron promedios iguales, sin embargo, entre especies encontramos que *O. jaliscana* mostró 56% mayor *LAR* (15.9 ± 0.8), que la leñosas (*A. schaffneri*: 7.07 ± 0.3 , *A. farnesiana*: 8.6 ± 0.21).

Análisis por especie dentro de grupos funcionales sin importar el sitio

Las suculentas no mostraron cambios en *LAR* como respuesta a los tratamiento de luz, humedad y fertilidad Aunque entre especies *O. streptacantha* mostró 3% más asignación de biomasa al tallo que *O. jaliscana* (*O. jaliscana*: 15.9 ± 0.8 y *O. streptacantha*: 16.5 ± 0.7).

Las leñosas mostraron diferencias estadísticas como respuesta a los tratamientos de luz y fertilidad ($F = 260.07$, $p < < 0.01$ y $F = 27.15$, $p < < 0.01$; respectivamente). La luz baja aumentó *LAR* en 30%, mientras que en el suelo de dosel el aumentó fue del 11%, la humedad no mostró diferencias. También encontramos diferencias ($F = 69.77$, $p < < 0.01$) entre especies; las leñosas de Jalostotitlán mostraron mayor adaptación a la disminución en la luz y aumentaron el cociente del área fotosintética en 19%, mientras que en las leñosas de Santiago fue sólo del

5%. Las especies mostraron diferencias al interaccionar con la radiación y la fertilidad ($F = 7.87$, $p < 0.01$, $F = 4.83$, $p < 0.01$; respectivamente). *A. farnesiana* mostró hasta 20% mayor *LAR* en luz baja que las demás leñosas, en el suelo de dosel las leñosas de Jalostotitlán en comparación con las leñosas de Santiago, aumentaron en hasta en 30% su asignación de recursos a las hojas.

Análisis por especie

Todas las especies incrementaron su asignación al área fotosintética como respuesta a la luz baja (Cuadro 2.2). Sin embargo, las suculentas mostraron hasta 100% mayor *LAR* que las leñosas. *A. farnesiana* disminuyó *LAR* en 10% en el suelo de fertilidad baja, mientras que en *A. schaffneri* (S) aumentó 8% en el tratamiento de humedad alta. *P. laevigata* y *O. streptacantha* aumentaron *LAR* en 27% y 13%, respectivamente en suelo de dosel. *LAR* de *A. schaffneri* (J) no fue afectada por los tratamientos de humedad ni de fertilidad (Cuadro 2.2).

También encontramos diferencias estadísticas de interacciones dobles. En *A. farnesiana*, la luz alta y humedad baja disminuyeron 25% la asignación de recursos a las hojas ($F = 29.59$, $p < 0.01$). *LAR* en *A. schaffneri* (J) se redujo 30% como respuesta a la luz alta y la humedad alta ($F = 11.9$, $p < 0.01$) y en *A. schaffneri* (S) fue menor en 48% y 44% como efecto de la luz alta x humedad baja y en luz alta x fertilidad alta, respectivamente ($F = 43.06$, $p < 0.01$; $F = 26.22$, $p < 0.01$, respectivamente), también la humedad alta x fertilidad alta disminuyeron *LAR* en 48% ($F = 43.06$, $p < 0.01$). Además, encontramos que la interacción triple de luz alta x humedad baja y fertilidad baja ($F = 54.11$, $p < 0.01$) la redujo en 51%. Para *P. laevigata* la combinación de tratamientos luz alta x humedad baja mostró hasta 45% menor *LAR* ($F = 12.85$, $p < 0.01$). Finalmente en la interacción luz alta x fertilidad baja disminuyeron 40% el *LAR* de *O. streptacantha* (Cuadro 2.2).

O. jaliscana, presentó un patrón de respuesta muy contrastante en los tratamientos de luz por lo que su análisis se realizó por separado. Dentro del nivel alto de luz hubo diferencias significativas de *LAR* en los tratamientos de humedad (nivel alto: 12.33 ± 0.3 , nivel bajo: 10.8 ± 0.2 ; $F = 26.0$, $p < 0.05$). No hubo diferencias significativas para el factor fertilidad, ni para su interacción con la humedad. Dentro de los tratamientos de luz mitigada se observaron diferencias significativas de *LAR* en los niveles de fertilidad (nivel alto: 19.4 ± 0.3 , nivel bajo: 21.0 ± 0.4 ; $F = 25.74$, $p < 0.01$). También se registraron diferencias significativas ($F = 21.15$, $p < 0.01$) de esta variable para la interacción humedad x fertilidad. El valor más alto (22.0 ± 0.5) de *LAR* y distinto al resto, se presentó en la combinación de niveles altos de humedad y fertilidad; siguió el de humedad baja y fertilidad alta con 20.0 ± 0.04 , luego el de humedad baja y fertilidad baja con 19.9 ± 0.2 , y por último el de humedad alta y fertilidad baja con 19.0 ± 0.2 . Los tratamientos de nivel de humedad no produjeron diferencias significativas como efecto simple.

Tasa de asimilación neta (*NAR*)

Análisis de las especies en el gradiente completo (entre sitios)

Las leñosas alcanzaron una tasa de asimilación neta hasta 100% mayor (0.0027 ± 0.00013) que las suculentas (0.0014 ± 0.00007). *NAR* aumentó 43% como respuesta a la luz alta ($F = 142.08$, $p < 0.01$), entre especies también encontramos diferencias estadísticas ($F = 27.85$, $p < 0.01$), *A. schaffneri* (J) y *P. laevigata* registraron la mayor *NAR* y *O. streptacantha* la menor. Los tratamientos de humedad y fertilidad no mostraron diferencias. La tasa de asimilación neta aumentó más del 50% en la combinación de luz alta x suelo de fertilidad baja ($F = 7.55$, $p < 0.01$).

Análisis de especies dentro de cada sitio

En Santiago *NAR* aumentó como respuesta a la luz alta y el suelo de menor fertilidad ($F = 73.19, p < 0.01$; $F = 5.91, p < 0.05$; respectivamente); mientras que los tratamientos de humedad no afectaron *NAR*. Encontramos que *NAR* mostró un patrón similar que para el gradiente y las leñosas alcanzaron más del doble de la tasa de asimilación neta que *O. streptacantha* ($F = 33.04, p < 0.01$). La interacción especie x humedad mostró que la humedad alta aumentó la tasa de asimilación neta en *A. schaffneri* (S) y *O. streptacantha*, mientras que en *P. laevigata* la redujo.

En Jalostotitlán se encontró que por efecto de la luz alta, *NAR* aumentó 37% ($F = 127.23, p < 0.01$); mientras que la humedad y la fertilidad no la afectaron. Entre especies *A. schaffneri* (J) presentó la mayor *NAR*, *A. farnesiana* mostró valor medio y el más bajo lo encontramos en *O. jaliscana* ($F = 62.72, p < 0.01$). La fertilidad al interaccionar con la luz mostró un aumento de 47% en *NAR* como respuesta a la luz alta y el suelo abierto. También las especies mostraron diferencias en interacción con los factores de luz y fertilidad ($F = 8.82, p < 0.01$; $F = 10.92, p < 0.01$; respectivamente), mientras *O. jaliscana* incrementó 12.5% su tasa de asimilación neta en suelo con mayor fertilidad, las leñosas la disminuyeron en promedio 14%.

Análisis por especie dentro de grupos funcionales sin importar el sitio

El ANOVA para leñosas mostró diferencias entre los tratamientos de luz ($F = 67.78, p < 0.01$); la luz alta aumentó la tasa de asimilación neta en 46%, mientras que la humedad y fertilidad no la afectaron. Dentro de las leñosas, las especies que alcanzaron mayor *NAR* fueron *Acacia schaffneri* de ambos sitios y *P. laevigata*, mientras que *A. farnesiana* registró el

menor valor ($F = 4.44$, $p < 0.01$). Además, hubo diferencias significativas en la interacción luz x especie. En este caso *P. laevigata* mostró el mayor valor de *NAR* por efecto de la luz alta.

En las suculentas no se realizó el análisis estadístico por falta de normalidad. Sin embargo, los resultados nos muestran que la luz alta aumentó *NAR* en 42%. Los promedios para los tratamientos de humedad y fertilidad fueron iguales así como entre especies, sin embargo, *O. jaliscana* presentó *NAR* 7% mayor que *O. streptacantha*.

Análisis por especie

En general todas las especies incrementaron su tasa de asimilación neta como respuesta a la luz alta (Cuadro 2.2). La *NAR* de *A. farnesiana* fue 25% mayor en suelo de fertilidad baja que en suelo de dosel y los tratamientos de humedad no la afectaron. Sin embargo, en el tratamiento fertilidad x humedad aumentó 42%. También aumentó 46% en luz alta combinada con el suelo de menor fertilidad y menor humedad. Para *A. schaffneri* (S) hallamos que *NAR* aumentó 13% en la mayor disponibilidad de humedad y 25% en suelo abierto (Cuadro 2.2). Estas diferencias también se evidenciaron en las interacciones dobles: luz x humedad y luz x fertilidad. Sin embargo, al combinarse los tres factores encontramos en la interacción triple: luz x humedad x fertilidad, y *NAR* aumentó hasta 84% en los tratamientos de luz alta x humedad baja y fertilidad baja (Cuadro 2.5).

En *A. schaffneri* (J) encontramos que en la mayor disponibilidad de agua la tasa de asimilación neta se incrementó en 16% y en el suelo de dosel en 8% (Cuadro 2.2). En los tratamientos de luz mitigada x suelo abierto y en humedad menor x fertilidad baja, *NAR* disminuyó. Sin embargo, al combinarse los tres factores encontramos que en luz plena x humedad mayor y suelo menos fértil, *NAR* se incrementó 66% (Cuadro 2.5).

P. laevigata reveló un aumento de 56% en *NAR* en suelo abierto cuando interactuó la luz alta y la menor disponibilidad de humedad (Cuadro 2.2).

O. jaliscana mostró comportamiento muy diferente en los tratamientos de luz por lo que se analizaron por separado. En luz alta, no hubo diferencias en los tratamientos de humedad, pero si se revelaron diferencias entre los tratamientos de fertilidad, el suelo de dosel aumento 10% *NAR* y la interacción humedad x fertilidad en 18%. El análisis por el tratamiento de luz baja mostró diferencias en los tratamientos de humedad, la mayor disponibilidad de agua y el suelo de dosel incrementaron *NAR* en 18%, respectivamente (Cuadro 2.6).

En *O. streptacantha* encontramos que para los factores simples *NAR* aumentó como respuesta a la luz alta, en la mayor disponibilidad de humedad y el suelo abierto (Cuadro 2.2). *NAR* se incrementó hasta en 50% en los tratamientos de luz plena x humedad alta y en luz plena x suelo abierto (Cuadro 2.5). Al combinarse los factores en la interacción triple de luz x humedad x fertilidad encontramos que en luz plena x humedad alta y fertilidad baja aumentó la tasa de asimilación neta, sin embargo, en luz mitigada *NAR* aumentó como respuesta a la mayor disponibilidad de húmedo y suelo más fértil (Cuadro 2.5).

La variación de *RGR* fue más fuertemente dependiente del componente fisiológico *NAR* en suculentas y leñosas, respectivamente ($-0.0138 + 5.87 \text{ NAR}$; $R^2 = 69.4$; $0.00999 + 2.67 \text{ NAR}$; $R^2 = 57.3$) que del componente morfológico *LAR*. ($-0.0322 + 0.00594 \text{ LAR}$; $R^2 = 33.7$; $0.0228 - 0.000789 \text{ LAR}$; $R^2 = 8.4$).

Análisis de la fluorescencia de la clorofila en las especies en el gradiente completo (entre sitios)

La eficiencia cuántica potencial (F_v/F_m), mostró valores en promedio de 0.8 por lo que se puede inferir que las especies no mostraron fotoinhibición. El análisis multivariado de

la eficiencia cuántica actual ($\Delta F/F_m'$), la tasa de transporte de electrones (ETR) y la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis (DFFF), mostraron diferencias significativas como respuesta a los tratamientos de luz ($F = 44.25$, $p < 0.01$). En luz baja la eficiencia cuántica actual fue 11% mayor en luz alta que en luz baja (luz alta: 0.64 ± 0.01 , luz baja: 0.71 ± 0.01). En luz alta la ETR fue 59% mayor en luz alta que en luz baja (luz alta: 87.3 ± 5.3 , luz baja: 36.3 ± 2.6). Los tratamientos de humedad y fertilidad no revelaron diferencias estadísticas. Hubo diferencias estadísticas ($F = 7.23$, $p < 0.01$) entre especies, las suculentas presentaron 21% mayor eficiencia cuántica actual ($\Delta F/F_m'$) que las leñosas (Cuadro 2.2) (Fig. 2.1). También se encontraron diferencias entre especies en la tasa de transporte de electrones, las leñosas mostraron ETR mayor que las suculentas (Fig. 2.2).

Se encontraron diferencias significativas en la interacción luz x especie ($F = 3.04$, $p < 0.01$), *P. laevigata* fue afectada por la luz alta y disminuyó significativamente su $\Delta F/F_m'$, las demás especies no fueron afectadas por el nivel de luz. Las especies *A. schaffneri* (S), *O. streptacantha* y *P. laevigata* aumentaron su ETR en luz alta, las demás especies no mostraron diferencias. También encontramos diferencias en ETR, la interacción especie x humedad ($F = 1.85$, $p < 0.05$). A excepción de *O. jaliscana*, las especies no mostraron diferencias en la ETR como respuesta a ambos niveles de humedad. *O. jaliscana* mostró disminución significativa como respuesta a la baja humedad (Fig. 2.3).

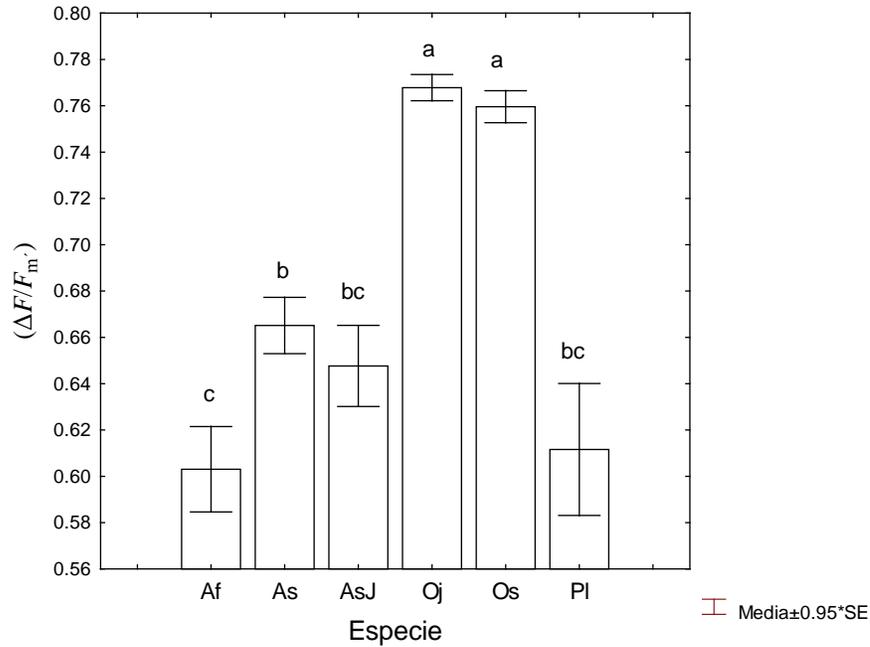


Figura 2.1. Promedio (+ EE) de la eficiencia cuántica actual $\Delta (F/F_m')$. En tres leñosas: *Acacia farnesiana* = Af, *A. schaffneri* (Santiago) = As, *A. schaffneri* (Jalostotitlán) = As (J), *Prosopis laevigata* = Pl y dos suculentas *Opuntia jaliscana* = Oj y *O. streptacantha* = Os.

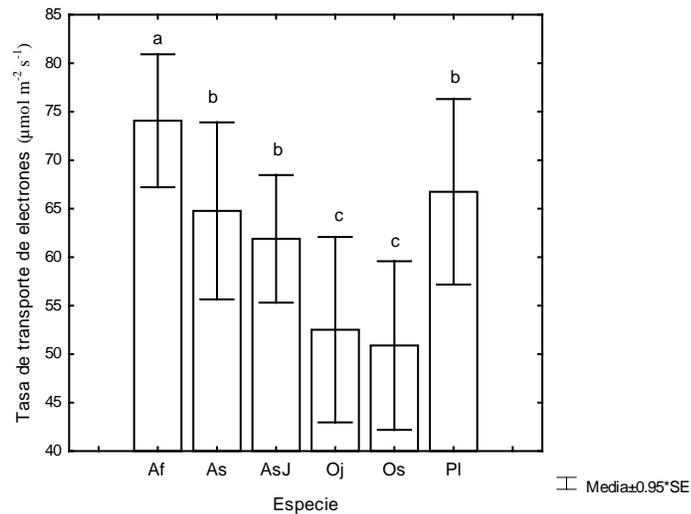


Figura 2.2. Tasa de transporte de electrones instantáneo ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) entre leñosas y suculentas. Para abreviaturas ver Fig. 2.1.

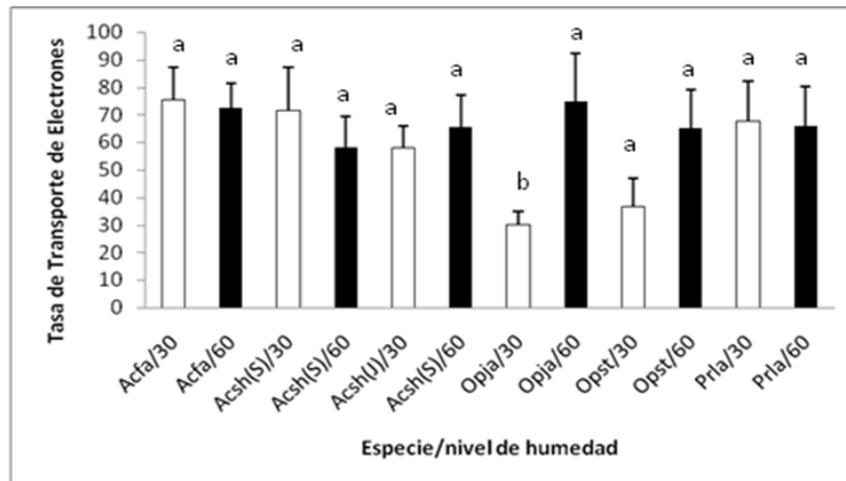


Figura 2.3. Promedio (\pm EE) de la Tasa de transporte de electrones instantáneo ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) por nivel de humedad en leñosas y suculentas. Humedad alta (60), humedad baja (30). Para abreviaturas de especies ver Fig. 2.1.

Discusión

Tasa de crecimiento relativo (*RGR*)

Análisis de las especies en el gradiente completo (entre sitios)

Todas las especies crecieron más en condiciones de luz alta. Sin, embargo, encontramos claras diferencias en el crecimiento de leñosas y suculentas. Las suculentas crecieron entre 5 y 27% más que las leñosas. Este resultado es contrario con la hipótesis que plantea que las especies de hábitats con recursos limitados como las cactáceas son generalmente consideradas como tolerantes al estrés (*sensu* Grime and Hunt, 1975) y muestran *RGR* más bajas que las especies de rápidos crecimiento (pioneras) (Chapin *et al.*, 1993; Lambers y Poorter, 1992).

Análisis de especies dentro de cada sitio

Los resultados muestran importantes diferencias entre los sitios de estudio, las especies del sitio con mayores recursos (Jalostotitlán) tuvieron mayores tasas de crecimiento relativo que las especies del sitio con menores recursos (Santiago). Estos resultados están de acuerdo a los presentados por especies que crecen en sitios fértiles e infértiles (Chapin III, 1980; Schulze y Chapin III, 1987). En Santiago, *O. streptacantha* respondió más que las leñosas al incremento de humedad, estos resultados están de acuerdo con la capacidad de las suculentas para aprovechar la humedad del suelo (Nobel, 1980; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008). Mientras que en Jalostotitlán, sólo *A. farnesiana* respondió negativamente a la adición de nutrimentos y creció menos que *O. jaliscana* y *A. schaffneri*; es probable que la primera sea de un estatus sucesional diferente a las dos anteriores y responda como aquellas especies estadio serial inicial más adaptadas a suelos infértiles (McAuliffe, 1988). Las plántulas de ambos sitios fueron sometidas a los mismos niveles de luz y humedad, sólo el suelo fue diferente. Es probable que las diferencias entre leñosas reflejen adaptación a las condiciones edáficas. Mientras que las suculentas no mostraron diferencias.

Análisis por especie dentro de grupos funcionales sin importar el sitio

La luz alta favoreció el crecimiento de ambos grupos funcionales. Al contrario de las leñosas, las suculentas crecieron hasta 25% más en suelo con mayor fertilidad y con mayor humedad. Estas diferencias interspecíficas en el crecimiento como respuesta a gradientes de fertilidad, podrían ser determinantes para la distribución de éstas especies por su capacidad para responder a la adición de nutrimentos en suelos infértiles y tener mayor éxito en diferentes hábitats (Taub, 2002). La mayor disponibilidad de agua y nutrimentos son factores

que se presentan bajo el dosel de nodrizas (García-Moya y Mckell, 1970) y favorecen el crecimiento de protegidas. Las suculentas mostraron mayor crecimiento como respuesta a la humedad más alta y el suelo de mayor fertilidad. Resultados similares a los encontrados para otras cactáceas (Ruedas *et al.*, 2000; Miquelajauregui y Valverde, 2010), lo que puede indicar una mayor capacidad para la adquisición de recursos (Arendt, 1997).

Estos resultados son un claro indicio de las diferencias en la capacidad de adaptación de las suculentas como protegidas y las leñosas como nodrizas.

Análisis por especie

En las leñosas, el suelo con mayor fertilidad afectó el crecimiento de *A. schaffneri* (S) y *A. farnesiana*, otros estudios mencionan que este comportamiento es el resultado de la selección de especies en ambientes pobres en los cuales se favorece la conservación de recursos adquiridos (Grime y Hunt, 1975; Chapin, 1980; Van der Werf *et al.*, 1993; Wright y Westoby, 1999). Esta característica también, les impide que logren éxito al competir en hábitats con suelos fértiles (Grime, 1979; Chapin, 1988; Grime, 1991). Además, la humedad más alta afectó el crecimiento de *P. laevigata*, esta es una característica común de especies restringidas a ambientes soleados (Villar *et al.*, 2008) por lo que esta especie es más común encontrarlas funcionando como nodriza. *A. schaffneri* (J) no mostró respuesta clara en su crecimiento por efecto de los tratamientos de humedad y fertilidad.

Acacia farnesiana y *A. schaffneri* (J) presentaron tasas de crecimiento relativo hasta 30% mayores que las de las leñosas del sitio con mayor estrés (S). La mayor disponibilidad de agua afectó positivamente el crecimiento de las suculentas y de *A. schaffneri* (S). En el caso de *Acacia schaffneri*, la única especie que comparten los dos sitios, es probable que en el sitio con menores recursos, se comporta como competitiva por el recurso limitativo, que en este

caso es el agua, con las plántulas que se establezcan bajo su dosel y entonces las interacciones de facilitación se conviertan temporalmente en interacciones de competencia (Armas y Pugnaire, 2005).

O. jaliscana mostró menor plasticidad por el cambio de luz y creció 9% menos en luz baja y 4% menos en la mayor disponibilidad de humedad que *O. streptacantha*. Sin embargo, en luz baja, la mayor disponibilidad de humedad disminuyó en 10% la RGR de *O. jaliscana*, mientras que en *O. streptacantha* la aumentó. Además, el suelo de menor fertilidad afectó más el crecimiento de *O. jaliscana* que disminuyó en 17%, mientras que en *O. streptacantha* fue del 12.5%. Estos resultados están de acuerdo con otros autores que observaron aumento en el crecimiento de suculentas al incrementar la fertilidad del suelo (Ruedas et al., 2000). Para esta especie, en particular, parece ser que la fertilidad es clave para su establecimiento, ya que en donde se distribuye, la humedad no es un factor limitativa. Además, es posible que el dosel sea un refugio seguro contra los herbívoros, debido a que la ganadería es una actividad muy intensiva en la zona donde se distribuye (observación personal). En cambio, para *O. streptacantha* la clave es la mayor disponibilidad de humedad. Se esperaba que ambas especies crecieran más en luz baja por el papel que juegan las nodrizas en su supervivencia y crecimiento (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Ruedas et al., 2000). Ambas especies alcanzan RGR más altas en luz plena que en luz baja, nuestros resultados están de acuerdo por los obtenidos en otros trabajos (Martínez-Berdeja y Valverde, 2008; Miquelajauregui y Valverde, 2010). Sin embargo, las diferencias entre ambas especies muestran que *O. streptacantha* está más adaptada como especie protegida.

Cuando se incrementó la disponibilidad de luz todas las especies asignaron más biomasa a la raíz y menos al área fotosintética (datos no mostrados). Sin embargo, dicha asignación varió entre sitios. Las leñosas y suculentas del sitio con menores recursos (S),

incrementaron la asignación de biomasa a la raíz, hasta cuatro veces más que las especies del sitio con mayores recursos (J); estos resultados están de acuerdo con los reportados por Montgomery (2004).

Se esperaba que las suculentas mostraran altas tasas de crecimiento relativo en luz baja, sin embargo, crecieron más en la intensidad de radiación mayor, por lo que puede considerarse que la acción benéfica de la sombra por la cobertura, sólo es temporal, cuando en las condiciones abiertas hay déficit de humedad o de nutrientes. El crecimiento de *O. streptacantha* aumentó como respuesta a la luz alta y el suelo con humedad alta, nuestros resultados son contrarios a los encontrados por Ruedas *et al.*, (2000) en *Mammillaria magnimamma*, al probar diferentes niveles de luz, nutrientes y humedad, no encontraron diferencias en la RGR por efecto de la interacción entre la radiación y el nivel de humedad. En *Opuntia jaliscana* el suelo con alta fertilidad favoreció su crecimiento. La fertilidad es uno de los factores principales que aumentan las probabilidades de sobrevivencia en las interacciones de facilitación (García-Moya y McKell 1970; Pugnaire *et al.* 1996b, 2004; Tirado y Pugnaire 2003)

Componentes de la tasa de crecimiento relativo

Componente morfológico (LAR)

En todas las especies LAR fue mayor en luz baja que en alta. Este patrón fue consistente a nivel de sitio, grupo funcional y especie. Sin embargo, Las leñosas fueron menos plásticas y evidenciaron menores cambios morfológicos que las suculentas. Las primeras mostraron valores en LAR hasta dos veces menores que las suculentas por efecto de la luz baja, estos resultados concuerdan con Poorter *et al.* (1995) donde un LAR bajo está relacionado con hábitats improductivos. Estos patrones de crecimiento han sido observados

también en otros estudios (Walters *et al.*, 1993; Poorter *et al.*, 1995; Reich *et al.*, 1998; Sánchez-Gómez *et al.*, 2006a), en los que se ha observado que las especies más adaptadas a ambientes soleados, muestran menor asignación a las partes aéreas y mayor reparto de recursos hacia la raíz cuando son sometidas a menor cantidad de luz.

Las suculentas evidenciaron gran plasticidad morfológica, al incrementar la asignación de recursos hacia las hojas para aumentar el área fotosintética y captar más luz en el tratamiento de luz mitigada, lo que es considerado como una adaptación que aumenta las probabilidades de sobrevivir en ambientes con poca luz (Hoffmann y Franco, 2003) como ocurre bajo el dosel de nodrizas. La respuesta de las plántulas protegidas (suculentas) para mejorar la adquisición del recurso más limitativo (en este caso la luz), como el aumento en LAR, es frecuente en especies adaptadas a ambientes más heterogéneos (Bazzaz, 1996) también es un indicio de especies que funcionan bien bajo la sombra (Reich *et al.*, 1998) un factor clave para las interacciones de facilitación (Bertness y Callaway, 1994; Flores y Jurado, 2003). El aumento de las partes aéreas se reflejó en la disminución de la proporción raíz:vástago en las suculentas, esta condición es común en especies adaptadas a la sombra (Reich *et al.*, 1998; Souza y Valio, 2002), mientras que las leñosas asignaron más biomasa a la raíz (datos no mostrados), característica de especies adaptadas a espacios abiertos (Poorter y Lambers, 1998).

También encontramos resultados interesantes para *O. jaliscana*, la cual mostró una respuesta diferente en los tratamientos de luz. En luz baja, *O. jaliscana* creció mejor (valores altos de LAR) en condiciones de fertilidad y humedad altas. Es decir, en sitios con facilitación. Con base en este patrón de respuesta se puede decir que en sombra las suculentas mostraron mayor crecimiento (valores altos de LAR) en condiciones de fertilidad y humedad

altos, es decir, en sitios con facilitación, sin embargo, *O. jaliscana* mostró 6% menor LAR que *O. streptacantha*.

Componente fisiológico (NAR)

En todas las especies NAR fue mayor en luz alta que en luz baja. La disminución de la luz indujo la reducción de la tasa de crecimiento relativo porque al bajar el DFFF (Densidad de Flujo de Fotones para la Fotosíntesis) se disminuye la fotosíntesis. Las leñosas mostraron valores de NAR hasta dos veces mayores que las suculentas, algunos autores mencionan que las especies intolerantes a la sombra muestran altas tasas de asimilación neta (Pons, 1977; Souza y Válio, 2003; Montgomery, 2004). Además de la luz, la fertilidad fue clave en las diferencias fisiológicas entre especies. En suelo de fertilidad baja incrementó NAR en la mayoría de las leñosas, además mostraron los valores más altos en el cociente raíz/vástago (datos no mostrados), lo que maximiza la toma de nutrimentos en suelos de baja fertilidad. Se ha observado que especies que asignan más recursos a la raíz son competitivamente más dominantes en hábitats con baja productividad (Tilman, 1988).

Encontramos diferentes respuestas de las especies entre sitios, mientras que en Jalostotitlán la fertilidad en interacción con la luz afectó NAR, en Santiago fue la humedad en interacción con las especies. Estos resultados sugieren cuáles son los recursos más importantes que intervienen en la fisiología de las especies estudiadas. Además dentro de las leñosas, las de Santiago mostraron mayor plasticidad fisiológica que las de Jalostotitlán por los cambios de luz; las primeras disminuyeron cerca del 60% su tasa de asimilación neta en respuesta de la luz mitigada, en las especies de J fue de 52%. Estos resultados muestran que los cambios en las leñosas de S fueron más dependientes de la ganancia de carbono por unidad de área fotosintética (NAR). Esta respuesta pudo deberse a las diferencias de humedad y fertilidad que

hay en ambos sitios (Montgomery, 2004). Algunos autores como Lortie y Aarssen (1996) y Valladares *et al.*, (2000), han sugerido que las especies con gran plasticidad fenotípica reflejan adaptación a altos niveles de luz.

Las suculentas mostraron menor plasticidad en NAR por efecto de los tratamientos. Se ha sugerido que las especies tolerantes a la sombra muestran plasticidad limitada (Bazzaz, 1996), mientras que las pioneras, consideradas especies intolerantes a la sombra, muestran mayor plasticidad fisiológica (Portsmuth y Niinmets, 2007). Las suculentas mostraron diferencias en su respuesta fisiológica, mientras que *O. jaliscana* mostró mayores cambios debido al suelo más fértil, en *O. streptacantha* los cambios se debieron a la mayor disponibilidad de humedad.

Las variaciones en la tasa de crecimiento relativo se debieron en mayor medida al componente fisiológico NAR y solo una pequeña proporción fue atribuida al componente morfológico LAR. Estos resultados están de acuerdo con los mostrados por especies en hábitats con altas temperaturas que muestran mayor asociación de RGR con NAR (Veneklass y Poorter, 1998; Montgomery, 2004). Nosotros encontramos que en todos los niveles de estudio y para todas las especies, RGR se correlacionó más fuertemente con la tasa de asimilación neta (NAR), y en menor medida con LAR. Sin embargo, en dichas correlaciones se evidenciaron diferencias entre leñosas y suculentas, mientras en las leñosas la correlación fue positiva y en mayor medida con el componente fisiológico (NAR).

En las suculentas fue negativa y más balaceada, es decir ambos componentes contribuyeron con la tasa de crecimiento relativo. Este balance puede indicar que estas especies se adaptan a ambientes heterogéneos con diferentes condiciones ambientales (por ejemplo diferentes condiciones de radiación solar) por lo que pueden explotar mayor cantidad de recursos (Poorter, 1999). Es probable que estas especies en la fase de plántula, se

comporten más como especies tolerantes a la sombra que como especies adaptadas a la sombra, con base a que los rasgos morfológicos están mayormente correlacionados con la tasa de crecimiento de especies tolerantes a la sombra y los rasgos fisiológicos con la tasa de crecimiento de especies de ambientes bien iluminados (Valladares et al., 2002, Niinemets y Valladares, 2004).

Al comparar los grupos funcionales con base en sus características de crecimiento, es evidente que las leñosas se comportan como especies que se apropian de espacios abiertos donde están libres de la competencia por agua y nutrimentos. Una vez establecidas estas especies, en la fase adulta toman el papel de nodrizas creando bajo su dosel micrositios propicios para el establecimiento de plántulas de suculentas, especies dominantes del siguiente estadio serial sucesional (Holzapfel y Mahall 1999; Butterfield et al., 2010) e iniciar interacciones de facilitación (Yeaton, 1978; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Flores y Yeaton, 2000; Flores y Jurado, 2003).

Fluorescencia de la clorofila

La eficiencia cuántica potencial (F_v/F_m'), mostró valores promedio de 0.8 por lo que ninguna especie presentó fotoinhibición como respuesta a los tratamientos (Cavender-Bares y Bazzaz, 2004).

Los niveles de luz afectaron la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis (DFFF) y por lo tanto se afectó la eficiencia cuántica actual ($\Delta F/F_m'$) y la tasa de transporte de electrones (ETR). En el tratamiento de luz baja aumentó la $\Delta F/F_m'$, pero disminuyeron la ETR y la DFFF. Las leñosas mostraron menor eficiencia cuántica actual que las suculentas, estos resultados fueron contrarios a los encontrados por Souza *et al.* (2005) en especies seriales tempranas y seriales tardías tropicales. Las suculentas mostraron valores de $\Delta F/F_m'$, muy

superiores a los encontrados en otras suculentas (Hernández-González y Briones, 2007); sin embargo, puede ser debido a las diferencias en la DFFF en el invernadero. Por otra parte no se conocen datos de F_v/F_m' para plantas C_3 del desierto (Skillman, 2008). Los valores de ETR más altos fueron encontrados en condiciones de alta irradiación, estos resultados son parecidos a los encontrados por otros autores (Ribeiro *et al.*, 2005), y como se esperaba, las leñosas mostraron ETR mayor que las suculentas. El nivel de humedad sólo afectó el $\Delta F/F_m'$ de *O. jaliscana* que mostró estrés debido a la baja humedad (Cavender-Bares y Bazzaz, 2004), este comportamiento es un indicador de estrés en plantas (Cavender-Bares y Bazzaz, 2004).

Conclusiones

Nuestros resultados soportaron parcialmente la hipótesis de que las suculentas funcionan como especies protegidas y las leñosas como nodrizas; se encontraron evidencias en el crecimiento de *P. laevigata*, *A. farnesiana* y *A. schaffneri* (S), que muestran que dichas especies funcionan como nodrizas. Las suculentas mostraron características morfológicas y fisiológicas potenciales para funcionar como protegidas, sin embargo, mientras que en *O. jaliscana* el suelo de dosel fue clave para su crecimiento, en *O. streptacantha* fueron tanto el suelo más fértil como la humedad.

Las leñosas fueron más eficientes en la utilización de la energía solar que las suculentas. *O. jaliscana* mostró estrés y debido a la baja humedad disminuyó su ETR.

Este trabajo aporta conocimientos fisiológicos y morfológicos de leñosas y suculentas y su función como nodrizas o protegidas; ésta especie forman interacciones de facilitación dirigiendo la dinámica y sucesión de poblaciones en comunidades vegetales del Altiplano Mexicano.

Bibliografía citada

- Adams, W.W.III and D., Demming-Adams. 1996. Energy dissipation and the xanthophyll cycle in CAM plants. *In* K. Winter and J.A.C. Smith (Eds.), *Crassulacean acid metabolism: biochemistry, ecophysiology and evolution*, 97-114. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Aguilar, S. A. 1998. Métodos de análisis de suelos. México: SMCS.
- Arendt, J.D. 1977. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Quarterly Review Biology* 72:149-177.
- Armas, C. and F.I., Pugnaire. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93:978-989.
- Bazzaz, F.A. 1996. *Plants in changing environments: linking physiological, population and community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 330 p.
- Bertness, M.D. and R., Callaway. 1994. Perspective Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 5:191-193.
- Barnes, P.W. and S., Archer. 1999. Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? *Journal of Vegetation Science* 10:525–536.
- Bisigato, A.J.; M.B. Bertiller; J.O. Ares & Pazos, G.E. 2005. Effect of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography* 28:561–572.
- Bloom, P. R. 2000. Soil pH and pH buffering. pp. B333 – B352. *In*: M. E. Sumner (ed.). *Handbook of soil science*. CRC Press. Boca Raton, FL, USA.
- Bouyoucos, G. J. 1936. Directions for Making Mechanical Analysis of Soils by the Hydrometer Method. *Soil Sci.* 42(3).
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13, 115–155.
- Bravo-Hollis, H., and H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol 3. Universidad Nacional Autónoma de México, 643 pp.
- Brooker R.W., and T.V. Callaghan. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81:1.
- Brooker, R.B. and Z. Kikvidze. 2008. Importance: an overlooked concept in plant interaction research. *Journal of Ecology* 96, 4:-703-708.
- Butterfield, B.J., J.L. Betancourt, R.M. Turner and J.M. Briggs. 2010. Facilitation drives 65 years of vegetation change in the Sonoran Desert. *Ecology* 91:1132–1139.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 6: 306-348.
- Callaway, R.M. and L.R., Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78, 7:1958-1965.

- Callaway, R.M. and F.I., Pugnaire. 1999. Facilitation in plant communities. *In*: Pugnaire, F. I. and Valladares, F. (eds), Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker Inc, pp. 623-648.
- Callaway, R.M.; R.W Brooker.; P. Choler; Z. Kikvidze; C.J., R. Lortie; R. Michalet; L. Paolini; F.I. Pugnaire; B. Newingham; E.T. Aschehoug; C. Armas; D. Kikidze and B.J. Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Cardillo, E. y C.J. Bernal. 2005. Morphological response and growth of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings at different shade levels. *Forest Ecology and Management* 9522:1-6.
- Cavender-Bares, J., and F.A. Bazzaz. 2004. From Leaves to Ecosystems: Using Chlorophyll Fluorescence to Assess Photosynthesis and Plant Function in Ecological Studies. George C. Papageorgiou and Govindjee (eds): Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis, 737-755 pp.
- Chapin, F S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual. Review. Ecology and Systematic* 11: 233-260.
- Chapin, F.S. III. 1988. Ecological aspect of plant nutrition. *Advances Mineral Nutrition*. 3:61-191.
- Cody, M.L. 1993. Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments* 24: 139-154.
- Delagrangé, S.; C. Messier; M.J. Lechowicz and P. Dizengremel. 2004. Physiological, Morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology* 24:775-784.
- De la Rosa-Manzano, E. 2008. Efecto de la luz y el agua en la germinación y fotosíntesis del cacto epífito *Rhipsalis baccifera* (J.S. Miller) Stearn del bosque nublado. Tesis Maestría. Instituto de Ecología. 116 pp.
- Del Pozo, A.H.; E.R. Fuentes; E.R. Hajek and J.D. Molina. 1989. Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en matorral de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*.
- Domingo, F.; L. Villagarcía, A.J.; Brenner, & J.; Puigdefábregas. 1999. Evapotranspiration model for semi-arid shrublands tested against data from SE Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 95, 67-84.
- Ehleringer, J. 1981. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran Desert plants. *Oecologia*. 49: 366-370.
- Flores J, and E., Jurado. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *J. Veg. Sci.* 14: 911-916.
- Flores, F.J and R.I., Yeaton. 2000. La Importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el Altiplano Mexicano. *Interciencia* 25: 365-371.

- Flores-Martínez, A., E. Ezcurra and S. Sánchez-Colón. 2004. Effect on *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology* 82, 325-330.
- Franco, A.C.; B. Herzog; C., Huebner; E.A., de Mattos; F.R., Scarano; E., Ball and U., Luëttge U. 1999. Diurnal changes in chlorophyll fluorescence, CO₂-exchange and organic acid decarboxylation in the tropical.CAM tree *Clusia hilariana*. *Tree Physiology*, 19:635-644.
- García Moya, E. and C.M., McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology*, 51: 81-88.
- Griffiths, H. 1989. Carbon dioxide concentrating mechanisms and the evolution of CAM in vascular epiphytes. In: Lüttge U. Ed. *Vascular Plants as Epiphytes: Evolution and Ecophysiology*, Springer, Nueva York. USA.
- Grim E. R. 1953. *Clay Mineralogy*. McGraw-Hill, New York, 190 pp.
- Grime, J.P. and R. Hunt. 1975. Relative growth-rate; its range and adaptative significance in a local flora. *Journal of Ecology*, 63:393-422.
- Grime J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
- Grime, J.P.; J.C. Crick, and J.E. Rincon. 1986. The ecological significance of plasticity. In D.H. Jennings and A.J. Trewavas (eds) *Plasticity in Plants*. Company of Biologists, Cambridge University Press, Cambridge.
- Haslam, R.P.; A.L., Downie; M., Raveton; K., Gallardo; D., Job; K.E., Pallett; P., John; M.A.J., Parry and J.O.D., Coleman. 2003. The assessment of enriched apoplasmic extracts using proteomic approaches. *Annals of Applied Biology*, 143, 1: 81-91.
- Hernández-González, O. and O., Briones. 2007. Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *American Journal of Botany* 94, 8:1344-1351.
- Hobbie, S.E. 1992. Effects on plant species on nutrient cycling. *Tree* 7, 10:336-339.
- Hoffmann, WA and A.C., Franco. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *J Ecol* 91:475-484.
- Holzappel, C. and B. E., Mahall. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology* 80, 5:1747-1761.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1981. *Síntesis geográfica del estado de Jalisco*. Secretaría de Planeación y Presupuesto, México. 306 pp.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2002. *Síntesis geográfica del estado de San Luis Potosí*. 2da. Edición. Secretaría de Planeación y Presupuesto, México.
- Jennings, D.H. and A.J., Trewavas. 1986. *Plasticity in Plants*. (eds). Company of Biologists, Cambridge, University Press, Cambridge, U.K.

- King, A. D. A. 2003. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings. *Functional Ecology* 17:482–488.
- Lambers, H., and Poorter H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.* 23, 187–261.
- Lambers, H.F and Chapin III and T. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. New York.540 pp.
- Liancourt, P., R.M. Callaway and R. Michalet. 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86:1611-1618.
- López-Villavicencio M. 1999. Dinámica de la población de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 96 pp.
- McAuliffe, J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *American Naturalist* 131:459-490.
- Maestre, F.T; S. Bautista, and J. Cortina. 2003. Positive, negative, and net effects in grass–shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 12: 3186–3197.
- Mahadev, B.C., and P.S. Nobel. 1988. Recovery of photosynthetic reactions after high-temperature treatments of a heat-tolerant cactus. *Photosynthetic Research*.18:277-286.
- Martínez-Berdeja, A.T. Varverde. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanisms behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments* 72: 1766-1774.
- Maxwell, K. and G.N., Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51, 345:659-668.
- Miquelajauregui, Y. y Valverde, T. 2010. Survival and early growth of two congeneric cacti differ in their level rarity. *Journal of Arid Environments* 1-8.
- Milchunas, D.G., and I. Noy-Meir. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99:113-130.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Montgomery, R. 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology* 24: 155-167.
- Morgan, M.E. 1941. Chemical soil diagnosis by the universal soil testing system. *Coonn. Agric. Sta. Bull.* 450, USA.
- Moro, M.J.; F.I. Pugnaire; P Haase and J. Puigdefábregas. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understory in a semiarid environment. *Functional ecology* 11:425-431.
- Niering ,W.A.; R.H. Whittaker and C.H.Lowe. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. *Science* 142: 15–23.

- Niinemets, Ü. & F. Valladares. 2004. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. *Plant Biology* 6:254–268.
- Nippert, J.B.; R.A. Duursma and J.D. Marshall. 2004. Seasonal variation in photosynthetic capacity of montane conifers. *Functional Ecology*. 18:876-886.
- Nobel, P.S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette* 141(2): 188-191.
- Nogueira, A., Martinez, C.A., Ferreira, L.L., Prado, C.H.B.A. 2004. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. *Photosynthetica* 42: 351-356.
- Oosterheld, M. and M. Oyarzábal. 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. *Oikos*. 107, 3:576-582.
- Pickett, S.T.A. and P.S., White. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, New York, USA.
- Pons T.L. 1977. An ecophysiological study in the field layer of ash coppice. II. Experiments with *Geum urbanum* and *Cirsium palustre* in different light intensities. *Acta Botanica Neerlandica* 26, 29–42.
- Poorter, H.; C.A.D.M. van de Vijver; R.G.A. Boot and H. Lambers. 1995. Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and Soil* 171:217-227.
- Poorter, H. A. and Van der Werf. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In: Lambers H, Poorter H, Van Vuuren MMI, eds. *Inherent variation in plant growth. physiological mechanisms and ecological consequences*. Leiden, Netherlands: Backhuys Publishers, 309-336.
- Poorter, H. and E. Garnier. 1999. Ecological significance of relative growth rate and its components. In “*Handbook of functional plant ecology*”. (Eds. F.I. Pugnaire, F. Valladares) pp. 81-120 (Marcel Dekker: New York).
- Portsmouth, A. and Ü. Niinemets. 2007. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology* 21:61–77.
- Pugnaire, F. I.; P. Haase, and b.J. Puigdefá. 1996b. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420–1426.
- Pugnaire, F.I.; P. Haase and J. Puigdefábregas. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77, 5:1420-1426.
- Quijas S. 1999. Análisis demográfico por edades de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 95 pp.
- Reich, P.B.; M.B. Walters; M.G. Tjoelker; D. Vanderklein and D., Buschena. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen

- concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional ecology* 12:395-405.
- Reyes-Agüero, J.A.; J.R. Aguirre Rivera y J.L., Flores Flores. 2005. Variación morfológica de *Opuntia* (cactaceae) en relación con su domesticación en la altiplanicie meridional de México. *Interciencia* 30, 8:476-484.
- Richards, L. A. 1949. Methods of Measuring Soil Moisture Tension. *Soil Science*. 68:1-95.
- Ribeiro, R.V.; G.M., Souza; R.F., Oliveira y E.C. Machado. 2005. Photosynthetic responses of tropical species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira do Botanica* 28:149-161.
- Rousset, O. and J., Lepart. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88:401-412.
- Ruedas, M.; T. Valverde y S.C. Argüero. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactáceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66:25-35.
- Rzedowski J. 1966. Vegetación del Estado de San Luis Potosí, México. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Contribuciones del Instituto de Investigación de Zonas Desérticas. No. 20,. 291 pp.
- Sánchez-Gómez D, F., Valladares and M.A., Zavala. 2006a. Functional traits and plasticity underlying shade tolerance in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiology* 26: 1425–1433.
- SAS/Institute. 1999. SAS/STAT User's guide version 8. Cary, N.C.: SAS Institute Inc.
- Schulze, E.D. and F.S. Chapin III. 1987. Plant specialization to environments of different resource availability. *Ecological Studies*, 61:120-148.
- Silveira, F.A.O. and G.W., Fernandes. 2006. Effect of light, temperature and scarification on the germination of *Mimosa foliolosa* (Leguminosae) seeds. *Seed Science. & Technology*, 34:607-614.
- Skillman, J.B. 2008. Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out the dark. *Experimental Botany* 7:1647-1661.
- Souza, R.P., and I.F.M., Válio. 2003. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Revista Brasileira. de Botânica* 26, 1:35-47.
- Taub, R.D. 2002. Analysis of interspecific variation in plant growth responses to nitrogen. *Canadian Journal of Botanical* 80, 1:34–41.
- Tewksbury, J.J. and J.D., Lloyd. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127:425-434.
- Tielbörger, K. and R., Kadmon. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81, 6:1544-1553.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

- Tirado, R. & F.I. Pugnaire. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia*, 136, 296–301.
- Valiente-Banuet A, and E., Ezcurra. 1991. Shade as cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79, 961-971.
- Valiente-Banuet, A.; F. Vite & J.A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2, 11–14.
- Valladares, F. L.; E., Balaguer; E., Martinez-Ferri; E., Perez-Corona y E., Manriquez. 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156: 457-467.
- Van der Werf, A., M.; Van Nuenen; A.J., Visser, and H., Lambers. 1993. Contribution of physiological and morphological plant traits to a species competitive ability at high and low nitrogen supply: a hypothesis for inherently fast- and slow-growing monocotyledonous species. *Oecologia* 94:434–440.
- Veneklaas, E.J. and L., Poorter. 1998. Growth and carbon partitioning of tropical seedlings in contrasting light environments. In: Lambers H, Poorter H, Van Vuuren MMI (eds) *Inherent variation in plant growth*. Backhuys, Leiden, The Netherlands, pp 337–361.
- Vetaas, O.R. 1997. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3:227-344.
- Villar, R., J., Ruiz-Robledo; J.L. Quero; H., Poortes; F. Valladares y T., Marañón. 2008. Tasa de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante (Segunda edición)*. Páginas 193-230.
- Villers-Ruiz, L. and I. Trejo-Vázquez. 1998. Climate change on Mexican forests and natural protected areas. *Interciencia*, 23 1:10-19.
- Walkley, A. and I.A. Black. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining organic carbon in soils: Effect of variations in digestion conditions and of inorganic soil constituents. *Soil Sci.* 63:251-263.
- Walters, M.B., E.L. Kruger and P.B. Reich. 1993 Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. *Oecologia*, 94:7-16.
- Whittaker, R.H., W.A. Niering and M.D. Crisp. 1979. Structure, pattern and diversity of a mallee community in New South Wales. *Vegetatio*. 39:65-79.
- Wright, I.J. and M. Westoby. 1999. Differences in seedling growth behavior among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87:85-97.
- Yeaton, R.I. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 65: 651-656.

Yeaton, R.I. and A. Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan Desert, Mexico. *Journal of Ecology* 74:211-217.

En lo sucesivo para este capítulo, las abreviaciones de niveles de factores, sitios y especies son como sigue: Luz plena = 1, luz mitigada, 0; tratamientos de humedad: 1 = alta (60% de Humedad aprovechable: HA), 0 = baja (30% de HA); tratamientos de fertilidad: 1 = alta (suelo de dosel), 0 = baja (suelo de pastizal). Especies: Af (J) *Acacia farnesiana*, As (S) *Acacia schaffneri*, As (J) (*Acacia schaffneri*, Oj(J) *Opuntia jaliscana* y Os(S) *Opuntia streptacantha*.

Cuadro 2.2. Promedios (\pm EE) $\times 10^{-2}$ de la tasa de crecimiento relativo (RGR) ($\text{mg}^{-1}\text{g}^{-1}\text{día}^{-1}$), promedios (\pm EE) del cociente del área fotosintética (LAR) (cm^2g^{-1}), promedios (\pm EE) $\times 10^{-3}$ de la tasa de asimilación neta (NAR) ($\text{mg}/\text{día}/\text{cm}^2$) y promedios (\pm EE) de la eficiencia cuántica actual ($\Delta F/F_m'$). Las letras en negritas denotan promedios con diferencia significativa ($P < 0.05$).

Variable	Especie	Luz		Humedad		Fertilidad	
		0	1	0	1	0	1
RGR	Af	1.7 + 0.1 ^{ns}	1.9 + 0.1 ^{ns}	1.7 + 0.1 ^{ns}	1.8 + 0.1 ^{ns}	1.9 + 0.1 ^{ns}	1.6 + 0.1 ^{ns}
	As(J)	1.9 \pm 0.2 ^{ns}	2.2 \pm 0.08 ^{ns}	1.9 \pm 0.1 ^{ns}	2.2 \pm 0.1 ^{ns}	2.0 \pm 0.15 ^{ns}	2.1 \pm 0.07 ^{ns}
	As(S)	1.3 \pm 0.15 ^b	1.8 \pm 0.2 ^a	1.3 \pm 0.2 ^b	1.8 \pm 0.15 ^a	1.7 \pm 0.2 ^a	1.4 \pm 0.1 ^b
	PI	1.4 \pm 0.09 ^b	1.7 \pm 0.1 ^a	1.7 \pm 0.1 ^{ns}	1.5 \pm 0.07 ^{ns}	1.6 \pm 0.1 ^{ns}	1.6 \pm 0.1 ^{ns}
	Oj	2.0 \pm 0.01 ^b	2.3 \pm 0.1 ^a	2.0 \pm 0.1 ^b	2.3 \pm 0.06 ^a	2.0 \pm 0.08 ^b	2.4 \pm 0.06 ^a
	Os	2.2 \pm 0.08 ^b	2.4 \pm 0.1 ^a	2.1 \pm 0.09 ^b	2.4 \pm 0.02 ^a	2.1 \pm 0.08 ^b	2.4 \pm 0.1 ^a
LAR	Af	9.34 + 0.2 ^a	7.84 + 0.2 ^b	8.7 + 0.4 ^{ns}	8.5 + 0.2 ^{ns}	8.15 + 0.3 ^{ns}	9.04 + 0.3 ^{ns}
	As(J)	7.9 + 0.2 ^a	6.1 + 0.2 ^b	7.02 + 0.2 ^{ns}	6.9 + 0.4 ^{ns}	6.77 + 0.3 ^{ns}	7.15 + 0.3 ^{ns}
	As(S)	7.5 + 0.2 ^a	4.6 + 0.2 ^b	5.8 + 0.5 ^{ns}	6.3 + 0.6 ^{ns}	6.0 + 0.4 ^{ns}	6.1 + 0.5 ^{ns}
	PI	7.3 + 0.3 ^a	4.5 + 0.3 ^b	6.0 + 0.4 ^{ns}	6.0 + 0.6 ^{ns}	5.1 + 0.5 ^b	7.0 + 0.5 ^a
	Oj*	19.7 + 0.3	12.4 + 0.3	16.0 + 1.1	17.0 + 1.1	16.0 + 0.9	16.2 + 1.3
	Os	19.5 + 0.3 ^a	13.7 + 0.5 ^b	16.7 + 0.9 ^{ns}	16.5 + 1.0 ^{ns}	15.6 + 1.1 ^b	18.0 + 0.7 ^a
NAR	Af	1.8 + 0.1 ^b	2.3 + 0.1 ^a	2.0 + 0.1 ^{ns}	2.0 + 0.2 ^{ns}	3.3 + 0.1 ^a	1.8 + 0.1 ^b
	As(J)	2.0 \pm 0.2 ^b	3.4 \pm 0.1 ^a	2.5 \pm 0.1 ^b	3.0 \pm 0.4 ^a	2.6 \pm 0.3 ^b	2.8 \pm 0.2 ^a
	As(S)	1.5 \pm 0.2 ^b	4.1 \pm 0.3 ^a	2.6 \pm 0.6 ^{ns}	3.0 \pm 0.3 ^{ns}	3.2 \pm 0.5 ^a	2.4 \pm 0.4 ^b
	PI	3.8 \pm 0.4 ^a	2.0 \pm 0.1 ^b	3.1 \pm 0.5 ^{ns}	2.6 \pm 0.3 ^{ns}	3.2 \pm 0.5 ^a	2.5 \pm 0.3 ^b
	Oj*	1.0 \pm 0.06	2.1 \pm 0.04	1.6 \pm 0.2	1.5 \pm 0.1	1.5 \pm 0.2	1.6 \pm 0.2
	Os	1.0 \pm 0.05 ^b	1.8 \pm 0.1 ^a	1.3 \pm 0.07 ^b	1.5 \pm 0.2 ^a	1.5 \pm 0.2 ^a	1.3 \pm 0.1 ^b
$\Delta F/F_m'$	Af	0.58 \pm 0.027 ^a	0.62 \pm 0.047 ^b	0.6 \pm 0.02 ^{ns}	0.6 \pm 0.03 ^{ns}	0.6 \pm 0.027 ^{ns}	0.6 \pm 0.03 ^{ns}
	As(J)	0.62 \pm 0.02 ^a	0.7 \pm 0.046 ^b	0.62 \pm 0.03 ^{ns}	0.68 \pm 0.022 ^{ns}	0.66 \pm 0.024 ^{ns}	0.63 \pm 0.03 ^{ns}
	As(S)	0.62 \pm 0.025 ^a	0.7 \pm 0.015 ^b	0.64 \pm 0.02 ^{ns}	0.68 \pm 0.02 ^{ns}	0.66 \pm 0.02 ^{ns}	0.65 \pm 0.02 ^{ns}
	PI	0.5 \pm 0.067 ^a	0.72 \pm 0.01 ^b	0.62 \pm 0.04 ^{ns}	0.6 \pm 0.041 ^{ns}	0.61 \pm 0.05 ^{ns}	0.61 \pm 0.04 ^{ns}
	Oj	0.76 \pm 0.006 ^a	0.78 \pm 0.009 ^b	0.77 \pm 0.005 ^{ns}	0.76 \pm 0.01 ^{ns}	0.78 \pm 0.005 ^b	0.76 \pm 0.01 ^a
	Os	0.75 \pm 0.01 ^a	0.77 \pm 0.007 ^b	0.78 \pm 0.004 ^b	0.75 \pm 0.01 ^a	0.77 \pm 0.007 ^{ns}	0.76 \pm 0.01 ^{ns}

Cuadro 2.3. Resultados de ANOVA para la tasa crecimiento relativo (RGR). Se presentan el cuadrado medio, valor de F y valor de significancia para P (<0.05) en letras negritas. Abreviaciones L = Luz, H = humedad y F = fertilidad como siglas de los factores y sus interacciones.

RGR	Af			As (J)			As(S)			PI			Oj			Os		
	CM	F	P	CM	F	P	CM	F	P	CM	F	P	CM	F	P	CM	F	P
L	1.63	1.0	ns	3.7	2.7	ns	19.17	7.88	0.013	5.49	4.46	0.051	3.9	120.3	0.000	2.02	9.41	0.007
H	0.36	0.2	ns	4.1	2.99	ns	14.35	5.9	0.027	3.73	3.03	ns	3.85	118.8	0.000	5.85	27.24	0.000
F	4.11	2.6	ns	0.8	0.63	ns	7.36	3.03	ns	0.0	0.0	ns	9.68	298.5	0.000	4.53	21.06	0.0003
L*H	1.69	1.1	ns	1.1	0.85	ns	0.01	0.05	ns	2.92	2.37	ns	0.19	5.91	0.027	1.86	8.65	0.009
L*F	0.92	0.6	ns	3.2	2.39	ns	14.61	6.01	0.03	0.38	0.31	ns	3.17	97.78	0.000	1.72	8.0	0.012
F*H	4.55	2.9	ns	3.2	2.39	ns	1.55	0.64	ns	0.01	0.01	ns	1.55	47.73	0.000	5.94	27.65	0.000
L*H*F	0.14	0.9	ns	0.0	0.02	ns	6.05	2.49	ns	3.63	2.95	ns	0.02	0.66	ns	2.36	11.01	0.004
R²	0.37			0.4			0.62			0.45			0.98			0.87		

Efectos significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas en la columna del valor de P .

Cuadro 2.4. Resultados de ANOVA para el cociente del área fotosintética (LAR). Se presentan el cuadrado medio, valor de F y valor de significancia para P (<0.05) en letras negritas. Abreviaciones L = Luz, H = humedad y F = fertilidad como siglas de los factores y sus interacciones.

LAR	Af			As (J)			As (S)			PI			Oj			Os			
	CM	F	P	CM	F	P	CM	F	P	CM	F	P	CM	F	P	CM	F	P	
L	13.55	127.29	0.000	19.41	79.15	0.000	49.106	585.94	0.000	49.313	366.84	0.000	-	199.18	307.98	0.000			
H	0.1849	1.74	ns	0.0818	0.33	ns	1.0295	12.29	0.003	0.0368	0.27	ns	-	0.2959	0.46	ns			
F	4.767	44.76	0.000	0.8983	3.66	ns	0.38	0.45	ns	13.683	101.79	0.000	-	26.7303	41.33	0.000			
L * H	3.151	29.59	0.000	2.919	11.9	0.003	3.6083	43.06	0.000	1.7269	12.85	0.002	-	2.4895	3.85	ns			
L * F	0.0494	0.46	ns	0.0544	0.22	ns	2.1977	26.22	0.000	0.0065	0.05	ns	-	7.5858	11.73	0.003			
F * H	0.0348	0.33	ns	0.6074	2.48	ns	1.3659	16.3	0.001	0.1379	1.03	ns	-	1.01871	1.58	ns			
L * H * F	0.0335	0.32	ns	0.8895	0.36	ns	4.5345	54.11	0.000	0.1913	1.42	ns	-	0.4338	0.67	ns			
R²	0.93			0.86			0.98			0.97			-	0.96					

Efectos significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas en la columna del valor de P .

Cuadro 2.5. Resultados de ANOVA para la tasa de asimilación neta (NAR). Se presentan el cuadrado medio, valor de F y valor de significancia para P (<0.05) en letras negritas. Abreviaciones L = Luz, H = humedad y F = fertilidad como siglas de los factores y sus interacciones.

	Af		As (J)		As (S)		Pl		Oj		Os					
NAR																
L	1.6E ⁻⁶	39.97	0.000	1.2E ⁻⁶	409.63	0.000	3.9E ⁻⁵	319.52	0.000	2.9	47.15	0.000	-	3.2E ⁶	259.32	0.000
H	1.09E ⁻⁹	0.03	ns	9.9E ⁻⁷	34.07	0.000	1.3E ⁻⁶	10.55	0.005	0.131	2.14	ns	-	1.4E ⁻⁷	11.43	0.003
F	1.67E ⁻⁶	41.25	0.000	2.7E ⁻⁷	9.46	0.007	3.2E ⁻⁶	26.28	0.000	0.434	7.07	0.017	-	2.8E ⁻⁷	23.25	0.000
L * H	4.43E ⁻⁹	0.11	ns	4.4E ⁻⁶	151.49	0.000	1.9E ⁻⁶	15.65	0.001	0.326	5.32	0.034	-	7.4E ⁻⁷	59.98	0.000
L * F	1.37E ⁻⁷	3.39	ns	4.6E ⁻⁷	15.8	0.001	1.1E ⁻⁶	8.79	0.009	1.6E ⁻⁴	0.0	ns	-	1.4E ⁻⁷	11.31	0.004
F * H	1.94E ⁻⁶	47.96	0.000	5.0E ⁻⁷	17.37	0.000	4.2E ⁻⁶	34.0	0.000	5.1E ⁻³	0.08	ns	-	5.7E ⁻⁹	0.47	ns
L * H * F	2.22E ⁻⁷	5.48	0.032	1.4E ⁻⁶	47.21	0.000	6.1E ⁻⁶	50.08	0.000	0.125	2.05	ns	-	9.0E ⁻⁸	7.34	0.015
R²	0.89			0.98			0.96			0.80			-	0.96		

Efectos significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas en la columna del valor de P .

Cuadro 2.6. Promedios (\pm EE) $\times 10^{-3}$ de la tasa de asimilación neta (mg/día/cm²) para los factores principales e interacciones en *O. jaliscana*.

		Luz alta		Humedad		Luz baja	
				1	0		
Humedad	0	2 \pm 0.14				0.9 \pm 0.05 ^b	
	1	2 \pm 0.1 ^{ns}				1.1 \pm 0.05 ^a	
F,p		0.01, >>0.05				22.12, <0.01	
Fertilidad	0	1.9 \pm 0.1 ^b	2 \pm 0.06 ^{ab}	1.9 \pm 0.02 ^b	0.9 \pm 0.02 ^b		
	1	2.1 \pm 0.1 ^a	2.2 \pm 0.05 ^a	1.8 \pm 0.04 ^b	1.1 \pm 0.02 ^a		
		25.17, <0.01		14.97, <0.01		225.45, <<0.01	

Capítulo III

Supervivencia, crecimiento y acidez titulable de plántulas de *Opuntia* spp., en un gradiente ambiental del Altiplano Mexicano: la importancia de los microsítios.

Resumen

Las condiciones de estrés que prevalecen en las zonas áridas y semiáridas pueden ser limitativas para el establecimiento de las plantas, que a menudo restringen su establecimiento a microsítios bajo la sombra de plantas adultas llamadas “nodrizas”. Sin embargo, algunas nodrizas muestran etapas fenológicas que pueden afectar la cantidad de densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis que reciben las plántulas que crecen bajo su dosel. Se analiza en condiciones de campo, la importancia de los microsítios de establecimiento en la supervivencia y crecimiento de las suculentas y la hipótesis del cambio en las interacciones de facilitación como dependencia del contexto. Con el objetivo de comparar en condiciones de campo la supervivencia, el crecimiento y el contenido de acidez titulable en plántulas de cuatro especies de *Opuntia*, como respuesta a tres microsítios en dos sitios extremos de un gradiente de aridez. Se establecieron plántulas de *Opuntia* de 24 meses de edad, con aproximadamente de 20 cm de altura. *O. jaliscana* y *O. tomentosa* proceden de Jalostotitlán (sitio semiárido: SS) y *O. streptacantha* y *O. leucotricha* provienen de Santiago (sitio árido: SA). Las cuatro especies de *Opuntia* fueron trasplantadas en el sitio semiárido: bajo el dosel de leñosas adultas; *Acacia farnesiana* y *Mimosa monancistra*, así como en el área abierta (pastizal), y en el sitio árido bajo el dosel de leñosas adultas *Acacia schaffneri* y *Dalea bicolor*, así como en el área abierta. La supervivencia y el crecimiento de las plántulas de *Opuntia* se registraron al mes (septiembre de 2009) y a los cinco meses, después del trasplante, en esta última fecha se registró la acidez en las plántulas de *Opuntia*.

Los resultados indicaron que después del primer mes todas las especies mostraron alta supervivencia en todos los tratamientos. Sin embargo, a los cinco meses *O. streptacantha* en el SA, mostró baja supervivencia bajo el dosel de *A. schaffneri*. Mientras que en el SS fue *O. jaliscana* la que presentó baja supervivencia en el espacio abierto. En el sitio semiárido, las plántulas de *O. streptacantha* acumularon la mayor cantidad de ácidos orgánicos en sus tejidos, mientras que *O. tomentosa* presentó la menor cantidad. Los micrositos no afectaron la delta acidez en las plántulas de *Opuntia*. En el SA la cantidad de DFFF afectó la acumulación de ácidos orgánicos en las plántulas de *Opuntia*.

Introducción

La importancia de las interacciones entre plantas, depende de la productividad del sitio (Bertness y Callaway, 1994; Bruno *et al.*, 2000; Callaway *et al.*, 2002, Bruno *et al.*, 2003). Cuando el estrés es severo prevalecen interacciones de facilitación, mientras que cuando el estrés es menor predomina la competencia. Ambos tipos de interacción pueden operar simultáneamente (Holzapfel y Mahall 1999; Maestre *et al.*, 2003). El predominio de una u otra interacción depende de las condiciones ambientales. Algunos estudios informan que la importancia de las interacciones de facilitación aumenta en años secos y cálidos comparados con años más húmedos (Greenlee y Callaway, 1996; Ibañez y Schupp, 2000).

El aumento en la disponibilidad de humedad al presentarse años más lluviosos que lo normal en ambientes áridos, o años más secos que el promedio en comunidades mésicas, cambia el contexto en que se desarrollan las especies y puede cambiar también la importancia de las interacciones (Greenlee y Callaway, 1996; Tielbörger y Kadmon, 1997; Kitzberger *et al.*, 2000). La composición en las comunidades vegetales está fuertemente influenciada por el

establecimiento de plántulas y su capacidad para sobrevivir y crecer en diferentes micrositios (Grubb, 1977; Harper, 1977; Reader, 1991; Leishman, 1999), así como por la integración de interacciones entre especies (Bertness y Callaway, 1994). Las condiciones tanto bióticas como abióticas en que ocurren pueden variar en función de los factores ambientales involucrados, como el estrés abiótico, el consumo por herbívoros, el ciclo de vida y las especies implicadas (Grime, 1979; Bertness y Callaway, 1994; Goldberg y Novoplansky, 1997; Callaway, 1998).

Las condiciones de estrés que prevalecen en las zonas áridas y semiáridas pueden ser limitantes para la incorporación de muchas plántulas de suculentas a la comunidad vegetal, que a menudo restringen su establecimiento a micrositios protegidos como la sombra de nodrizas (Yeaton, 1978; Flores y Jurado, 2003; Valverde *et al.*, 2004). De manera contraria, en los espacios abiertos es raro su establecimiento (Smith y Nowak, 1990; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 2002; Flores y Jurado, 2003).

Los factores ambientales involucrados en los micrositios a su vez influyen en las respuestas morfológicas y fisiológicas de las plántulas (McAuliffe y Janzen, 1986; Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Nobel, 1988). Por ejemplo, la germinación y establecimiento de *Agave deserti* es más frecuente bajo nodrizas como *Hilaria rigida* (Franco y Nobel, 1988). El dosel protege a las plántulas de la luz directa y de las altas temperatura que prevalecen en las áreas abiertas. También disminuye el déficit de agua y protege a las plántulas de los herbívoros (Franco y Nobel, 1988; Sosa y Fleming, 2002; Flores y Jurado, 2003). El suelo bajo la nodriza generalmente tiene mayor contenido de nutrimentos que el suelo de las áreas abiertas (García-Moya y McKell 1970; Nobel, 1989; Hobbie, 1992; Pugnaire *et al.* 1996; Callaway y Pugnaire, 1999; 2004; Tirado y Pugnaire 2003), lo que induce a una mayor supervivencia y crecimiento de las plántulas (Armas y Pugnaire, 2005).

No obstante, los beneficios pueden ser parciales, debido las variaciones morfológicas y fenológicas propias de las especies de nodrizas. La cantidad de luz que reciben las plantas que se establecen bajo las nodrizas influye en su eficiencia fotosintética (Nobel *et al.*, 1991), debido a que el follaje denso limita la absorción de CO₂ por disminución de la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis (DFFF) (Miquelajauregui y Valverde, 2010). Por lo tanto, es importante considerar el tipo de dosel de las nodrizas.

La cantidad de luz que reciben las plantas CAM afecta considerablemente el balance entre la cantidad de CO₂ fijado y la acumulación de ácidos orgánicos (Nobel, 1981; Nobel y Hartsock, 1983; Lüttge, 2004). En este contexto, los micrositios de establecimiento para suculentas pueden representar el éxito en la supervivencia y crecimiento en éstas especies. Por ejemplo Hernández-González y Briones (2007) observaron que en plántulas de *Myrtillocactus geometrizans*, la mayor acidez se encontró en condiciones de sombra. Sin embargo, dicha condición varía con la especie, ya que estos mismos autores demostraron que en *Neobuxbaumia tetetzo* la acidez más alta se registró en condiciones de alta radiación. La humedad también varía entre micrositios, en la época seca los sitios protegidos conservan más la humedad que los sitios expuestos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), en especies como *Kalanchoë daigremontiana* se observó aumento en la acumulación de ácidos orgánicos cuando disminuyó la humedad del suelo (Griffiths *et al.*, 2002).

Se ha documentado la importancia de las interacciones de facilitación entre adultas leñosas y suculentas juveniles y sus implicaciones en la dinámica de las comunidades del Altiplano Mexicano (Yeaton, 1978; Yeaton y Romero-Manzanarez, 1986; Flores y Yeaton, 2000). No obstante, no se conoce el efecto de los micrositios protegidos como el dosel de leñosas adultas (nodrizas), comparado con el espacio abierto, sobre la supervivencia,

crecimiento y metabolismo fotosintético de plántulas de suculentas (protegidas) en condiciones naturales.

Las arbustivas y suculentas de este estudio se distribuyen en un gradiente, donde las condiciones ambientales varían entre sitios y dentro de micrositos. Para evaluar estas diferencias se usaron plántulas de *Opuntia* spp. El objetivo fue analizar la supervivencia, crecimiento y metabolismo fotosintético de plántulas de *Opuntia* en micrositos, bajo dosel de leguminosas adultas y en el espacio abierto en dos sitios con diferente régimen de precipitación.

Se busca encontrar evidencias en apoyo de la hipótesis que la facilitación se presenta con mayor frecuencia en el sitio más seco. Esperamos que los efectos benéficos de las nodrizas sobre las plántulas sean mayores en el sitio con mayor estrés abiótico, expresado como mejor supervivencia, crecimiento y mayor acumulación de acidez (los valores de acidez altos, indican indirectamente la productividad o desempeño fotosintético de la fase oscura en plantas CAM), en plántulas de *Opuntia*. A mayor disponibilidad de humedad pluvial esperamos un menor efecto en las interacciones de facilitación entre nodrizas y protegidas en el gradiente de estudio.

Materiales y métodos

Descripción de los sitios de colecta de semillas

El experimento se estableció, en campo, en un gradiente ambiental de noreste-suroeste del Altiplano Mexicano. Se seleccionaron dos localidades contrastantes en condiciones ambientales. El primer sitio (árido) se localizó al noreste del gradiente en el predio denominado Santiago, en el municipio de Villa de Arriaga, en San Luis Potosí (21°55' N;

101°23' W; altura: 2100 msnm). Tiene clima semiseco-templado, con 387 mm de precipitación promedio anual, temperatura media anual de 12.5° C. El suelo es xerosol háplico, con capa superficial de color claro y muy pobre en materia orgánica (INEGI, 2002).

Al suroeste del mismo gradiente, se ubica el segundo sitio (semiárido) en el predio Los Vallejo en Jalostotitlán, Jalisco (21°10'N; 102°28'W; altura: 1772 msnm). El clima es cálido-templado sub-humedo, con temperatura media anual de 18.4° C y 789.3 mm de precipitación promedio anual (Cuadro 3.1). Los suelos son Feozem háplico, poco profundos con abundantes rocas, oscuros y ricos en materia orgánica (INEGI, 1981).

La mayor precipitación se recibe durante los meses de verano (aproximadamente el 60% en el NE y 70% en la zona SO). El mes más caliente es mayo (con una amplitud de entre 28°C y 30°C en el NE y hasta 32°C al SO) y el mes más frío es enero (variando desde 2°C a 4°C a lo largo del gradiente).

Cuadro 3.1. Registro histórico (1961-2009) y promedio anual (2009) de precipitación y temperatura en estaciones cercanas a los sitios de estudio a lo largo del gradiente (CNA, datos inéditos).

Estación	Altitud (msnm)	Latitud (Norte:N) Longitud (Oeste:O)	Registro histórico		Ciclo 2009	
			Lluvia (mm)	Temperatura (°C)	Lluvia (mm)	Temperatura (°C)
Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí	2363	21°44' N; 101°09' O	387	12.5	453	16.9
Jalostotitlán, Jalisco	1772	21°10' N; 102°28' O	689.3	18.4	584.2	18.4

El tipo de vegetación en ambos sitios es matorral crasicuale, variando en composición de especies (Rzedowski, 1966). Este tipo de matorral presenta comunidades vegetales organizadas en dos fases, una de ellas la conforman especies leñosas y suculentas y la otra fase

dentro de una matriz abierta de hierbas y pastos (Flores y Yeaton, 2000). Su distribución alcanza al norte y centro de México y es el tipo de vegetación más extendido en México, cubriendo cerca del 40% de la superficie (Rzedowski, 1978). La altura promedio de la fase de leñosas varía de 2 a 5 m.

Este matorral también llamado “nopalera” está compuesto con varias especies de *Opuntia sensu stricto* (Miranda y Hernández, 1963). Janzen (1986) lo describe como una comunidad natural compuesta por varias especies de *Opuntia* de hasta 4 m de altura, formando mosaicos monoespecíficos o en mezclas con géneros como *Yucca*, *Acacia*, *Mimosa*, *Dalea*, y *Prosopis*, entre otros. En el gradiente de estudio, por lo general, los terrenos son privados y se dedican a la cría de ganado bovino.

Selección de especies para experimento en campo

Se seleccionaron en campo especies que funcionan como nodrizas. En el sitio árido fueron plantas adultas de *Acacia schaffneri* y *Dalea bicolor* y en el sitio semiárido *Acacia farnesiana* y *Mimosa monancistra* (Cuadro 3.2). Esta elección se hizo con base en un muestreo previo en campo, en donde observamos que bajo su dosel hubo más establecimiento de plántulas de *Opuntia*; además difieren en la cantidad de luz que dejan pasar a través de su dosel (Cuadro 3.3). Las especies de *Opuntia* se eligieron mediante un pre-muestreo en los sitios de estudio, en donde observamos cuáles eran las que se establecían con mayor frecuencia bajo el dosel de las nodrizas. Dos especies provienen de Jalostotitlán: *Opuntia jaliscana* y *O. tomentosa* y dos especies provienen de Santiago: *O. leucotricha* y *O. streptacantha*

Colecta de semillas de *Opuntia* y establecimiento de plántulas en campo

En octubre de 2007 se colectaron 30 frutos de 10 individuos diferentes de cada especie de *Opuntia* en cada sitio. Las semillas se extrajeron manualmente, se lavaron, secaron y almacenaron durante cinco meses en bolsas de papel estraza en condiciones de oscuridad y temperatura ambiente. Antes de la germinación, se escarificaron mecánicamente para romper el letargo (Reyes *et al.*, 2005; Silveira y Fernandes, 2006).

Se sembraron 300 semillas de cada especie en contenedores de unicel con suelo comercial para invernadero, previamente esterilizado (secado en horno a 105°C) y mezclado con peat moss (1:1). Dentro del invernadero la temperatura osciló entre 7.8°C a 45.9°C. Las plántulas crecieron en un invernadero en igualdad de condiciones de abril de 2008 a agosto de 2009. La intensidad luminosa fue de 2133 $\mu\text{mol s}^{-1}$, y la humedad relativa de 76.4% a 35.54%. En adelante el sitio árido se nombrará como SA y el semiárido como SS. Los micrositos como: Acsh (*Acacia schaffneri*), Dabi (*Dalea bicolor*) y ab (área abierta); Acfa (*A. farnesiana*), Mimo (*Mimosa monancistra*), ab (área abierta), de cada sitio respectivamente.

Se trasplantaron al campo 100 plántulas de cada especie de *Opuntia*. Los micrositos seleccionados el SA fueron: 1) área abierta, 2) bajo el dosel de *Dalea bicolor* y 3) bajo el dosel de *Acacia schaffneri*. En el SS, los micrositos seleccionados fueron: 1) área abierta, 2) bajo el dosel de *Acacia farnesiana* y 3) bajo el dosel de *Mimosa monancistra* (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Especies de nodrizas y protegidas seleccionadas para el estudio.

Nodrizas	Protegidas
<i>Acacia schaffneri</i> (S. Wats.) F. J. Herm.	<i>Opuntia jaliscana</i> Bravo
<i>Dalea bicolor</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	<i>Opuntia leucotrica</i> DC
<i>Acacia farnesiana</i> L.	<i>Opuntia streptacantha</i> Lemaire
<i>Mimosa monancistra</i> Benth.	<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck

Bajo cada nodriza y en el área abierta se trasplantaron sistemáticamente cinco plántulas de las cuatro especies de *Opuntia*, con cinco repeticiones por especie ($n = 20$ plántulas). El diseño experimental fue completamente al azar. El arreglo de tratamientos utilizado para evaluar la supervivencia, el crecimiento y la acidez titulable de las plántulas fue factorial de 3 x 4, con tres micrositios y cuatro especies de *Opuntia* por sitio.

Las unidades experimentales fueron las plántulas de *Opuntia* distribuidas alrededor de la nodriza aproximadamente a 40 cm del tronco y con un espacio de 15 cm entre ellas, procurando representar todas las exposiciones del dosel para las especies implantadas. Este mismo arreglo espacial se estableció para los micrositios de área abierta.

Cuadro 3.3. Atributos bióticos de micrositio en las localidades de estudio, Rancho Los Vallejo en Jalostotitlán, Jalisco y Rancho Santiago en Villa de Arriaga, San Luis Potosí.

Características	Jalostotitlán, Jal.			Santiago, Villa de Arriaga, S.L.P.		
	Acfa	Mimo	Área abierta	Acsh	Dabi	Área abierta
Densidad (Ind/Ha)	2.500	1258		525	2.858	
Altura (m)	1.90-2.50	1.0-1.70		2.50-5.0	1.0-1.50	
Cobertura por individuo ² (m)	2-4	4-8		5-10	1-3	
Cobertura (%) por individuo por época del año (seca/lluvias)	54/62	20/71		65/89	35/56	
Porcentaje de plántulas de <i>Opuntia</i> bajo el dosel de leñosas adultas (en un transecto de 100 metros).	8	13	7	38	17	53

Abreviaciones de Micrositios: Acfa (*Acacia farnesiana*), Mimo (*Mimosa monancistra*), Acsh (*Acacia schaffneri*), Dabi (*Dalea bicolor*).

La supervivencia y el crecimiento de las plántulas se registraron en dos fechas, a los 30 días y a los 181 días después del trasplante. Además se evaluaron en porcentaje los daños

causados por consumo de herbívoros. El crecimiento de las plántulas se evaluó en las mismas fechas de registro que la supervivencia. Se registró la altura (cm) de los cladodios y el área de la base del tallo (cm²). El análisis estadístico se realizó con el incremento en la longitud del tallo (ILT) y el incremento en el grosor de la base del tallo (IBT), los cuáles se obtuvieron con la diferencia en el crecimiento entre la fecha 1 (a los 30 días después del trasplante) y la fecha 2 (181 días después del trasplante).

Acidez titulable

El nivel de acidez del clorénquima en las plántulas de *Opuntia*, mide el contenido de ácidos orgánicos como el malato. Se determinó en campo siguiendo el método propuesto por Zotz y Andrade (1998), con tres repeticiones en cada tratamiento (micrositio x especie de *Opuntia*). Las muestras se colectaron a las 18:00 horas y a las 8:00 del siguiente día, con un sacabocado de 0.5 cm de diámetro, inmediatamente fueron conservadas en alcohol etílico al 60% y en hielo. La concentración de ácidos orgánicos se determinó con base en Zotz y Andrade (1998). Las muestras fueron maceradas, hervidas por 5 minutos y filtradas para obtener el extracto líquido. El extracto líquido se tituló con NaOH 0.005 N, la acidez total se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Acidez titulable} = \frac{1 \text{ NaOH} * 0.005}{\text{área del tejido}} * 1000$$

En esta expresión 0.005 es la normalidad del NaOH. Los resultados fueron expresados como concentración de acidez total en milimoles de H⁺ m⁻². Se supone que las fluctuaciones en la acidez podrían reflejar la acumulación nocturna y el consumo diurno de ácido málico (Winter y Smith, 1996).

Condiciones ambientales en micrositios.

En cada sitio de estudio, se evaluaron la temperatura y la humedad relativa utilizando dispositivos portátiles HOBO H08-004-02 (onset Computer Corporation, Massachusetts, U.S.A.). La densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis (DFFF) se midió con un cuantómetro LI-250 Light Meter (Li-Cor Inc. Lincoln Nebraska, E.U.A.). Las mediciones se hicieron a la altura de las plántulas, cada dos horas de 9:00 a 15:00 horas para representar un día de la época húmeda (septiembre 6 de 2009) y de la época seca (febrero 2 de 2010). Se realizaron tres repeticiones por micrositio.

Para evaluar la humedad del suelo se colectaron tres muestras (con un peso aproximado de 300 g) por micrositio (debajo de las nodrizas y en abierto) hasta una profundidad de 10 cm, en la época de lluvias (septiembre 6 de 2009) y en la época de secas (febrero 2 de 2010). El contenido de humedad se obtuvo mediante el método gravimétrico. Las muestras se pesaron en fresco y se secaron luego en una estufa a 105°C por 48 horas hasta obtener el peso seco del suelo por diferencia del peso del agua (Fetter, 2001).

Análisis estadístico

Los análisis estadísticos para las variables ambientales se realizaron por cada sitio debido a que en cada localidad los micrositios fueron diferentes. En algunos casos dentro de cada sitio, el análisis se hizo por época del año debido a que encontramos diferencias evidentes para algunos factores, dicha información fue verificada por el gráfico de distribución correspondiente. Los análisis fueron realizados con los datos obtenidos a las 12:00 horas tomando en cuenta la hora del día en que la temperatura puede afectar más las plántulas y la radiación es directa.

En el sitio árido (SA), el análisis para la temperatura, la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis (DFFF) y la humedad relativa (HR), se realizó separando la época del año. En cada época, además, se realizó un análisis por micrositio, que en este caso fue un análisis para *Acacia schaffneri* y otro para los micrositos (*Dalea bicolor* y el área abierta). La razón principal fue que debido a que *D. bicolor* pierde completamente su follaje en la época de estiaje (además es consumido por herbívoros, observación personal), por lo que presentó condiciones de temperatura y DFFF parecidas al micrositio abierto. En este caso se aplicó la prueba de *t* de Student para dos muestras ($\alpha = 0.05$). Mientras que para el periodo de lluvias se separó el micrositio abierto de los otros dos micrositos (*Dalea bicolor* y *A. schaffneri*), debido a que *D. bicolor* muestra su follaje en plenitud. Para estos análisis se utilizó la prueba de *t* de Student ($\alpha = 0.05$).

En el sitio semiárido (SS) la temperatura mostró un patrón distinto a los micrositos de del sitio árido. En la época seca se analizaron todos los micrositos mediante un ANOVA de una vía (micrositos). Sin embargo, para la estación de lluvias se analizaron los micrositos *A. farnesiana* y el área abierta, separando a *M. monanctristra*. El análisis para los micrositos fue mediante la prueba de *t* de Student ($\alpha = 0.05$). La DFFF se analizó para las dos épocas mediante un ANOVA de tres vías (época x micrositio x especie de *Opuntia*).

La humedad relativa y la humedad del suelo se analizaron por sitio con ANOVA de tres vías (época x micrositio x especie de *Opuntia*).

Para evaluar el efecto de las nodrizas sobre la supervivencia y daños por consumo de herbívoros entre sitios y micrositos se realizó una prueba de X^2 , para probar si la supervivencia y el consumo de plántulas de las distintas especies es independiente del micrositio. El análisis se realizó considerando el número de plántulas muertas y vivas como

factor de columna y el micrositio de establecimiento como factor de hilera. Los datos de crecimiento de las plántulas de *Opuntia* fueron analizados mediante ANOVA de dos vías (micrositio y especie) por sitio.

El análisis de la acidez titulable para las plántulas de *Opuntia* se separó por sitios y por periodo de registro (en la mañana y en la tarde), mediante un ANOVA de dos vías (micrositios x especies de *Opuntia*). Las variables que no cumplieron los supuestos para el análisis de varianza fueron transformadas, usualmente con la transformación logarítmica. Se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey para analizar la significancia estadística de las diferencias entre los distintos niveles de los factores estudiados y sus interacciones. Todos los análisis fueron realizados con el paquete estadístico SAS (1999).

Resultados

Condiciones ambientales en micrositios

A. schaffneri del SA, fue el micrositio que más amortiguó las temperaturas extremas durante la época seca. En promedio bajo su dosel se registraron 15°C menos que bajo la cobertura de *D. bicolor* y en el área abierta. El análisis entre *D. bicolor* y área abierta mostró diferencias significativas en la temperatura ($t = 3.34, p < 0.05$); a pesar de la falta de follaje en *D. bicolor* hubo 3°C menos que en el área abierta. En la época de lluvias también hubo diferencias entre micrositios ($F = 30.31, p < 0.01$). Bajo el dosel de *D. bicolor* hubo, en promedio, 2.5°C más temperatura que bajo del dosel de *A. schaffneri* (Fig. 3.1).

Las temperaturas más altas en el SS en la estación seca, se presentaron en el área abierta y bajo el dosel de *M. monancistra*. Bajo el dosel de *A. farnesiana* hubo en promedio

4°C menos que en los dos micrositios anteriores ($F = 6.96, p < 0.05$). En la época de lluvias también hubo diferencias entre los micrositios ($F = 6.96, p < 0.05$), en el área abierta la temperatura fue 4°C mayor que debajo del dosel de *A. farnesiana*. La menor temperatura se registró bajo el dosel de *M. monancistra* y fue en promedio 12°C menor que los otros dos micrositios (Fig. 3.2).

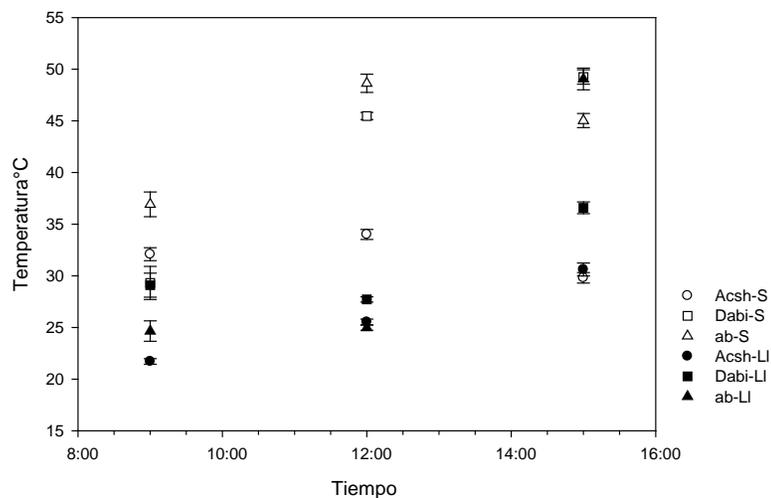


Figura 3.1. Temperatura promedio en °C (\pm EE) en los micrositios del SA. Época de secas (S) y época de lluvias (LI).

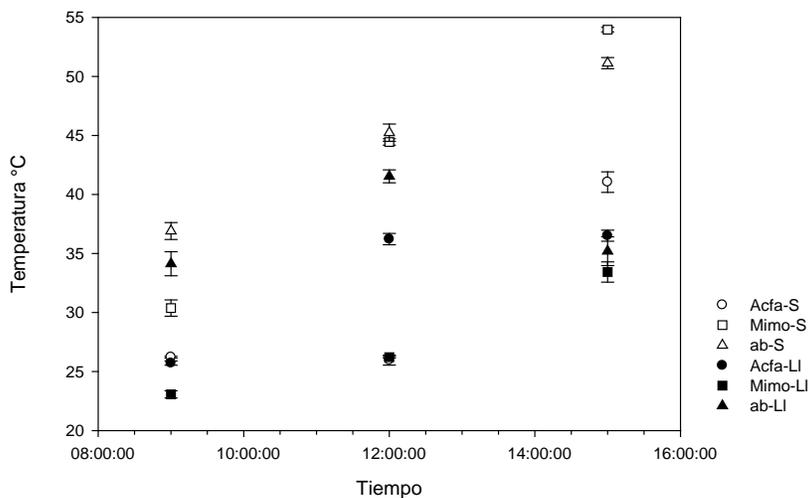


Figura 3.2. Temperatura promedio en °C (\pm EE) en los micrositios del SS. S = época de secas y LI = época de lluvias.

En el SA en la época seca no hubo diferencia en la densidad del flujo de fotones para la fotosíntesis entre los micrositios *D. bicolor* y el área abierta. Al comparar la DFFF que se filtra en estos dos últimos con la radiación que es interceptada por el dosel de *A. schaffneri*, se encontró que ésta última permite pasar el 14% de la radiación total recibida en el área expuesta. (Fig. 3.3). En el análisis de la DFFF para la época de lluvias tampoco mostró diferencias estadísticas entre los micrositios formados por *A. schaffneri* y *D. bicolor*. Comparando la DFFF del micrositio abierto con los micrositios de nodrizas se encontró que las coberturas de éstas últimas permiten pasar el 24% de la DFFF total.

En el SS se encontró que el micrositio abierto presentó el valor mayor de DFFF, el cual fue tres veces mayor que bajo el dosel de *A. farnesiana* y *M. monancistra* ($F = 499.91$, $p < 0.01$), entre estas últimas no hubo diferencias. También encontramos diferencias significativas en la interacción micrositio x época del año ($F = 113.69$, $p < 0.01$), la DFFF mayor se presentó en el área abierta durante las dos épocas del año. En el periodo de lluvias, el dosel de *A. farnesiana* filtró el doble de DFFF que el dosel de *M. monancistra*, mientras que en la época seca *M. monancistra* permitió pasar el doble de DFFF que la cobertura de *A. farnesiana*, ésta última no mostró diferencias entre estaciones (Fig. 3.4).

En el SA, la humedad relativa mostró diferencias entre micrositios ($F = 28.62$, $p < 0.01$). En el área abierta y bajo el dosel de *A. schaffneri* hubo 22% mayor humedad relativa, que. Bajo el dosel de *D. bicolor* (abierto: 45.04 ± 5.1 , *A. schaffneri*: 44.6 ± 2.7 y *D. bicolor*: 35.2 ± 2).

También hallamos diferencias estadísticas para la interacción época x micrositio ($F = 11.8$, $p < 0.01$), en la época de secas bajo el dosel de *A. schaffneri* hubo en promedio 17% más humedad relativa que bajo la cobertura de *D. bicolor* y el área abierta. En la época húmeda *A. schaffneri* y el área abierta mostraron los valores más altos de HR y además fueron

similares entre sí. *D. bicolor* presentó en promedio 27% menor humedad que otros dos micrositios (época seca: abierto = 32.25 ± 0.54 , *A. schaffneri* = 37.8 ± 0.32 y *D. bicolor* = 30.27 ± 0.24 ; época húmeda: abierto = 57.8 ± 3.43 , *A. schaffneri* = 51.3 ± 1.77 y *D. bicolor* = 40.1 ± 1.6).

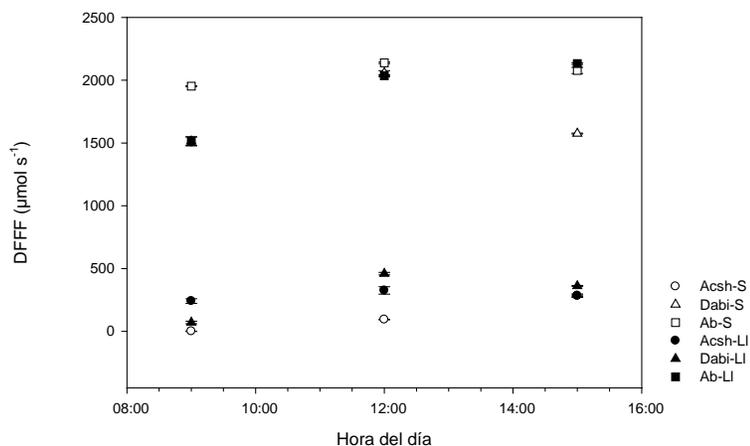


Figura 3.3. Promedio de la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis (DFFF $\mu\text{mol m}^{-2}$) (\pm EE) en los micrositios del SA. Época de secas (S) y época de lluvias (LI).

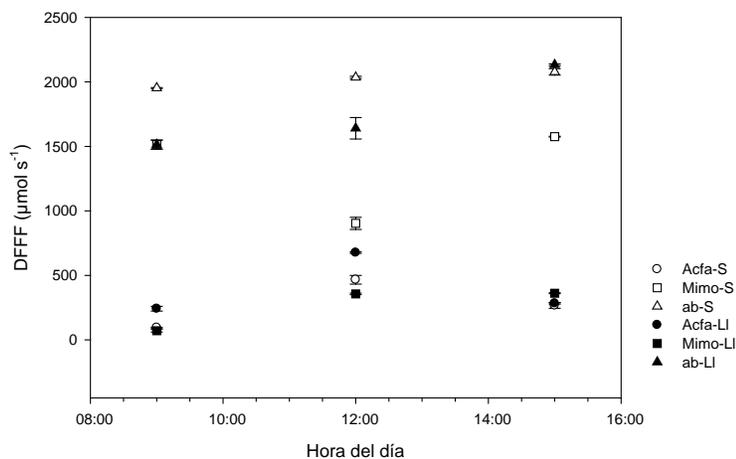


Figura 3.4. Promedio de la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis en los micrositios del SS. S = época de secas y LI = época de lluvias.

En el SS, no hubo diferencias significativas en la humedad relativa entre época ni entre micrositios. En el SA, la humedad del suelo en todos los micrositios fue diferente ($F = 30.65$,

$p < 0.01$). El suelo bajo el dosel de *A. schaffneri* mostró 15% y 62.5% más humedad que el suelo abierto y el suelo bajo el dosel de *D. bicolor*, respectivamente. La interacción época x micrositio también mostró diferencias estadísticas ($F = 11.65$ $p < 0.01$), en la época de seca, el suelo bajo el dosel de *A. schaffneri* almacenó en promedio 61% más humedad que los demás micrositios (Fig. 3.5). En la época lluviosa el suelo bajo el dosel de *A. schaffneri* y el suelo del área abierta almacenaron en promedio 63% más humedad que *D. bicolor*.

En el SS, todos los micrositios mostraron diferencias en la humedad que almacenan en el suelo ($F = 41.78$, $p < 0.01$). El mayor porcentaje de humedad se encontró bajo el dosel de *A. farnesiana* y *M. monancistra*, con 35% y 24%, respectivamente, en comparación con el suelo abierto. También se encontraron diferencias estadísticas en la interacción época x micrositio ($F = 7.38$, $p < 0.01$). En la época de seca *A. farnesiana* mostró hasta 36% y 51% más humedad en el suelo que *M. monancistra* y área abierta, respectivamente (Fig. 3.6). En la época de lluvias también hubo diferencias, las dos nodrizas almacenaron en promedio 26% más humedad que el área abierta.

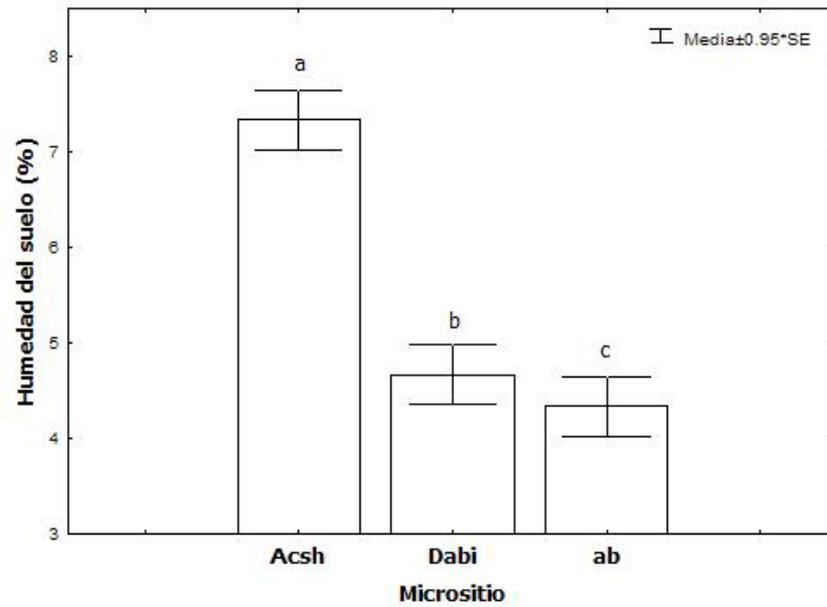


Figura 3.5. Humedad del suelo (promedio \pm E.E.) durante la época seca por micrositios del SA. Letras diferentes denotan diferencias entre tratamientos después de pruebas de Tukey ($P < 0.05$).

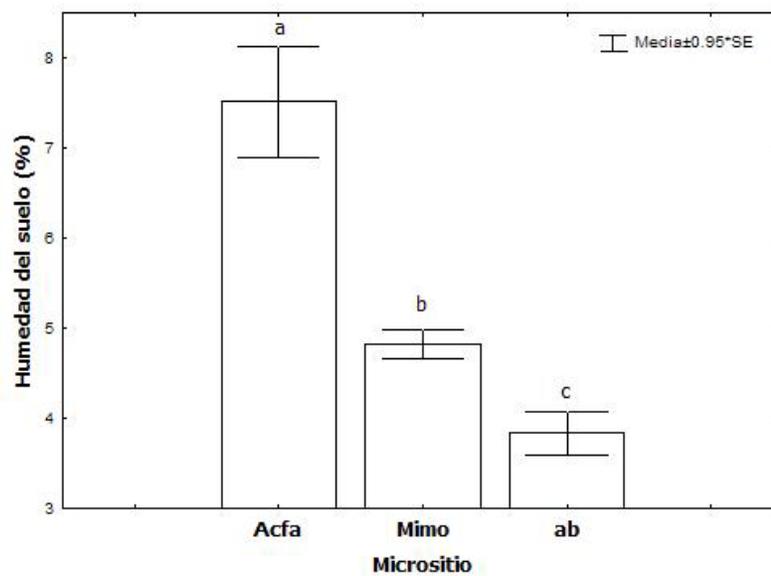


Fig. 3.6 Promedio (\pm EE) del porcentaje de humedad del suelo durante la época seca en los micrositios del SS. Letras diferentes denotan diferencias entre tratamientos después de pruebas de Tukey ($P < 0.05$).

Supervivencia de las plántulas de *Opuntia* en campo

Un mes después del trasplante, el 92% de las plántulas de *Opuntia*, en el SA sobrevivieron y no mostraron diferencias como respuesta a los microsítios. Cinco meses después del trasplante, el 75% de las plántulas de todas las especies de *Opuntia* sobrevivieron. La supervivencia entre especies de *Opuntia* mostró diferencia significativa ($X^2 = 21.8$, $p = <<0.05$). Cinco meses después del trasplante *O. streptacantha*, fue la especie con el menor número de plántulas sobrevivientes (48%) bajo el dosel *A. schaffneri*.

O. jaliscana, *O. tomentosa* y *O. leucotricha* mostraron alta supervivencia a los cinco meses después del trasplante (Cuadro 3.4).

Cuadro 3.4. Datos de supervivencia y mortalidad en plántulas de *Opuntia* spp. a los 181 días después del trasplante en el SA.

Micrositio	Especie	Muertas	Vivas	Total	X^2 (ó)	<i>P</i>
					19.302	0.048
Ab	Opja	4 (0.0)	21 (0.0)	25		
	Ople	4 (0.0)	21 (0.0)	25		
	Opst	4 (0.0)	21 (0.0)	25		
	Opto	6 (0.949)	19 (0.183)	25		
Acsh	Opja	5 (0.227)	20 (0.044)	25		
	Ople	2 (1.031)	23 (0.199)	25		
	Opst	12 (15.671)	13 (3.022)	25		
	Opto	8 (3.877)	17 (0.748)	25		
Dabi	Opja	8 (3.877)	17 (0.748)	25		
	Ople	4 (0.0)	21 (0.0)	25		
	Opst	9 (6.083)	16 (1.173)	25		
	Opto	8 (3.87)	17 (0.748)	25		

Un mes después del trasplante, en el SS, el 97% de las plántulas de *Opuntia* sobrevivió. La supervivencia a los cinco meses mostró diferencias significativas ($X^2 = 27.45$, $p = \ll 0.01$), se encontró que el 74% de las plántulas de *Opuntia* sobrevivió. En la condición abierta *O. jaliscana* fue la especie con menor número de plántulas vivas (44%), mientras que de *O. streptacantha* y *O. tomentosa* sobrevivió el 60% de las plántulas y *O. leucotricha* presentó la mayor supervivencia (68%) (Cuadro 3.5).

Cuadro 3.5. Datos de supervivencia y mortalidad en plántulas de *Opuntia* spp. A los 181 días después del trasplante en el SS.

Micrositio	Especie	Muertas	Vivas	Total	X^2 (ó)	P
					27.447	$\ll 0.01$
Ab	Opja	11 (16.071)	14 (2.616)	25		
	Ople	8 (5.786)	17 (0.942)	25		
	Opst	10 (12.071)	15 (1.965)	25		
	Opto	10 (12.071)	15 (1.965)	25		
Acfa	Opja	2 (0.643)	23 (0.105)	25		
	Ople	2 (0.643)	23 (0.105)	25		
	Opst	9 (8.643)	16 (1.407)	25		
	Opto	5 (0.643)	20 (0.105)	25		
Mimo	Opja	3 (0.071)	22 (0.012)	25		
	Ople	2 (0.643)	23 (0.105)	25		
	Opst	8 (5.786)	17 (0.942)	25		
	Opto	7 (3.5)	18 (0.57)	25		

Análisis de daño por consumo en las plántulas de *Opuntia*

En el SA, las plántulas de *Opuntia* no mostraron diferencias estadísticas por consumo como respuesta a los micrositio, hubo más plántulas sin daño (94.5%) que las esperadas.

En el SS al contrario que en el SA, hubo alta depredación de plántulas. En la primera fecha hubo diferencias significativas en el número de plántulas consumidas por herbívoros ($X^2 = 43.101$, $p = <<0.01$), hubo más plántulas consumidas que las esperadas. En la condición abierta el número de plántulas sin daño fue mayor que bajo el dosel de las leñosas. Debajo de *A. farnesiana* registramos el 68% de plántulas dañadas. *O. tomentosa* y *O. jaliscana* fueron las especies con mayor daño parcial por herbívoros, con 24% de plántulas afectadas. Bajo el dosel de *M. monancistra* la especie más consumida fue *O. tomentosa* con 28%, las demás especies prácticamente no mostraron daños. En la segunda fecha, no encontramos daños por consumo significativos (Cuadro 3.6).

Cuadro 3.6. Consumo de plántulas de *Opuntia* spp., 30 días después del trasplante en el SS.

Micrositio	Especie	Cortadas	Sin corte	Total	X^2 (á)	P
					43.101	<<0.01
Abierto	Opja	0 (1.542)	25 (0.101)	25		
	Ople	0 (1.542)	25 (0.101)	25		
	Opst	0 (1.542)	25 (0.101)	25		
	Opto	1 (0.19)	24 (0.013)	25		
Acfa	Opja	6 (12.893)	19 (0.847)	25		
	Ople	5 (7.758)	20 (0.51)	25		
	Opst	0 (1.542)	25 (0.101)	25		
	Opto	6 (12.893)	19 (0.847)	25		
Mimo	Opja	1 (0.19)	24 (0.013)	25		
	Ople	1 (0.19)	24 (0.013)	25		
	Opst	0 (1.542)	25 (0.101)	25		
	Opto	7 (19.325)	18 (1.27)	25		

Efecto de los micrositios sobre el crecimiento de plántulas de *Opuntia*

La asociación entre el incremento en la longitud del tallo y el incremento en la base del tallo de las plántulas de *Opuntia*, mostró correlación negativa en ambos sitios ($r = -0.4$, $p < 0.05$). Las plántulas más largas presentaron los tallos menos gruesos.

En el SA el incremento en la longitud del tallo (ILT) en las plántulas de *Opuntia*, mostró diferencias significativas en los tratamientos de micrositios ($F = 48.97$, $p < < 0.01$); en el área abierta el ILT fue 100% y 61% mayor que bajo el dosel de *A. schaffneri* y *D. bicolor*, respectivamente. Entre especies hubo diferencias estadísticas ($F = 48.97$, $p < < 0.01$), *O. jaliscana* y *O. streptacantha* mostraron el mayor ILT, mientras que el menor se presentó en *O. leucotricha* y *O. tomentosa* (Opja: 7 ± 1.3^a , Opst: 6.6 ± 0.7^a , Ople: 2.4 ± 0.3^b y Opto: 1.5 ± 0.1^c). También en la interacción micrositio x especie se encontraron diferencias estadísticas ($F = 48.97$, $p < < 0.01$); en el micrositio abierto las plántulas de *Opuntia* presentaron el mayor ILT que bajo el dosel de las nodrizas (Cuadro 3.7).

En el SS, ILT de las plántulas de *Opuntia* mostró diferencias significativas como respuesta a los micrositios ($F = 60.48$, $p < < 0.01$). Bajo el dosel de *A. farnesiana*, las plántulas crecieron en promedio 61% más que bajo el dosel de *M. monancistra* y en el área abierta (Acfa: 5.8 ± 0.61^a , Abierto: 3.7 ± 0.7^b y Mímo: 3.3 ± 0.6^b). Entre especies también se encontraron diferencias estadísticas ($F = 66.29$, $p < < 0.01$), *O. jaliscana* reveló el mayor incremento en la longitud del tallo y el menor incremento se presentó en *O. tomentosa* (Opja: 5.7 ± 0.67^a , Ople: 4.8 ± 0.7^b , Opst: 4.7 ± 0.9^b y Opto: 2 ± 0.26^c). La interacción micrositio x especie hubo diferencias significativas ($F = 38.82$, $p < < 0.01$) (Cuadro 3.7).

Cuadro 3.7. Promedio (\pm EE) del incremento en la longitud del tallo (ILT) (cm) en plántulas de *Opuntia* spp., en los sitios de estudio.

Especie	Sitio Árido Micrositios			Sitio Semiárido Micrositios		
	Abierto	<i>Acacia schaffneri</i>	<i>Dalea bicolor</i>	Abierto	<i>A. farnesiana</i>	<i>Mimosa monancistra</i>
<i>Opuntia jaliscana</i>	12 \pm 0.15 ^a	3.3 \pm 0.15 ^c	5.7 \pm 0.44 ^b	3.9 \pm 0.1 ^{bc}	8.2 \pm 0.47 ^a	4.9 \pm 0.4 ^b
<i>O. leucotricha</i>	2.4 \pm 0.15 ^c	1.4 \pm 0.12 ^d	3.3 \pm 0.15 ^c	2.2 \pm 0.08 ^{cd}	6.7 \pm 0.4 ^{ab}	5.5 \pm 0.3 ^b
<i>O. streptacantha</i>	8.6 \pm 1 ^{ab}	6.7 \pm 0.6 ^b	5 \pm 0.54 ^b	7.3 \pm 0.6 ^a	5.5 \pm 0.5 ^b	1.2 \pm 0.1 ^d
<i>O. tomentosa</i>	1.7 \pm 0.23 ^{cd}	1.4 \pm 0.17 ^d	1.4 \pm 0.67 ^d	1.2 \pm 0.1 ^d	2.9 \pm 0.21 ^{cd}	1.7 \pm 0.15 ^{cd}

Letras diferentes denotan diferencias entre tratamientos por sitio según Tukey (<0.05).

En el SA se encontraron diferencias en el IBT como respuesta a los micrositios ($F = 144.81$, $p < 0.01$); en el área abierta el GBT fue en promedio 40% menor que en bajo el dosel de las nodrizas (Dabi: 25.3 ± 3.4^a , Acsh 25 ± 4.3^a y Ab: 11 ± 1.3^b). Entre especies hubo diferencias significativas ($F = 21.28$, $p < 0.01$); el mayor GBT se encontró en *O. streptacantha* y el menor en *O. jaliscana* (Opst: 22.2 ± 2.9^a , Ople: $21.1 \pm 0.4.9^b$, Opto: 21.3 ± 5.5^b y Opja: 16.2 ± 3.7^c). También se encontraron diferencias estadísticas en la interacción micrositio x especie ($F = 88.35$, $p < 0.01$); *O. jaliscana* bajo el dosel de *D. bicolor*, mostró 61% y 100% más GBT que bajo el dosel de *A. schaffneri* y en el área abierta, respectivamente. *O. streptacantha* reveló en promedio 52% menor GBT bajo el dosel de *D. bicolor* y en el área abierta que bajo el dosel de *A. schaffneri*. *O. leucotricha* bajo el dosel de *D. bicolor*, mostró 78% y 66% más GBT que bajo el dosel de *A. schaffneri* y en el área abierta, respectivamente. Por último *O. tomentosa* presentó 70% y 81% mayor GBT bajo el dosel de *A. schaffneri* que bajo el dosel de *D. bicolor* y en el área abierta, respectivamente (Fig. 3.7).

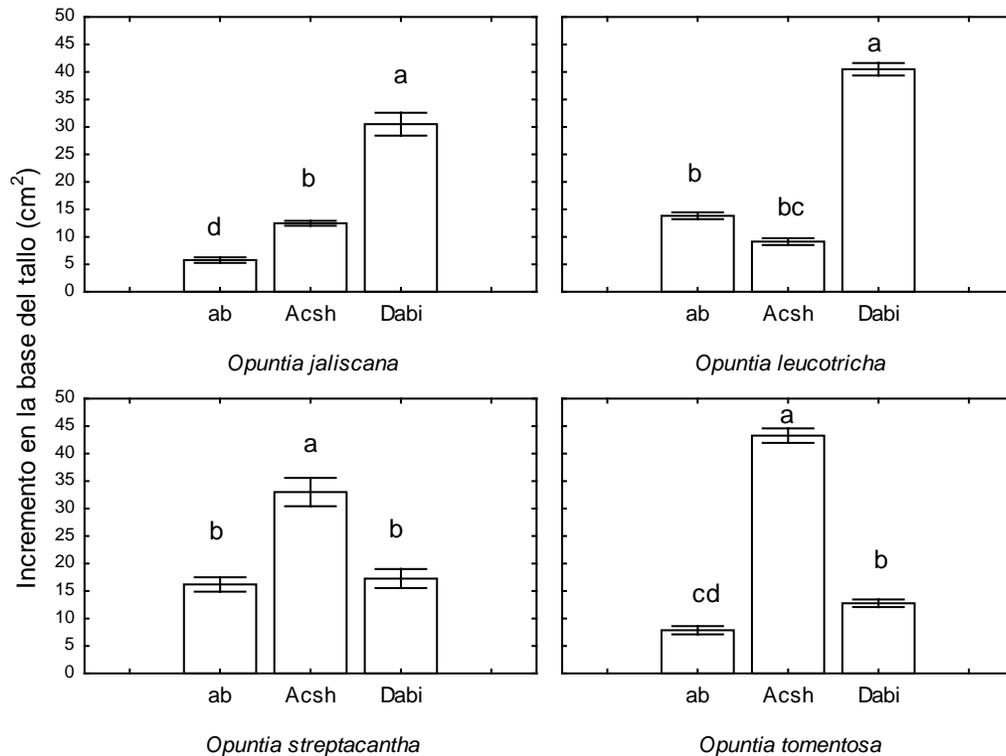


Figura 3.7. Promedio (\pm EE) del incremento en la base del tallo (cm^2) en plántulas de *Opuntia* en tres micrositios del SA. Letras diferentes denotan diferencias entre tratamientos según Tukey (<0.05).

En el SS hubo diferencias en el GBT en las plántulas de *Opuntia* como respuesta a los micrositios ($F = 11.84$, $p < 0.01$); bajo el dosel de *M. monancistra* el GBT aumentó en promedio 20% en comparación con los micrositios *A. farnesiana* y el área abierta (Mimo: 15.7 ± 3.5^a , Acfa 13.3 ± 2.9^b y Ab: 10.6 ± 1.6^b). Entre especies hubo diferencias significativas ($F = 157.66$, $p < 0.01$); el mayor GBT se encontró en *O. tomentosa* y el menor en *O. leucotricha* (Opto: 25.2 ± 2.7^a , Opja: 14.1 ± 1.6^b , Ople: 8 ± 2^c y Opst: 5.5 ± 0.5^c). La interacción micrositio x especie presentó diferencias ($F = 55.81$, $p < 0.01$); *O. tomentosa* bajo el dosel de las nodrizas aumentó en promedio 30% su GBT, que en el área abierta. *O. jaliscana* disminuyó en promedio 55% su GBT bajo el dosel de *M. monancistra* en comparación con los micrositios *A. farnesiana* y el área abierta. *O. leucotricha* bajo el dosel de *M. monancistra*

aumentó su GBT en promedio 56% que bajo *A. farnesiana* y en el área abierta. *O. streptacantha* no mostró diferencias en el GBT como respuesta a los micrositos.

(Fig. 3.8).

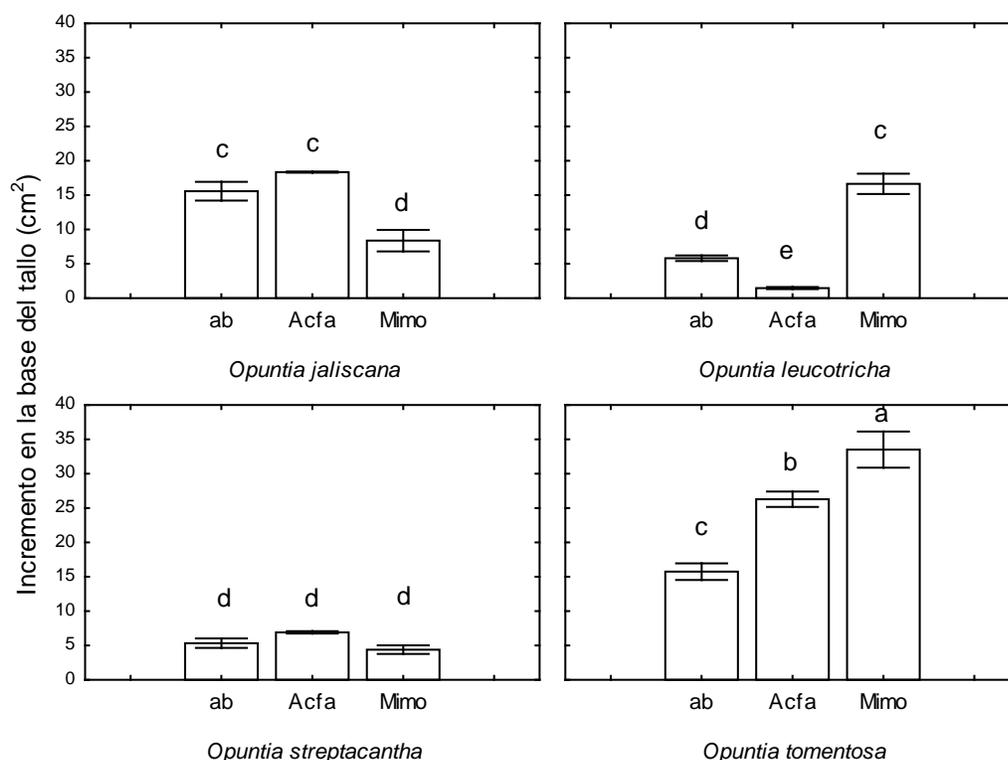


Figura 3.8. Promedio (\pm EE) del incremento en la base del tallo en plántulas de *Opuntia* en tres micrositos del SS. Letras diferentes denotan diferencias entre tratamientos según Tukey (<0.05).

Efecto de los micrositos sobre la acidez titulable en plántulas de *Opuntia*

En el SA encontramos que la delta acidez en las plántulas de *Opuntia* mostró diferencias entre especies ($F = 13.39$, $p < 0.01$), *O. jaliscana* y *O. streptacantha* presentaron la mayor acumulación de ácidos orgánicos y la menor fueron *O. leucotricha* y *O. tomentosa*. La cantidad de luz que recibieron los micrositos, influyó en la acidez acumulada en los tejidos ($F = 11.91$, $p < 0.01$), en los micrositos con mayor radiación solar (abierto y *D. bicolor*) las

plántulas de *Opuntia* registraron los valores más altos de delta acidez (Abierto: 158.9 ± 18.2^a ; *A. farnesiana*: 113.3 ± 18.1^b ; *M. monancistra*: 178.1 ± 14.6^a). La interacción micrositio x especie reveló diferencias significativas ($F = 6.53$, $p < 0.01$), *O. streptacantha* y *O. tomentosa* disminuyeron significativamente su acumulación de ácidos orgánicos cuando bajo el dosel de *A. schaffneri*, *O. jaliscana* aumentó su acumulación de ácidos orgánicos bajo el dosel de las nodrizas. *O. leucotricha* no mostró diferencias como respuesta a los tratamientos (Fig. 3.9).

En el SS, la acidez acumulada (Delta acidez) mostró diferencias entre especies ($F = 5.32$, $p < 0.01$), *O. streptacantha* mostró la mayor acumulación de ácidos orgánicos y la especie que presentó la menor acumulación de ácidos orgánicos fue *O. tomentosa* (Fig. 3.10). No se encontraron diferencias en la delta acidez como respuesta a los micrositios, ni por la interacción especie x micrositio.

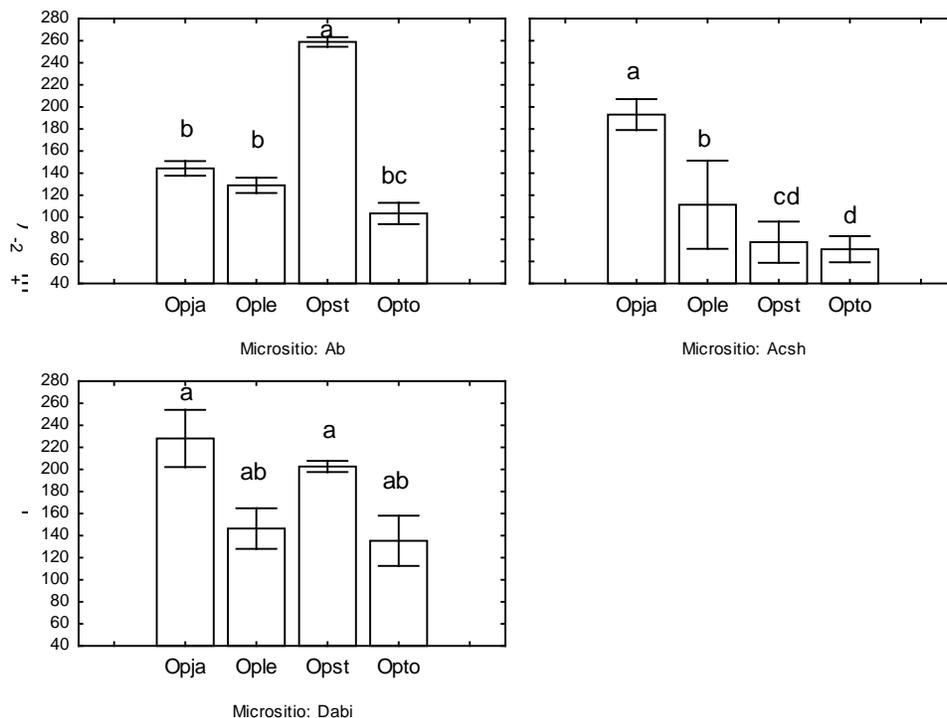


Figura 3.9. Valores de delta acidez de plántulas de *Opuntia* en el SS. Letras diferentes denotan diferencias entre tratamientos según Tukey (< 0.05).

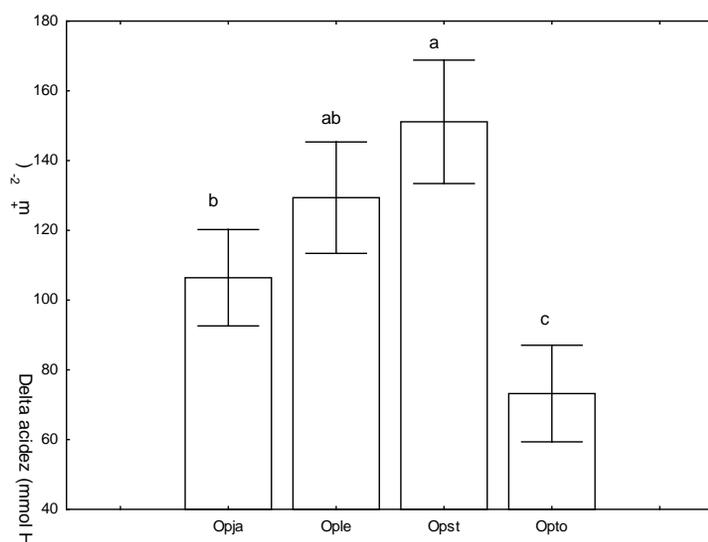


Figura 3.10. Valores de delta acidez de plántulas de *Opuntia* en el SS. Letras diferentes denotan diferencias entre tratamientos según Tukey (<0.05).

Discusión

Condiciones ambientales en micrositios

Los sitios estudiados pertenecen a un gradiente ambiental del Altiplano Mexicano, las condiciones climáticas presentan oscilaciones extremas, con años muy secos o muy húmedos, y son más drásticas en la región más extrema del gradiente sitio árido (Santiago). Por ejemplo, en el 2009 la precipitación pluvial fue de 453.4 mm, mientras que la precipitación promedio histórica (1961-2009) es de 387 mm, lo que representa un incremento de aproximadamente del 15% durante el año de estudio. El sitio semiárido (Jalostotitlán) representa el área más benigna dentro del gradiente de estudio, sin embargo, durante el año de estudio (2009) se registró una precipitación total de 584.2 mm, lo que representa una disminución de aproximadamente el 19% con respecto al promedio histórico.

Los resultados demostraron que las plántulas de *Opuntia* estuvieron sometidas a diferentes condiciones ambientales en cada uno de los sitios como resultado de las características del micro sitios a través de las dos épocas estudiadas. Como esperábamos, las fluctuaciones de la temperatura y la DFFF fueron más drásticas en los micrositos expuestos y en aquellas nodrizas que pierden su follaje en el estiaje, como *D. bicolor* y *M. monancistra*. En el SA en el área abierta y debajo de *D. bicolor* se registraron temperaturas cercanas a los 50°C, esta condición puede ocasionar fotoinhibición de la fotosíntesis en muchas especies (Valladares, 2003). En este contexto, la sombra que proveen los arbustos puede favorecer el funcionamiento de las plántulas al reducir la radiación en comparación con las áreas abiertas (Flores y Jurado, 2003). La sombra del dosel de *A. schaffneri* que permanece casi completa durante todo el año, disminuyó la temperatura casi a la mitad de la que se presentó en el área abierta y bajo la cobertura de *D. bicolor*, el dosel de ésta última especie no protegió a las plántulas de las altas temperaturas debido a que pierde su follaje en la época seca por lo que se presentaron temperaturas similares al área abierta. En el sitio semiárido se presentó un patrón similar a el sitio árido, en el área abierta y bajo la cobertura de *M. monancistra* las temperaturas fueron cercanas a los 47°C, sin embargo, el dosel de *A. farnesiana* disminuyó la temperatura en un tercio por efecto de su sombra, *M. monancistra* también pierde su follaje durante este periodo por lo que no proporciona suficiente protección para las plántulas en contra de las altas temperaturas.

Durante las lluvias los micrositos con dosel (nodrizas) presentan su follaje completo, sin embargo, por efecto de la alta humedad ambiental todos los micrositos muestran temperaturas similares. Durante éste periodo las plántulas de *Opuntia* pueden aprovechar el aumento de la humedad del suelo para incrementar su biomasa (Grime *et al.*, 1986; Nobel,

1988). Entonces se vuelve crucial la cantidad de radiación disponible para su desarrollo (Franco y Nobel, 1989) y los micrositios con follaje densos pueden ser una limitante para las plántulas en la obtención de la energía para la fotosíntesis (Miquelajauregui y Valverde, 2010). El beneficio que dan las coberturas densas en la época seca puede convertirse en perjuicio en el periodo húmedo, en el sitio árido el dosel de *A. schaffneri* permitió pasar sólo el 14% de la radiación solar total que llega al área abierta por lo que limitó fuertemente la radiación para las plántulas de *Opuntia*. Esto es considerado como un efecto negativo de las plantas nodriza que reducen flujo de fotones para la fotosíntesis por la reducción el ingreso neto de CO² lo que disminuye el crecimiento (Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez, 2002). Sin embargo, *D. bicolor* a pesar de que aumenta su cobertura durante esta estación del año, muestra un dosel semicerrado que permitió pasar el doble de DFFF que *A. schaffneri*, dando como resultado el aumento en la supervivencia de *O. streptacantha* (Miquelajauregui y Valverde, 2010). En Jalostotitlán se presentó otro patrón, *A. farnesiana* mantiene todo el año su follaje en la estación seca, sin embargo, su dosel es semicerrado y permite pasar alrededor del 25% de la luz que llega al área abierta a través del año. *M. monancistra* filtra alrededor del 12% lo que limitó el crecimiento de las plántulas bajo su dosel.

Durante la estación seca el efecto de los micrositios sobre la humedad fue muy claro y las nodrizas que conservan su follaje durante todo el año (*A. schaffneri* y *A. farnesiana*) almacenaron casi el doble de la humedad, este efecto puede ser debido a que éstas especies redistribuyen la humedad del suelo absorbiendo humedad de capas más profundas hacia las capas más secas y superficiales del suelo mediante levantamiento hidráulico (Ludwing *et al.*, 2003), fenómeno que puede beneficiar a las plántulas de *Opuntia* con raíces someras al poner

a su alcance la humedad en capas superficiales (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Flores y Jurado, 2003).

Efecto de los micrositos sobre la supervivencia y crecimiento de plántulas de *Opuntia*

La supervivencia de las plántulas después de un mes del trasplante fue relativamente alta en ambos sitios (92% en SA y 97% en SS). A los cinco meses después de comenzar el experimento, la supervivencia de las plántulas de algunas especies empezó a disminuir considerablemente. Las especies de *Opuntia* presentaron una respuesta especie-específica. En el SA todas las especies de *Opuntia* mostraron altos porcentajes de supervivencia en todos los micrositos (Mandujano *et al.*, 1996; Mandujano *et al.*, 1998; Coronel, 2002; Munguía-Rosa y Sosa, 2007), con excepción de *O. streptacantha* que mostró entre 50% y 60% de supervivencia de plántulas bajo el dosel de *A. schaffneri* y *D. bicolor*, respectivamente.

En el SS a los cinco meses después del trasplante, la mayoría de las especies de *Opuntia* presentó menor supervivencia en el área abierta que bajo el dosel de las nodrizas, estos resultados están de acuerdo con otros trabajos (Mandujano *et al.*, 1996; Mandujano *et al.*, 1998; Coronel, 2002; Munguía-Rosa y Sosa, 2007), con excepción de *O. leucotricha* que mostró altas tasas de supervivencia en todas las condiciones. En promedio el 59% de las plántulas de *O. jaliscana*, *O. streptacantha* y *O. tomentosa* sobrevivieron en el área abierta, mientras que bajo el dosel de las nodrizas fue el 79%. En este caso el efecto de los micrositos de nodrizas sobre la supervivencia de las plántulas de *Opuntia* fue diferenciado, bajo el dosel de *A. farnesiana*, sobrevivieron la mayoría de las plántulas de *Opuntia*, con excepción de *O. streptacantha* que mostró la menor supervivencia. .

La herbivoría entre los sitios de estudio varió entre fechas de registro. El primer mes después del trasplante fue crítico para las especies de *Opuntia* en el sitio con condiciones semiáridas (Jalostotitlán), en donde hubo más del doble de depredación de plántulas de *Opuntia* por insectos, mientras que en el sitio árido los daños por herbivoría no fueron significativos. Miller *et al.* (2009) al estudiar la frecuencia de insectos herbívoros a través de gradientes altitudinales, encontraron que son más frecuentes en las localidades con menor altitud, como es el caso del sitio semiárido. También es probable, que la diferencia en herbivoría podría deberse a que en el sitio semiárido encontramos mejores condiciones ambientales que en el sitio árido, como ha sido observado en otros estudios (McCoy, 1990). Las plántulas de *Opuntia* mostraron mayor depredación debajo de los arbustos que en el área abierta, las especies más consumidas debajo de *A. farnesiana* fueron: *O. jaliscana* y *O. tomentosa*, al parecer ésta última es muy apetecida por los insectos y también mostró alta depredación debajo de *M. monanctris*. Estos resultados están de acuerdo con otros estudios, donde han encontrado que bajo la sombra de las plantas hay una mayor incidencia de ataque por insectos herbívoros (Tahvanainen y Sipura, 2000). A pesar de los daños causados por los herbívoros en el primer mes de vida para algunas especies de *Opuntia*, no se reflejó en detrimento de la supervivencia. Los daños fueron principalmente a nivel del meristemo apical, sin embargo, en la segunda fecha de registro todas las plántulas desarrollaron un nuevo meristemo, por lo que podría sugerirse que estos daños no pusieron en peligro la supervivencia. Terry (2005) señala que la herbivoría es uno de los peligros a que se enfrentan las especies durante la fase de plántulas y puede influir en su supervivencia, sin embargo, las especies estudiadas mostraron gran plasticidad al recuperarse de los daños causados por los insectos.

Por otro lado la mayoría de los estudios de interacciones de facilitación refieren que los arbustos con espinas pueden evitar los daños por herbívoros ungulados (García y Obeso, 2003). En este trabajo no observamos depredación de herbívoros ungulados en ninguno de los sitios ni entre micrositios. En Santiago hubo daño por este tipo de depredadores pero por pisoteo en las áreas abiertas, sin embargo, no impactó la supervivencia de las plántulas de *Opuntia*, debido a la naturaleza de estas especies, ya que es conocida su recuperación rápida ante la pérdida de tejido vegetal o por pisoteo (Crawley, 1989; Miller *et al.*, 2009).

Algunos estudios en gradientes ambientales coinciden en que a menor elevación hay mayor ataque de insectos (Burge y Louda, 1995; Miller *et al.*, 2009), estos resultados están de acuerdo con lo que se encontró en este trabajo. Es probable que el ataque a las plántulas de *Opuntia* de este estudio haya sido hecho por insectos cerambícidos que han sido reportados como los causantes de daños importantes en la subfamilia *Opuntioideae* (Martínez-Ávalos *et al.*, 2007). Sin embargo, faltan muchos estudios al respecto, por lo que es importante aumentar el conocimiento de éstos depredadores y su efecto sobre las fases juveniles en especies de *Opuntia*; este trabajo es una contribución importante debido a que pocos estudios han evaluado el daño por insectos en las plántulas.

El crecimiento en la longitud del tallo de las plántulas de *Opuntia* como respuesta a los micrositios varió entre sitios y la cantidad de radiación fue crucial para su crecimiento. En el SA, *O. jaliscana* creció más en el área abierta que bajo el dosel de las nodrizas, su menor crecimiento pudo deberse a la limitación de la fotosíntesis por la disminución de la luz (Coronel, 2002); en el SS mostró mayor crecimiento bajo el dosel de las nodrizas que en el área abierta. Probablemente porque en este sitio al tener mayores recursos, su establecimiento debajo de las arbustivas sea más bien un efecto de percha por parte de las aves (Yeaton, 1978; Flores y Jurado, 2003). Además, esta especie mostró el mayor incremento en la longitud del

tallo en el sitio árido, lo que puede darle ventajas competitivas sobre otras especies (Holmgren *et al*, 1997, Maestre y Cortina, 2004). *O. leucotricha* fue afectada por la cantidad de luz y en el SA disminuyó su crecimiento como respuesta a la baja cantidad en DFFF bajo el dosel de *A. schaffneri*; sin embargo, en el SS creció más bajo el dosel de las nodrizas.

En el SA los micrositos no afectaron el crecimiento de *O. streptacantha* su establecimiento debajo de las arbustivas sea más bien un efecto de percha por parte de las aves (Yeaton, 1978; Flores y Jurado, 2003); pero en el SS bajo el dosel de *M. monanctristra* disminuyó drásticamente su crecimiento, bioensayos como el de Márquez y Monteiro, (2001) en el que indican que especies de *Mimosa* han mostrado alelopatía por sustancias químicas sobre la germinación de semillas de *Tabebuia alba*, esta condición podría haber afectado su crecimiento.

En el SA la cantidad de luz influyó en el crecimiento de la base del tallo (Nobel, 1988). *O. jaliscana* y *O. leucotricha* aumentaron su área basal bajo el dosel de *D. bicolor*, mientras que *O. streptacantha* y *O. tomentosa* fue bajo el dosel de *A. schaffneri*. Bajo el dosel de ambas nodrizas encontramos mayor cantidad de humedad y nutrientes (García-Moya y Mckell, 1970), lo que pudo influir en el desarrollo de un tallo más grueso. En el SS no se presentó una tendencia clara del grosor del tallo por efecto de los micrositos.

En general, todas las especies de *Opuntia* mostraron mayor acumulación de ácidos orgánicos en la mañana que en la tarde, lo que coincide con la definición propuesta para el metabolismo fotosintético de CAM, en la cual la fluctuación de ácidos orgánicos se caracteriza por un incremento durante la noche y una disminución durante el día (Winter y Smith, 1996; Roberts *et al.*, 1996; Lüttge, 2002, 2004).

Efecto de los microsítios sobre la acidez titulable en plántulas de *Opuntia*

La acumulación de ácidos orgánicos en las plántulas de *Opuntia* fue afectada por la cantidad de luz que recibieron los microsítios. En el sitio árido, bajo el dosel de *D. bicolor* todas las especies mostraron mayor acumulación de ácidos orgánicos con DFFF entre $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, lo que indica que dichas especies mostraron un mejor desempeño fotosintético como respuesta a una cantidad de luz intermedia. La capacidad para la absorción nocturna de CO_2 está relacionada con la intensidad de luz que reciben las plantas durante el día anterior (Nobel y Hartsock, 1983; Adams *et al.*, 1987). El dosel semicerrado de las nodrizas de Jalostotitlán proveyó de suficiente luz ($300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a las plántulas para alcanzar altos niveles de acidez, pero además las protegió de la alta radiación y un posible daño por fotoinhibición (Cavender-Bares y Bazzaz, 2004).

En el sitio semiárido los microsítios no afectaron el desempeño fotosintético, éste estuvo asociado a la especie de *Opuntia* y su adaptación a las condiciones de aridez (Dodd *et al.*, 2002). Las especies del SA (*O. streptacantha* y *O. leucotricha*) mostraron mayor acumulación de ácidos orgánicos que las especies del SS (*O. jaliscana* y *O. tomentosa*).

La hipótesis de facilitación menciona que en los gradientes de recursos las interacciones positivas aumentan con el incremento en la severidad del estrés (Bertness y Callaway, 1994; Callaway y Walker, 1997; Brooker y Callaghan, 1998). En este contexto también se establece que bajo la protección de las nodrizas aumenta la supervivencia de las plántulas al disminuir el estrés abiótico que se presenta en el espacio abierto (Jordan y Nobel, 1981; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Callaway y Walker, 1997; Rousset y Lepart, 2000). Se esperaba que la supervivencia y el crecimiento fueran mayores en el sitio que recibió mayor cantidad de lluvia en el año de estudio que fue el SA. En ambos sitios hubo altos porcentajes

de supervivencia, sin embargo, en el SA las plántulas presentaron mayor crecimiento que en el SS. La mayor disponibilidad de humedad para el sitio árido impactó en la supervivencia de las plántulas de *Opuntia* que no necesitaron de la protección de las nodrizas, mientras que en Jalostotitlán la mayoría de las especies de *Opuntia* mostró mayor supervivencia bajo la protección de los arbustos.

Las condiciones ambientales entre hábitats pueden variar entre años lo que sugiere que el papel del nodrizaje durante el establecimiento de las plántulas de *Opuntia* es complejo y está fuertemente influenciado por las condiciones ambientales prevalecientes. Las nodrizas ejercen una influencia crucial positiva cuando en las condiciones locales se presenta la sequía. En sitios donde hay condiciones de mayor humedad que las normales los espacios abiertos puede proveer mejores condiciones de microhábitat. Esto indica que la hipótesis que plantea que las interacciones de facilitación son contexto dependientes y que pueden variar en el mismo sitio entre años, dependiendo de las condiciones climáticas, solo se pudo probar parcialmente, debido a que es necesario incrementar el número de años del estudio.

Estos estudios constituyen una contribución importante para comprender el papel de los micrositos en las interacciones de facilitación y su influencia en la dinámica de las comunidades vegetales en el Altiplano Mexicano.

Conclusiones

Las condiciones ambientales en los micrositos variaron en relación con la época del año y la especie de nodriza. A pesar de que hubo diferencias en la disponibilidad de humedad en ambos sitios, no se afectó la supervivencia de las plántulas de *Opuntia* spp. Sin embargo, si

repercutió en su crecimiento, ya que las plántulas en el sitio árido crecieron más que las del sitio semiárido. La acumulación de ácidos orgánicos fue influenciada por las características de los micrositios.

Bibliografía citada

- Adams, W.W. III., B. Osmond and T.D., Shakey. 1987. Responses two CAM species to different irradiances during growth and susceptibility to photoinhibition by high light. *Plant physiology* 83:213-218.
- Armas, C., and F.I. Pugnaire. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community I *Journal of Ecology* 93:978–989.
- Bertness, M.D., and R.M., Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecology and Evolution* 9:191-193.
- Brooker, R.W., and T.V., Callaghan. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81, 196–207.
- Bruno, J.F., J.J., Stachowicz, and M. D., Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18:119–125.
- Burger, J.C., and S.M. Louda. 1995. Interaction of Difuse Competition and Insect Herbivory in Limiting Brittle Prickly Pear Cactus, *Opuntia fragilis* (Cactaceae).
- Caldwell, M.M. 1990. Water parasitism stemming from hydraulic lift: a quantitative test in the Reld. *Isr Journal of Botany* 39:395-402. In: Caldwell MM, and Manwaring J.H.1995. Hydraulic lift and soil nutrient heterogeneity. *Isr Journal Plant Science* 42:321-330.
- Callaway, R.M., and L. R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958–1965.
- Callaway, R.M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82: 202-207.
- Callaway, R.M. and F.I., Pugnaire. 1999. Facilitation in plant communities. In: Pugnaire, F.I. and Valladares, F. (eds.) *Handbook of functional plant ecology*, pp. 623-648. Marcel Dekker Inc., NY, USA.
- Callaway, R.M., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. I. Pugnaire, B. Newingham, E.T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikidze, and B.J.Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417:844–848.

- Coronel, V.V. 2002. Distribución y re-establecimiento de *Opuntia megasperma* var. *orientalis* Howell. (*Cactaceae*) en punta cevallos, Isla Española – Galápagos Tesis Licenciatura. Univesidad del Azuay, Ecuador. pp. 78.
- Crawley, J.M. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review Entomology* 34:531-564.
- Dodd, A.N., A.M. Borland, R.P. Haslam, H. Griffiths and K. Maxwell. 2002. Crassulacean acid metabolism: plastic, fantastic. *Journal of Experimental Botany* 369:569-580.
- Fetter, C.W., 2001, *Applied Hydrogeology*. Prentice Hall, 4a, edition. USA, pp 598.
- Flores, J., and Jurando, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation. Science.* 14: 911-916.
- Flores, F.J., y R.I., Yeaton. 2000. La Importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el Altiplano Mexicano. *Interciencia* 25: 365-371.
- Franco, A.C., and P.S., Nobel. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* 69: 1731-1740.
- Franco A.C., and P.S., Nobel. 1989. Effect of nurse plant on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870-886.
- García, D., and R., Obeso. 2003. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency *Ecography* 26: 739–750.
- García-Moya, E., and C.M., Mckell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology*, 51: 81-88.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet, and A. Rojas-Martínez 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*, 83(9):2617-2629
- Goldberg, D.H. y Novoplansky, A. 1997. On the relative importance of competition in unproductive environments. *J. Ecol.* 85: 409-418.
- Greenlee, J.T., and R.M. Callaway. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *American Naturalist* 148:386–396.
- Grime, J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. J. Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Griffiths ,H. and M.A. J. Parry. 2002. Plant response to water stress. *Annals of Botany* 89:801-802.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. New York, Academic Press,USA.
- Hernández-González, O., and O., Briones. 2007. Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *American Journal of Botany* 94, 8:1344-1351.

- Hobbie, S.E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Evolution and Ecology* 7:336–339.
- Holmgren, M., M., Scheffer and M., Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78 (7):1966-1975.
- Holzappel, C., and B.E., Mahall. 1999. Bi-directional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80:1747–1761.
- Ibañez, I.E., and W., Schupp. 2001. Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedling survival *Oecologia* 129:543–550.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1981. Síntesis geográfica del estado de Jalisco. Secretaría de Planeación y Presupuesto, México. 306 p.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2002. Síntesis geográfica del estado de San Luis Potosí. 2da. Edición. Secretaría de Planeación y Presupuesto, México.
- Janzen, D.H. 1986. Chihuahuan desert nopalers: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:595-636.
- Jordan, P.W., and P.S., Nobel. 1981. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. *Botanic Gazeta* 143 (4):511-517.
- Kitzberger, T., Steinaker D.F., and T.T., Veblen. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in Northern Patagonia. *Ecology* 81:1914–1924
- Leishman, M.R. 1999. How well do plant traits correlate with establishment ability? Evidence from a study of 16 calcareous grassland species. *New Phytology* 141:487-496.
- Ludwig, F., · T.E., Dawson, H, Kroon, F., Berendse and ·H.H.T. Prins. 2003. Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna *Oecologia* 134:293–300.
- Lüttge, U. 2002b. CO²-concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany* 53: 2131-2142.
- Lüttge, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93:629-652.
- Maestre, F.T., and J., Cortina. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc. Royal Society of London* 271:331-333.
- Maestre, F.T., S. Bautista, and J. Cortina. 2003. Positive, negative, and net effects in grass–shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84:3186–3197.
- Mandujano, M.C., C. Montaña, and L. Eguiarte. 1996. Reproductive Ecology And Inbreeding Depression in *Opuntia rastrera* (CACTACEAE) In: *The Chihuahua Desert: Why Are Sexually Derived Recruitments So Rare*. *American Journal Botany* 83(1):63-70.
- Mandujano, M.C., C. Montaña, I. Mendez, and J. Golubov. 1998. The Relative Contributions of Sexual Reproduction and Clonal Propagation in *Opuntia rastrera* from Two Habitats in the Chihuahua Desert. *Jour. Ecol.* 86: 911-921.

- Mandujano, C.M., A., Flores-Martínez, J., Golubov and E., Excurra. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant species and bare areas. *The Southwestern Naturalist* 47 (2):162-168.
- Márquez, P.F. y B.L. Monteiro. 2001. Potencial alelopático de *Mimosa caesalpiniaefolia* Benth sobre semillas de *Tabebuia alba* (Cham.) Sandw. *Floresta e ambiente* 8(1):130-136.
- Martínez-Ávalos, J.G., J. Golubov; M.C., Mandujano and E., Jurado. 2007. Causes of individual mortality in the endangered star cactus *Astrophytum asterias* (Cactaceae): The effect of herbivores and disease in Mexican populations. *Journal of Arid Environments* 71:250-258.
- Miller, T.E.X., S.M., Louda, K.A., Rose and J.O., Eckberg. 2009. Impacts of insect herbivory on cactus population dynamics: experimental demography across an environmental gradient *Ecological Monographs*, 79(1):155–172
- Miquelajauregui, Y. and T., Valverde. 2010. Survival and early growth of two congeneric cacti differ in their level rarity. *Journal of Arid Environments* 1-8.
- Miranda, F., y E., Hernandez. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Munguía-Rosas M.A. and J.V. Sosa. 2008. Nurse plants vs. nurse objects: Effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany* 101: 175–185.
- Mutikainen, P., and M., Walls. 1995. Growth, reproduction and defense in nettles: responses to herbivory modified by competition and fertilization. *Oecologia* 104:487–495.
- Nobel, P.S. 1981. Influence of freezing temperatures on a cactus, *Coyphantha vivipara*. *Oecologia* 48: 194-198.
- Nobel, P.S., and T.L., Hartsock. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation nocturnal acid accumulation and CO² uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 71:71:75.
- Nobel, P.S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press. New York, USA.
- Nobel, P.S., M.E., Loik and W., Meyer. 1991. Microhabitat and diel tissue acidity changes for two sympatric cactus species differing in growth habit. *Journal of Ecology* 79:167-182.
- Pugnaire, F.I., P., Haase and J., Puigdefábregas. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77, 5:1420-1426.
- Reader, R.J. 1991. Relationship between seedling emergence and species frequency on a gradient of ground cover density in an abandoned pasture. *Canadian Journal of Botany* 69: 1397-1401.
- Reyes-Agüero, J.A.; J.R. Aguirre Rivera y J.L., Flores Flores. 2005. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la altiplanicie meridional de México. *Interciencia* 30, 8:476-484.

- Roberts, A., H., Griffiths, A., Borland and F., Reinert. 1996. Is crassulacean acid metabolism activity in sympatric species of hemiepiphytic stranglers such as *Clusia* related to carbon cycling as a photoprotective process? *Oecologia* 106:28-38.
- Rousset, O., and J., Lepart. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology*, 88, 401–412.
- Rzedowski, J. 1966. Vegetación del Estado de San Luis Potosí, México. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Contribuciones del Instituto de Investigación de Zonas Desérticas. No. 20, pp. 291
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México 431 pp.
- SAS/Institute. 1999. SAS/STAT User's guide version 8. Cary, N.C.: SAS Institute Inc.
- Silveira, F.A.O., and G.W., Fernandes. 2006. Effect of light, temperature and scarification on the germination of *Mimosa foliolosa* (Leguminosae) seeds. *Seed Science and Technology*, 34:607-614.
- Smith, S. D., and R.S., Nowak. 1990. Ecophysiology of plants in the Intermountain lowlands. Pages 179–241 in C.B. ,Osmond, L.F., Pitelka, and G.M., Hidy, editors. *Ecological studies*. Volume 80. Plant biology of the basin and range. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany
- Sosa, V.J., and T.H., Fleming. 2002. Why are columnar cacti associated with nurse plants? En: Fleming T.H. y Valiente-Banuet A. Eds *Columnar cacti and their mutualist*. Evolution, Ecology and Conservation. The University of Arizona Press, Tucson. Pp. 301-323.
- Tahvanainen, J., and M., Sipura. 2000. Shading enhances the quality of willow leaves to leaf beetles-but does it matter ? *Oikos* 91:550-558.
- Terry, M.K.A. 2005. Tale of two cacti: studies in *astrophytum asterias* and *lophophora*. Dissertation. V.M.; Ph.d., Texas A&M University.
- Tielbörger, K. 1997. Effect of shrubs on population dynamics of annual plants in a sandy desert ecosystem. Dissertation. Ludwig-Maximilians Universität, Munich, Germany.
- Tirado, R., and F., .Pugnaire. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia*, 136, 296–301.
- Valiente-Banuet, A., and E., Ezcurra. 1991. Shade as cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79, 961-971.
- Valiente-Banuet, A., and Godínez-Álvarez, 2002. Population and community ecology. In *Cacti. Biology and Uses*. Editor Park Nobel. Pág. 91-104.
- Valladares, F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In *Progress in Botany*, Vol. 64. (Esser, K., Lüttge, U., Beyschlag, W., and Hellwig, F., eds.), Berlin: Springer Verlag, pp. 439-471.
- Valverde, P.L., Zavala-Hurtado, J.A. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 64, 193–208.

- Winter, K., and J.A.C., Smith. 1996. An introduction to Crassulacean acid metabolism: biochemical principles and ecological diversity. In K Winter, J.A.C. Smith, eds, Crassulacean Acid Metabolism. Springer, Heidelberg, pp.1–13.
- Yeaton, R.I. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 65: 651-656.
- Yeaton, R.I., and A., Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan Desert, Mexico.
- Zost, G. and J.L. Andrade. 1998. Water relations of two co-occurring epiphytic bromeliads. *Journal of Plant Physiology* 152:545-554.

Capítulo IV
Seed germination of *Opuntia* species from an aridity gradient
in Central Mexico

(J. PACD (2010) 12: 181–198)

Abstract

In the Mexican highlands there are several aridity gradients affecting *Opuntia* species composition and its biological function. Since environmental variations can affect plant traits like seed morphology as well as related processes, we conducted experiments in order to determine whether seed mass, testa hardness, seed imbibition, dormancy type, polyembryony occurrence, and different habitats are related with interspecific variation of seed germination in *Opuntia* spp. Our results showed that there were interspecific differences of seed attributes among seven *Opuntia* species along an environmental gradient in Central Mexico. Seeds of most species were able to imbibe water; however, mechanical scarification treatment did not break seed dormancy, but promoted faster germination. This pattern might be a result of the testa porosity. Seed hardness was negatively correlated with seed germination in *Opuntia jaliscana*; thus harder seeds had lower germination percentage. In contrast, seeds of *O. robusta* increased their germination percentage as seed hardness increased. We found differences in seed mass among species and localities; seeds collected in moist areas were heavier. There was evidenced a correlation of seed mass with seed germination for *O. jaliscana*. Polyembryony was present in four of the seven species studied and it appears to be more frequent in seeds from dry sites of the gradient.

Key words: *Opuntia*, testa hardness, imbibition, dormancy type, polyembryony, seed germination.

Abbreviations: *Opuntia rastrera* (Opra), *O. robusta* (Opro), *O. lasiacantha* (Opla), *O. tomentosa* (Opto), *O. jaliscana* (Opja), *O. streptacantha* (Opst) and *O. leucotricha* (Ople). Santiago, Villa de Arriaga, S.L.P. (SA), La Mesa, Ojuelos, Jal. (ME), El Molino, Lagos de Moreno, Jal. (MO), Matancillas, Ojuelos, Jal. (MA).

Introduction

Plant establishment by seed is frequently a limiting process at community level, especially in harsh environments (Flores and Jurado, 2003). Seed production and its subsequent dispersion and germination could be key factors in limiting the processes of the plant community dynamics by restricting seedling establishment in safe sites (Harper, 1977). Sexual reproduction could act as a bottleneck, if the seeds are unviable, there are unavailable dispersers or show some dormancy type (Mandujano *et al.*, 1997). These processes influence the spatial and temporal plant population dynamic and community structure (Venable and Brown, 1988).

Seed dormancy is considered a very common adaptive plant strategy in unpredictable or harsh environments, such as arid and semiarid landscapes (Jurado and Flores, 2005). Many species of the *Cactaceae* have prolonged seed dormancy (Rojas–Aréchiga and Vázquez–Yañes, 2000; Flores *et al.* 2005, 2006, 2008, 2010). Specifically, one genus of this family, *Opuntia* is considered that shows seed dormancy. The first species found to have dormant seeds was *Opuntia aurantiaca* (Archibald, 1939), although until now seed dormancy has been detected in 28 *Opuntia* species (Ochoa–Alfaro *et al.*, 2008). It has been suggested that *Opuntia* spp. seeds have both physiological dormancy (a period after–ripening to break seed dormancy) and mechanical dormancy (their embryos have a low growth potential) (Orozco–Segovia *et al.*, 2007; Delgado–Sánchez *et al.* 2010; in press), although several authors have also suggested that *Opuntia* seeds have physical dormancy (Olvera–Carrillo *et al.*, 2003; Reyes *et al.*, 2005). However, seeds with physical dormancy are water–impermeable (Baskin and Baskin, 2004), and the studies about testa hardness and imbibition in *Opuntia* species are scarce (Orozco–Segovia *et al.*, 2007).

Temporal fluctuating resources in arid environments are also limiting for the persistence of population in natural communities. Species have adaptations to respond to pulses in resources (Eriksson, 1993). Seeds with a higher germination rate could benefit early establishment of seedlings and avoid competition (Vázquez-Yañes and Orozco-Segovia, 1996; de la Barrera and Nobel, 2003).

In Mexico, *Opuntia* spp. are mainly found in the Crassicaulous matorral, which is a common vegetation type on the highlands of the Mexican states of Aguascalientes, Durango, Guanajuato, Jalisco, San Luis Potosí and Zacatecas (Rzedowski, 1957, 1966; Rzedowski and McVaugh, 1966) and they are locally called 'nopalera' (Miranda and Hernandez, 1963). In the Mexican highlands are several aridity gradients affecting *Opuntia* species composition and its biological function (Flores-Flores and Yeaton, 2000). For instance, environmental variations affect plant traits like seed morphology, as well as related processes such as seed germination (Giménez-Benavides *et al.*, 2005; Luzuriaga *et al.*, 2005; Lemos *et al.*, 2008).

Although appropriate germination response to environmental cues is partly a function of habitat characteristics and in part as a result of integration with other aspects of the species life history (Meyer and Monsen, 1991), there are not detailed studies relating habitat variation to germination differences among populations of *Opuntia* species. This lack of studies might be partially explained because asexual propagation is very common in the genus (Mondragón y Pimienta-Barrios, 1995; Reyes *et al.*, 2005). This form of reproduction is responsible for the closed-patch formation found in some nopaleras and associated communities. Therefore, it is interesting to explore if clonal propagation is affecting sexual capability in the genus *Opuntia* and its relation to environmental arid gradients. Moreover, this propagation form involves risk of diseases transmission and loss of genetic variability (Altare *et al.*, 2006). However, both forms of reproduction are coexisting in natural populations, and sexual reproduction is needed

to maintain the genetic pool (Eriksson, 1993; Mandujano *et al.*, 2001). Furthermore, some species could be depending exclusively on sexual reproduction.

Polyembryony in *Opuntia* species has been determined (Ganong, 1898; Vélez–Gutiérrez *et al.*, 1996); however, there are not studies on polyembryony in different habitats for *Opuntia* spp., in spite of the fact that ecological conditions being essential in the induction of polyembryony (Batygina and Vinogradova, 2007).

We carried out several experiments in order to answer several questions: Are habitat variations related to germination differences among *Opuntia* species or even among populations of *Opuntia* species? What are their dormancy types? Is seed hardness related to seed germination or habitat? Is seed mass related to seed germination or habitat type? Do *Opuntia* seeds show polyembryony? If so, are differences in polyembryony bound to species and/or aridity of the habitat?

Material and methods

Study zone

We selected several plant communities along a moisture gradient (from 400 mm to up to 700 mm) in central Mexico in order to collect seeds of *Opuntia* spp. This gradient varied from dry or semiarid in the NE to temperate–subhumid in the SW sites. The dry zones include Villa de Arriaga and Mexquitic, SLP, whereas the sub–humid goes to the SW Lagos de Moreno and near Jalostotitlan, Jalisco. The historic rainfall average ranges from less than 400 mm in the NE to up to 700 mm in the SW; whereas this range was observed during the year 2008. The average temperature oscillates from 15.7 to 18.5°C; however, it was higher during 2008 (Table 4.1). Most of the rainfall falls during the summer months (about 60% in the NE sites and 70% in the SW zone). The hottest month is May (ranging from 28 to 30°C in the NE to 32°C at the SW sites) and the coldest is January (varying from 2 to 5°C along the gradient).

Vegetation type in the sites is mainly crassicaulescent shrub land varying in species composition (Rzedowski, 1966). It is a vegetation type with an average in height of 3 m in shrubs and trees, composed mainly of perennial woody plants, short and long-lived forbs and herbaceous species. This type of scrub named „nopalera“, consisting of several species of *Opuntia sensu stricto* (Miranda and Hernández, 1963; Rzedowski, 1978), covers most of the north-eastern and central parts of Mexico, and with other scrub types all together cover almost 40% of Mexico’s territory (Rzedowski, 1978). Janzen (1986) gives a good summarized description of wild “nopaleras” communities, in central Mexico. It ranges from closed monospecific stands to mosaics of mixed *Opuntia* species up to 4 m high, scattered with elements of the genus *Yucca*, *Acacia* and *Prosopis*, among other woody genera. It has been suggested that several environmental factors are involved in the control of composition and density of species, but the most significant are: relief, exposure, rock and soil type, climate (rainfall and temperature) and human management. According to Gonzalez-Espinoza and Quintana-Ascencio (1986), on moderate slope of igneous soil (Villa de Arriaga municipality) *Opuntia* (basically *O. streptacantha* and *O. robusta*) can form plant stands as dense as 1100–1200 individuals per ha. In more disturbed sites, *Opuntia* species density can range from 150–300 individuals per ha, forming more diverse stands including elements of *O. rastrera* and *O. leucotricha*.

Seeds collection

The seven species evaluated were *Opuntia rastrera* (Opra), *O. robusta* (Opro), *O. lasiacantha* (Opla), *O. tomentosa* (Opto), *O. jaliscana* (Opja), *O. streptacantha* (Opst) and *O. leucotricha* (Ople). We evaluated seed germination in all of these species, from different localities. In the particular case of *O. tomentosa* and *O. leucotricha*, it was collected seeds from only one locality because we could not find fruits in other localities throughout the gradient during the collecting field trips (Table 4.2).

Seeds were collected from at least 10 mature plants for each species with the purpose of include genetic variation within species. Seeds were depulped, thoroughly mixed; air dried, and storage for a 7 month period in order to after-ripen at ambient temperature before

germination trials were conducted. Before germination tests, seeds were examined for: viability, hardness, imbibition capacity, and polyembryony. All germination trials were performed with normal seeds.

Table 4.1. Average of historical records and annual average (2008) of climatic variables. Data obtained from climatic stations nearby of studied sites along the gradient (Comisión Nacional del Agua, unpublished data).

Station	Altitude (masl)	Latitude; longitude	Historical mean precipitation (mm)	2008 precipitation (mm)	Historical annual mean temperature (°C)	2008 mean temperature (°C)
Mexquitic, SLP	2062	22°16' N; 101°07' W	430.6	435.5	16.9	18.2
Villa de Arriaga, SLP	2198	21°55' N; 101°23' W	375.5	546	15.8	19.2
Ojuelos, Jal.	2175	21° 52' N; 101°37' W	590.4	716	15.7	15.3
Presa La Duquesa, Lagos de Moreno, Jal.	2165	21°44' N; 101°49' W	479.5	437.8	17.9	17.8
Lagos de Moreno, Jal.	1942	21°21' N, 101°55' W	769.1	779.1	18	17.7
Jalostotitlán, Jal.	1772	21°10' N; 102°28' W	703.2	628.5	18.5	17.9

Seed tests

Seed viability

To examine viability, 30 seeds by species were soaked in 1% tetrazolium solution for 24 to 48 hours at 30°C. Embryos that showed a deep red color were considered viable, embryos that did not acquire a deep red color, but only light pink, were recorded as viable with low vigor (Yaklich and Kulik, 1979).

Seed germination (%)

To test the effect of seed scarification on germination, 100 seeds were scarified with a nail clipper to promote contact of the embryo with air and water. The same seed number was used for control or non-scarified. The seeds were placed in five 500 ml polystyrene containers, with 20 seeds per container, inside a greenhouse under a completely random experimental design. The substrate used was commercial greenhouse soil. No fungal inhibitors were used. The polystyrene containers were irrigated daily with 100 mm of tap water to keep the substrate moist. The temperature during test ranged from 24°C to 39.0°C; luminous intensity was between 0.31 to 37.48 lumens m⁻² and relative humidity oscilated between 30.54% to 39.21%. The number of germinated seeds was recorded thorough a 45-day period in both treatments.

Table 4.2. Seed collecting sites of *Opuntia* species studied. Acronyms used for sites hereafter are in parentheses.

Species / collecting site	Geographical coordinates	
	North latitude	West longitude
<i>Opuntia streptacantha</i> Lemaire		
Santiago, Villa de Arriaga, S.L.P. (SA)	21°54'	101°15'
La Mesa, Ojuelos, Jal. (ME)	21°34'	101°38'
El Molino, Lagos de Moreno, Jal. (MO)	21°27'	101°48'
Matancillas, Ojuelos, Jal. (MA)	21°52'	101°37'
<i>O. robusta</i> H. L. Wendland ex Pfeiffer		
Ipiña, Aqualulco, S.L.P. (IP)	22°27'	101°21'
SA and MA		
<i>O. leucotricha</i> DC		
MA		
<i>O. rastrera</i> F.A.C. Weber		
IP and SA		
<i>O. lasiacantha</i> Pfeiff.		
MA		
Jalostotitlán, Jal. (JA)	21°08'	102°30'
<i>O. tomentosa</i> Salm-Dyck.		
MO		
<i>O. jaliscana</i> Bravo.		
MO and JA		
Lagos de Moreno, Jal. (LM)	21°18'	102°05'

Seeds were considered as germinated when the radicle had emerged. Germination rate (t_{50}) was quantified counting the number of days that were required to reach 50% of the total germinated seeds (Ellis and Roberts, 1978; Sánchez *et al.*, 2005) and was calculated as:

$$t_{50} = \frac{\sum_{i=1}^{45} iG_i}{n_{\bullet}}$$

Where, G_i is the number of germinated seeds observed in the i -th day and n_{\bullet} are the total germinated seeds in the respective experimental unit. The t_{50} index, also referred as mean germination time, is a value referring to the number of days required to attain a 50% of the total number of germinated seeds in each experimental unit.

Seed hardness

We evaluated the seed hardness ($n= 25$) for each species and locality, using the Instron model 1000 (Universal Testing Instrument), serial 2791. It was applied a force of 200 kg to each seed in order to break 50% of it (Aguilar, 2003). The hardness results are reported in kilogram–force (kgf).

Seed hydration (imbibition)

After washing with tap water thirty seeds from each species and locality, they were air–dried and then weighed (initial mass) and incubated in a Petri dish (half filled with distilled water) at room temperature (22°C). Subsequently, each seed was weighed at several intervals during a 24–48 h period, until constant weight. When the weight was constant, water uptake percentage per seed was calculated as follows: $\{(final\ mass - initial\ mass) / initial\ mass\} \times 100$.

Polyembryony

In this study, polyembryony was evaluated by direct observation during the germination experiment, by counting the seeds with two or more seedlings during the seedling emergence (Mendes–Rodrigues *et al.*, 2004; Carneiro *et al.*, 2006).

Statistical analysis

A two–way ANOVA was conducted on the germination percentage of each species using locality and treatment (scarification) as factors, except for *O. leucotricha* and *O. tomentosa*, for which one–way ANOVA was conducted using treatment as factor. Another factorial ANOVA was done for germination data considering only one locality by species and treatment. All data were arc–sine transformed prior to analysis of variance (Sokal and Rohlf, 1995). In addition, we conducted one–way ANOVA with locality as factor for each species, for the variables hardness, imbibition, and *t*50. Differences among treatments were analyzed using multiple comparisons Tukey’s test ($\alpha = 0.05$). The data that did not fulfill the ANOVA assumptions were analyzed with Kruskal–Wallis non–parametric test (Zar, 1999). All dates were analyzed using the Statistical software SAS version 9 (SAS, Inc., 1999).

Additionally, in order to consider the possible relationship between seed physical protection and seed reserve with the germination capability a Pearson correlation test for seed hardness and seed mass with germination percentage by species and locality was run.

Results

Most of the species showed high viability. The highest viability was obtained for *Opuntia jaliscana* from El Molino and *O. streptacantha* from Santiago. The lowest viability was for *O. jaliscana* from Lagos de Moreno and *O. streptacantha* from La Mesa (Table 4.3).

The ANOVA for germination data showed significant differences for species factor but not for treatment ($F=0.88$, $p=0.353$; Table 4.4). The highest germination percentage was observed in *O. jaliscana*, *O. streptacantha* and *O. lasiacantha*, and the lowest was for *O. rastrera*. The interaction effect for species x treatment was significant. In general, germination was higher in non-scarified treatment than in scarified seeds treatment, except for *O. streptacantha*. In particular, the highest germination in the un-scarified seeds was for those of *O. jaliscana*.

Table 4.3. Data of seed viability and vigor for *Opuntia* species studied and its collecting localities.

Species	Localities	High vigor	Low vigor	Unviable (%)
<i>Opuntia jaliscana</i>	MO	100	0	0
	LM	60	33.3	6.7
	JA	90	10	0
<i>O. lasiacantha</i>	MA	80	13.3	6.7
	JA	76.7	16.7	6.6
<i>O. leucotricha</i>	MA	76.7	16.7	6.6
<i>O. robusta</i>	IP	73.3	23.3	3.4
	ME	96.7	3.3	0
	MA	80	16.7	3.3
<i>O. streptacantha</i>	SA	100	0	0
	ME	56.7	43.3	0
	MO	73.3	13.3	13.4
	MA	93.3	3.3	3.4
<i>O. tomentosa</i>	MO	80	16.7	3.3

SA, Santiago, Villa de Arriaga, SLP; ME, La Mesa, Ojuelos, Jalisco; MO, El Molino, Lagos de Moreno, Jalisco; MA, Matancillas, Ojuelos, Jalisco; IP, Ipiña, Ahualulco, San Luis Potosí; JA, Jalostotitlán, Jalisco; and LM, Lagos de Moreno, Jalisco.

Table 4.4 Percentage of seed germination (mean \pm standar error) in seven *Opuntia* species after two treatments (Sc: scarified and C: non-scarified seeds). The results of ANOVA statistical analysis.

Species effect								
Opst	Opja	Opla	Ople	Opto	Opro	Opra	F	p
56.5 \pm 5.9 ^a	52.0 \pm 5.1 ^{ab}	51.5 \pm 5.2 ^{ab}	35.0 \pm 4.9 ^{bc}	28.5 \pm 4.5 ^c	23.5 \pm 3.6 ^c	5.5 \pm 2.3 ^d	25.22	<<0.01
Interaction effect for species by treatment								
Opja-C	Opst-Sc	Opla-C	Opst-C	Ople-C	Opla-Sc	Opja-Sc	Opto-Sc	Opto-C
64.2 \pm 5.1 ^a	63.0 \pm 9.3 ^a	59.25 \pm 9.1 ^a	51.2 \pm 7.3 ^{ab}	44.9 \pm 5.0 ^{bc}	43.95 \pm 3.3 ^{bc}	40.0 \pm 4.5 ^{bc}	29.3 \pm 6.1 ^{cd}	27.0 \pm 7.1 ^{cd}
Ople-Sc	Opro-C	Opro-Sc	Opra-Sc	Opra-C			F	p
24.1 \pm 5.7 ^{cd}	23.3 \pm 5.5 ^{cd}	22.1 \pm 5.4 ^{cd}	10.0 \pm 3.5 ^{cd}	1.0 \pm 1.0 ^d			3.53	<0.01

Different letters indicate differences among species and treatments ($p < 0.05$) according to Tukey HSD test. Acronyms used for species: *Opuntia lasiacantha* (Opla), *O. leucotricha* (Ople), *O. jaliscana* (Opja), *O. rastrera* (Opra), *O. robusta* (Opro), *O. streptacantha* (Opst), *O. tomentosa* (Opto).

Germination by species and locality

There was a clear effect of treatment considering the species and locality factors in this study (Table 4.5). In general, scarified seeds had lower germination than non-scarified seeds. The greater effect of scarification treatment was observed in *O. streptacantha* (especially in the seeds collected in SA) and the smallest in *O. rastrera*. Except for *O. rastrera*, in all the cases where locality was a factor, it had a significant effect on germination percentage. Locality was not related to differences in germination for *O. rastrera*, which had consistently low germination percentages. For *O. lasiacantha* seeds, germination was higher in the site with less rainfall (MA) than for those in a wetter climate (JA). Seed germination in *O. jaliscana* was higher in the wetter site (JA) than in the intermediate sites MO and LM.

For *O. leucotricha* and *O. robusta*, seed scarification lowered its germination considerably, almost twice than that for non-scarified seeds. In *O. rastrera* germination was positively affected by scarification treatment. In this case there were no differences between both localities. Germination was not affected by treatments in *O. tomentosa* (F=0.14, p=0.7; Table 4.5).

In *O. streptacantha*, we found differences among localities. Seeds collected in Santiago (SA) showed higher germination percentage, with clear differences with respect to the other three sites. The site x treatment interaction was significant for *O. robusta* and *O. streptacantha*, but with considerable overlap among the group of averages. In the dry sites (SA and MA) for *O. streptacantha*, seed scarification enhanced germination but the contrary was observed in the intermediate sites in the gradient (Table 4.5).

For *O. robusta* we found differences among the localities. Seeds collected at ME site had the highest germination percentage, in IP and MA sites seeds had the lowest germination. The interaction of locality x treatment was significant, even though the average difference showed considerable overlap in the formed groups. In general, for the three sites of seed origin, scarification reduced germination percentages significantly. The non-scarified seeds from ME and MA sites had the greatest germination, while the seeds from MA in Matancillas with scarification (MA-Sc) showed the lowest percentage of germination. For Ipiña seed (IP) of this species, germination was not affected by treatment (Table 4.5).

Seed germination of *Opuntia streptacantha*, was not affected by treatments, however, we found differences between localities, seeds of Santiago (SA), obtained higher germination percentage, than the other places. The interaction of site x treatment also showed differences, seed germination was not affected by treatments in Santiago; however, seeds germination was higher than for other zones. La Mesa non-scarified seeds had the lowest germination (Table 4.5).

Germination rate (t_{50})

In *O. jaliscana*, scarified-seeds germinated faster than non-scarified seeds ($F=48.6$, $p<0.01$). By localities, also we found significant differences ($F=5.52$, $p=0.01$). Seeds from Jalostotitlán germinated earlier than El Molino and Lagos de Moreno (Fig. 4.1).

Also, in *O. robusta* scarified seeds increased germination rate ($F=10.2$, $p=0.01$). For *O. streptacantha*, non-scarified seeds were slower to germinate than scarified-seeds ($F=25.4$, $p<0.01$). Furthermore, the sites had an effect ($F=8.6$, $p=0.01$) on mean germination rate. Seeds from ME germinated more rapidly than those from MO, MA and SA (Fig. 4.2). Mean germination rate was higher in scarified seeds than in the non-scarified for *O. tomentosa* ($F=13.0$, $p=0.03$) and *O. leucotricha* ($F=80.8$, $p<0.01$). For *O. lasiacantha* and *O. rastrera* significant differences were not detected for treatment or locality factors.

Seed hardness

Seed hardness of *O. jaliscana* was different among localities ($F=21.35$, $p<0.01$). Seeds were softer in the moist area of JA, while in LM and MO the seeds were harder. For *O. lasiacantha*, there were also differences ($F=13.8$, $p<0.01$) in seed hardness among localities. Seeds from MA were harder than those from JA (Table 4.6).

Table 4.5. Main effects and interactions on seed germination percentages of seven *Opuntia* species and their collecting sites.

<i>Opuntia jaliscana</i>							<i>F</i>	<i>p</i>	
C	Sc						5.11	0.01	
46.0±5.4 ^a	34.0±2.25 ^b								
JA	MO	LM					4.6	0.04	
52.0±5.12 ^a	36.0±5.84 ^b	33.0±2.9 ^b							
<i>Opuntia lasiacantha</i>									
C	Sc						14.8	<0.01	
56.0±5.13 ^a	33.0±4.43 ^b								
MA	JA						6.64	0.02	
52±5.22 ^a	37.0±6.0 ^b								
<i>Opuntia rastrera</i>									
Sc	C						6.99	0.02	
7.0±2.1 ^a	1.5±0.76 ^b								
SA	IP						0.52	0.5	
5.5±2.3 ^a	3.0±1.1 ^a								
<i>Opuntia leucotricha</i>									
C	Sc						9.82	0.03	
45.0±5.0 ^a	24.0±5.7 ^b								
<i>Opuntia robusta</i>									
C	Sc						32.98	<0.01	
49.0±5.5 ^a	25.0±4.1 ^b								
ME	MA	IP					6.99	0.02	
53.0±5.2 ^a	32.0±3.65 ^b	24.0±8.3 ^b							
ME-C	MA-C	ME-Sc	IP-C	IP-Sc	MA-Sc		11.33	<0.01	
64.0±5.1 ^a	59.0±5.1 ^a	41.0±5.3 ^{ab}	24.0±5.57 ^{ab}	23.0±5.4 ^{ab}	12.0±3.4 ^b				
<i>Opuntia streptacantha</i>									
C	Sc						0.24	0.6	
39.75±3.2 ^a	38.0±4.7 ^a								
SA	MA	MO	ME					3.22	0.02
56.5±5.9 ^a	37.5±4.0 ^b	34.0±4.0 ^b	27.5±4.3 ^b						
SA-Sc	SA-C	MA-Sc	MO-C	ME-C	MA-C	MO-Sc	ME-Sc	3.9	0.02
62.0±9.3 ^a	51.0±7.3 ^{ab}	44.0±5.8 ^{ab}	44.0±4.6 ^{ab}	33.0±6.4 ^b	31.0±4.3 ^b	24.0±3.3 ^b	22.0±5.1 ^b		

Different letters at rows indicate differences between treatments and among locality and localities x treatment interaction according to Tukey HSD test. Acronyms used for treatments: Sc, scarified seeds; and C, control seeds. Acronyms used for localities: SA, Santiago, Villa de Arriaga, SLP; ME, La Mesa, Ojuelos, Jalisco; MO, El Molino, Lagos de Moreno, Jalisco; MA, Matancillas, Ojuelos, Jalisco; IP, Ipiña, Ahualulco, San Luis Potosí; JA, Jalostotitlán, Jalisco; and LM, Lagos de Moreno, Jalisco.

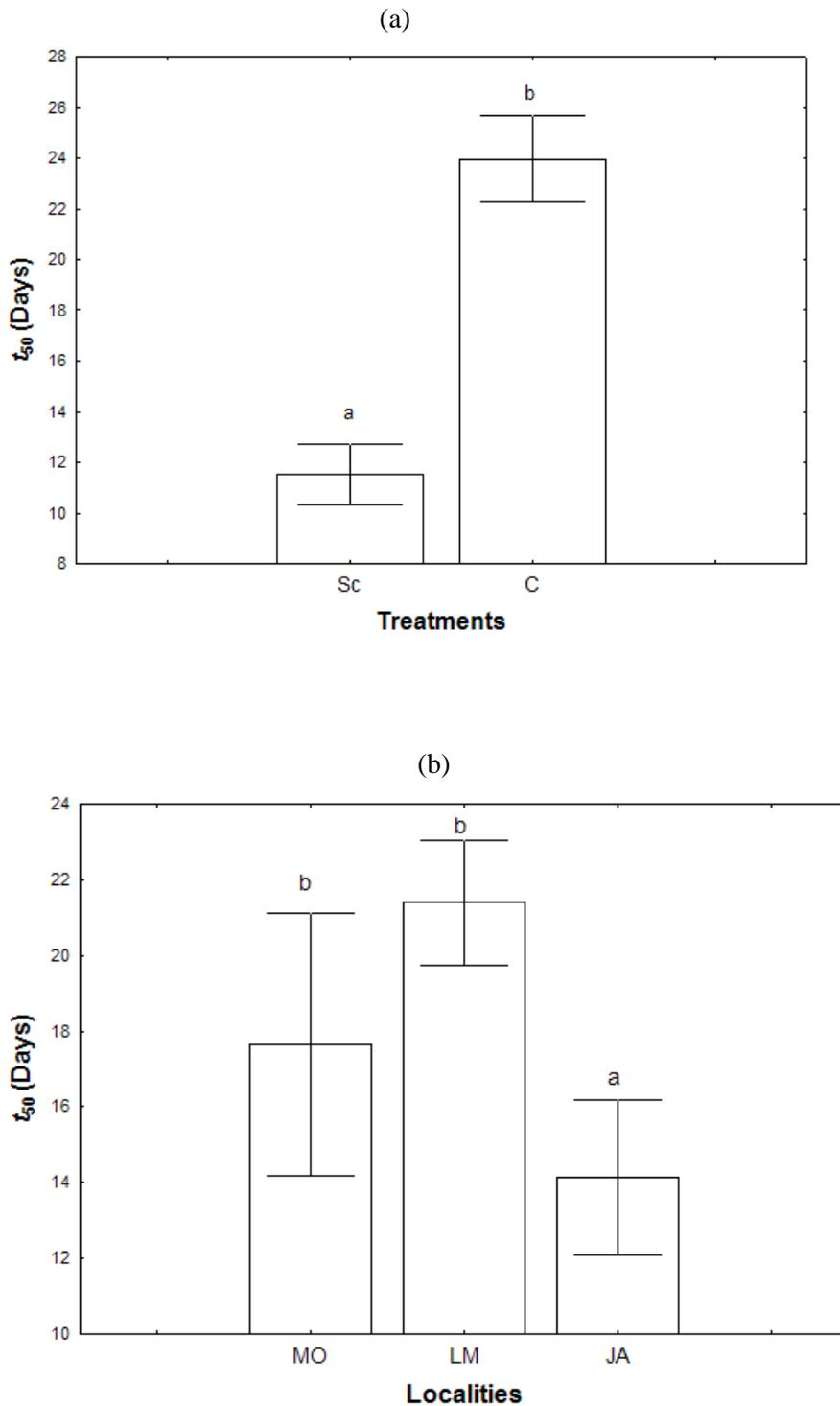


Figure 4.1. Mean (\pm SE) germination rate (t_{50}) for *O. jaliscana*: (a) seed treatments effect (Sc, scarified seeds; and C, control seeds); and (b) collecting sites (El Molino, MO; Lagos de Moreno; LM, and Jalostotitlán, JA). Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between averages according to Tukey HSD test.

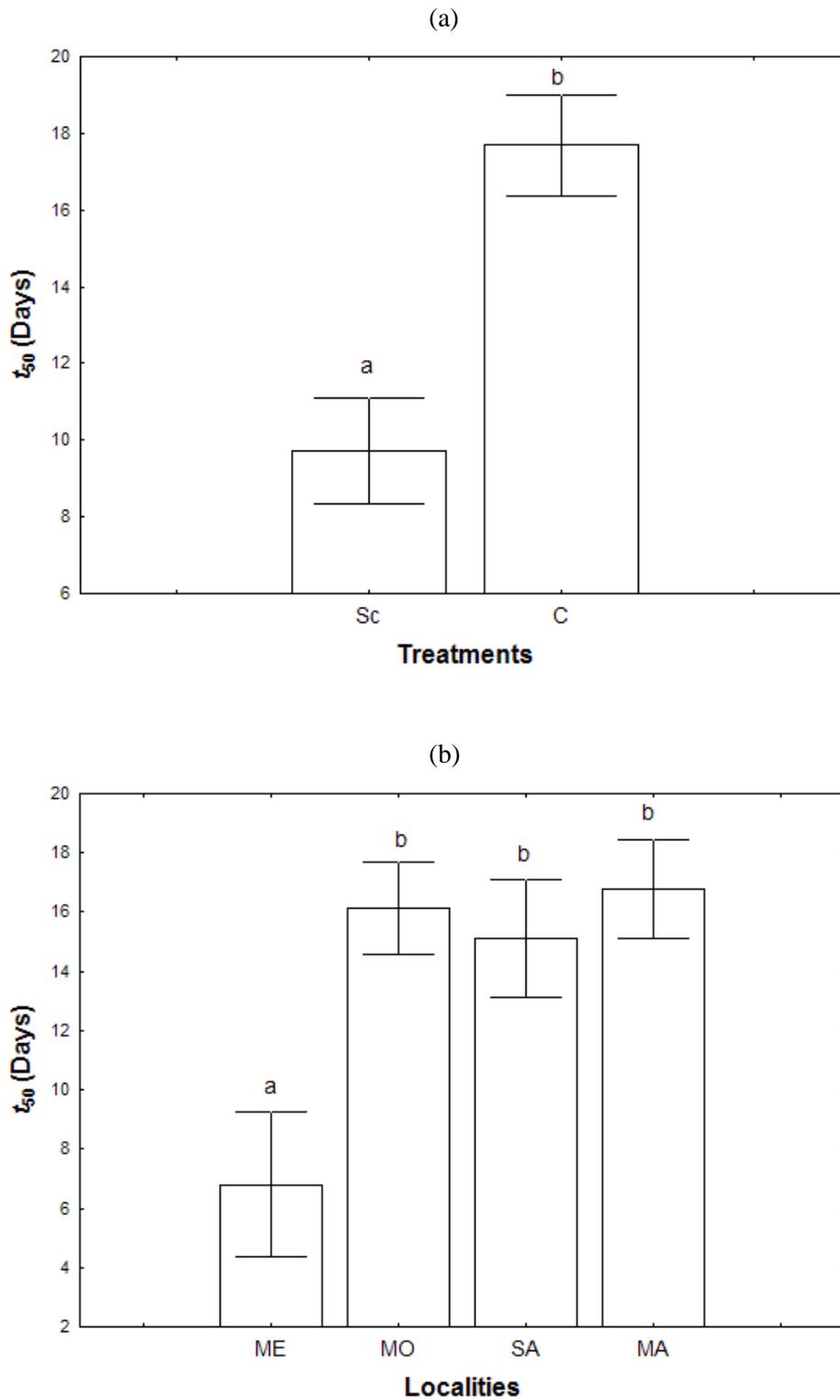


Figure 4.2. Mean (\pm SE) germination rate (t_{50}) for *O. streptacantha* as related to: (a) seed treatments (Sc: scarified seeds, C: control seeds), and (b) collecting sites (La Mesa, ME; El Molino, MO; Santiago, SA, and Matancillas, MA). Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among averages according to Tukey HSD test.

Seeds of *O. streptacantha* were also different ($F=11.74$, $p<0.01$) in hardness by locality. Seeds from ME were harder than those from MA. Seed hardness in *O. robusta* were different by site ($F=30.7$, $p<0.01$). Seeds of MA were harder than those from IP and ME. For *O. rastrera*, seeds from SA were harder ($F=9.23$, $p<0.01$) than those from IP (Table 4.6). For species *O. tomentosa* and *O. leucotricha*, we did not conduct an ANOVA because only one locality was included for each species (Table 4.6).

For *Opuntia robusta*, correlation between seeds hardness and germination was high ($r=0.65$, $p<0.01$), indicating that harder seeds tend to show greater germination percentage (Fig. 4.3), also correlation between seeds hardness and seeds imbibitions was significant ($r=0.3$, $p=0.01$), indicating that the harder seeds tend to imbibe more water. For *O. jaliscana*, a reverse relation was found in the form of negative correlation ($r=-0.65$, $p=0.01$) between hardness and percentage of germinated seeds. This is indicative that seed germination percentage is reduced as hardness increases (Fig. 3).

Seed imbibition

Significant differences were found in seed imbibition by localities in the following species (Table 4.6). In *O. jaliscana*, the seeds from JA imbibed less water than seeds from LM and MO ($F=13.50$, $p<0.01$). Seeds of *O. robusta* from MA imbibed more water than seeds from ME and IP ($F=8.66$, $p<0.01$). In *O. streptacantha*, seeds from the moist zone at ME and MO imbibed less water than those in drier localities MA and SA ($F=13.43$, $p<0.01$). The other species (*O. lasiacantha* and *O. rastrera*) did not show differences (Table 4.6).

Seed mass

For *O. jaliscana*, it was found differences in seed weight between localities ($p < 0.01$, Kruskal–Wallis test). Seeds from MO were heavier than those from JA. Also, there was a negative correlation between seed mass and seed germination ($r = -0.72$, $p < 0.01$).

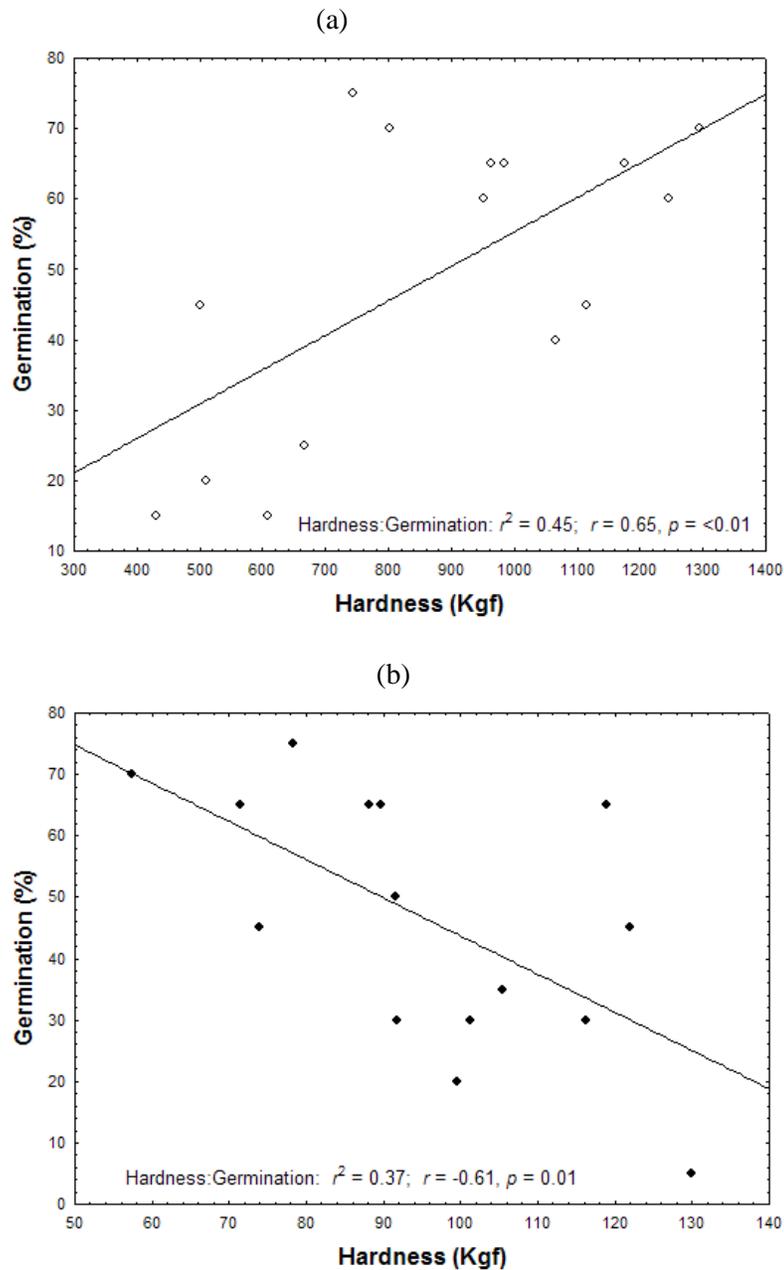


Figure 4.3. Correlation between seed hardness and seed germination for (a) *O. robusta* and (b) *O. jaliscana*

For *O. robusta*, the seeds from MA were heavier than those from IP ($p < 0.01$). In *O. lasiacantha*, the seeds from JA were heavier than seeds from MA ($p < 0.01$). Seeds of *O. streptacantha* from ME had more biomass ($p < 0.01$) than those from MA. Seeds of *O. rastrera* from all localities had similar seed mass ($p > 0.05$; Table 4.6).

Table 4.6. Seed hardness, imbibition rate and biomass (mean \pm SE) of seven *Opuntia* species from different localities.

Species	Locality	Hardness (kgf)	Imbibition rate (mg)	Weight (mg)
<i>O. lasiacantha</i>	MA	76.17 \pm 3 ^a	1.7 \pm 0.05 ^a	8.9 \pm 0.27 ^b
	JA	61.5 \pm 2.1 ^b	1.6 \pm 0.03 ^a	10.5 \pm 0.24 ^a
<i>O. rastrera</i>	IP	96.9 \pm 6.7 ^b	2.66 \pm 0.14 ^a	20 \pm 3 ^a
	SA	119.1 \pm 4.6 ^a	2.75 \pm 0.16 ^a	16 \pm 4 ^a
<i>O. robusta</i>	IP	64.7 \pm 4.6 ^c	3.16 \pm 0.12 ^b	13 \pm 4 ^b
	MA	109.2 \pm 5.9 ^a	3.94 \pm 0.13 ^a	18 \pm 0.6 ^a
	ME	94.7 \pm 2.8 ^b	3.23 \pm 0.16 ^b	13 \pm 0.5 ^b
<i>O. streptacantha</i>	MA	78.6 \pm 3.05 ^c	2.6 \pm 0.05 ^{ab}	10 \pm 0.26 ^c
	ME	103.5 \pm 2.9 ^a	2.14 \pm 0.09 ^c	15 \pm 0.5 ^a
	MO	94.7 \pm 2.4 ^{ab}	2.3 \pm 0.06 ^{bc}	11 \pm 0.27 ^c
	SA	85.7 \pm 3.4 ^{bc}	2.65 \pm 0.06 ^a	12.5 \pm 0.21 ^b
<i>O. jaliscana</i>	JA	78.9 \pm 2.3 ^c	2.2 \pm 0.1 ^b	13 \pm 2.6 ^b
	LM	93.8 \pm 3.1 ^b	2.7 \pm 0.06 ^a	16 \pm 0.4 ^a
	MO	104.58 \pm 2.8 ^a	3.0 \pm 0.08 ^a	16 \pm 0.3 ^a
<i>O. tomentosa</i>	MO	103.66 \pm 3.27	2.46 \pm 0.12	16.56 \pm 0.29
<i>O. leucotricha</i>	MA	57.3 \pm 2.8	1.8 \pm 0.05	9.5 \pm 0.27

Different letters within species indicate locality differences, according to the Tukey HSD test. *SA, Santiago, Villa de Arriaga, SLP; ME, La Mesa, Ojuelos, Jalisco; MO, El Molino, Lagos de Moreno, Jalisco; MA, Matancillas, Ojuelos, Jalisco; IP, Ipiña, Aqualulco, San Luis Potosí; JA, Jalostotitlán, Jalisco; and LM, Lagos de Moreno, Jalisco.

Polyembryony

We found low percentages of polyembryony in four of the seven species studied with no differences ($p > 0.05$) among them. *O. lasiacantha* from MA had 20.2 \pm 7.33% polyembryonic seeds and the same species from JA had 2.9 \pm 2.9%; *O. robusta* from MA had 20.7 \pm 7.6 %, from ME had 8.5 \pm 4.3 % and from IP had 7.0 \pm 4.7 %; *O. jaliscana* from LM had 16.9 \pm 6.9 %

and from JA had 10.5 ± 5.43 %, and *O. streptacantha* from SA had 11.2 ± 3.5 % and from MA had 6.14 ± 1.93 %.

Discussion

Higher seed germination is usually associated to higher seed viability (TeKrony *et al.*, 1980). However, although most of the studied species had medium–high seed viability (56–100%) they also showed seed dormancy. We found interesting results, which are very helpful to answer several questions about *Opuntia* seed germination:

Are habitat variations related to germination differences among Opuntia species or even among populations of Opuntia species?

Seed dormancy is a very common adaptive plant strategy in unpredictable and harsh environments, such as those of arid and semiarid zones (Jurado and Moles, 2003; Jurado and Flores, 2005). We hypothesized that *Opuntia* seed germination is lower and slower in drier than in humidity zones. This was confirmed for *Opuntia robusta* and *O. jaliscana*, where seeds from moisture localities had higher germination than those from a drier locality. However, we found contrary results for *O. lasiacantha* and *O. streptacantha*. Thus, there is no general pattern for the studied species. Our results indicate that there are differences in *Opuntia* species in seed germination, as well as differences in germination rate, seed imbibition, seed mass, seed hardness, and polyembryony.

What are the Opuntia dormancy types?

All the studied species showed seed dormancy (seed germination <70%; Flores and Jurado, 2006). We reject the hypothesis that *Opuntia* seeds have physical dormancy (Reyes *et al.*, 2005, Olvera–Carrillo *et al.*, 2003), since seeds from all studied species showed

imbibition. However, although all seeds were imbibed, scarification treatment did not break seed dormancy (although promoted faster germination), and non-scarified seeds germinated more than the scarified seeds.

Is seed hardness related to seed germination or habitat?

It has been suggested that seed coat (testa) functions as regulator in imbibition (Souza and Marcos-Filho, 2001), and that a rapid and high percentage of germination is associated with a thin testa (Maiti *et al.*, 1994). In fact, high testa hardness has been associated with low germination in *Opuntia* species (Stuppy, 2002). These results agree for *O. jaliscana*, but not for *O. robusta* where harder seeds had higher seed germination, which might be explained based on the porosity of the seed coat, because we also found a positive correlation between seed imbibition and seed hardness. We speculate that this behaviour is explained considering that well developed embryos might break hard testas. In these habitats hard seed testas are needed for their establishment in harsh environments and aggressive dispersers (Janzen, 1986). There was no correlation between testa hardness and seed germination for *O. streptacantha*, *O. lasiacantha* and *O. rastrera*. Seed hardness was not affected by the habitat (locality), contrary to findings for other species (Meyer and Monsen, 1991).

Are seed mass related to seed germination or habitat type?

It is considered that variation in seed mass is a critical trait in seed dispersal and seedling establishment (Hendrix *et al.*, 1991), and that it is determined by both genetic of the species and environmental conditions (Winn and Werner, 1987). We found differences in seed mass among and inside species. We found a negative correlation between seed mass and seed germination, but just in *O. jaliscana*. Seeds of *O. jaliscana* were heavier in the dryer site than

in the moist site, but in *O. robusta*, *O. lasiacantha* and *O. streptacantha* an opposite pattern was observed. These findings may indicate that *Opuntia* seeds from harsh environments are lighter.

Do Opuntia seeds show polyembryony? If so, are differences in polyembryony bound to species and/or aridity habitat?

We found polyembryony in four *Opuntia* species (*O. jaliscana*, *O. lasiacantha*, *O. streptacantha*, and *O. robusta*). Polyembryony appears to be more frequent in *Opuntia* seeds from dry sites. It could also be related with minimal temperature variation, particularly in the locality of Matancillas, which have the lowest minimum temperatures (2°C) in the studied gradient, and here we found higher polyembryony percentage. This is in agreement with Batygina and Vinogradova (2007), who suggested that, high or low temperatures as well as changes in environmental conditions and low and high humidity could induce polyembryony.

Conclusions

All the studied *Opuntia* species had seed dormancy, nevertheless the seeds of all the species were imbibed, and therefore scarification treatment did not break seed dormancy. The scarification promoted faster seed germination. These results indicate that seeds from wetter localities had higher germination capability than those from a drier locality, and especially this was observed for *O. robusta* and *O. jaliscana*. However, opposite results were observed for *O. lasiacantha* and *O. streptacantha*. Testa hardness was negatively correlated with seed germination for *O. jaliscana* and positively for *O. robusta*. It was found differences in seed mass within species. The seeds were heavier in wetter than in drier areas. It was identified negative correlation between seed mass and seed germination in *O. jaliscana*, but not in other

species. In *Opuntia jaliscana*, *O. lasiacantha*, *O. streptacantha*, and *O. robusta*, polyembryony was found and this suggested that it is most frequent in drier than in wetter sites.

References

- Aguilar, E.A. 2003. Caracterización de la semilla de 403 variantes de nopal (*Opuntia spp.*) y sus implicaciones agroindustriales. Tesis de Licenciatura., Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, México. 68 pp.
- Altare, M., S. Trione, J.C. Guevara, and M. Cony. 2006. Stimulation and Promotion of Germination in *Opuntia ficus-indica* seeds. Journal of Professional Association for Cactus Development 8: 91–100.
- Archibald, E.E.A. 1939. The development of the ovule and seeds of jointed cactus (*Opuntia aurantiaca*). South African Journal of Science 36: 195–211.
- Baskin, J.M., and C.C. Baskin. 2004. A classification system for seed dormancy. Seed Science Research 14: 1–16.
- Batygina, T.B., and G.Y. Vinogradova. 2007. Phenomenon of polyembryony. Genetic heterogeneity of seeds. Russian Journal of Developmental Biology 38: 126–151.
- Carneiro, V.T, D.M. Dusi, and J.P. Ortiz. 2006. Apomixis: Occurrence, Applications and Improvements, pp. 564-571 In: da Silva, J.A.T. (ed.). Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology I. Global Science Books Ltd., UK.
- de la Barrera, E., and P.S Nobel. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. Journal of Arid Environments 53: 297–306.
- Delgado–Sánchez, P., M.A. Ortega–Amaro, J.F. Jimenez–Bremont, and J. Flores. In press. Are fungi important for breaking seed dormancy in desert species? Experimental evidence in *Opuntia streptacantha* (Cactaceae). Plant Biology.
- Delgado–Sánchez, P., M.A. Ortega–Amaro, A.A. Rodríguez–Hernández, J.F. Jiménez–Bremont, and J. Flores. 2010. Further evidence from the effect of fungi on breaking *Opuntia* seed dormancy. Plant Signaling & Behavior 5: 1229–1230.
- Ellis, R.H., and E.H. Roberts. 1978. Towards a rational basis for testing seed quality. pp. 605–636. In: Hebblethwaite P. D. (Ed.). Seed Production. Butterworth, London.
- Eriksson, O. 1993. Dynamics of genets in clonal plants. Trends in Ecology and Evolution 8: 313–316.
- Flores, J., and E. Jurado. 2003. Are nurse–protégé interactions more common among plants from arid environments? Journal of Vegetation Science 14: 911–916.
- Flores, J., A. Arredondo, and E. Jurado. 2005. Comparative seed germination in species of *Turbinicarpus*: An endangered cacti genus. Natural Areas Journal 25: 183–187.

- Flores, J., E. Jurado, and A. Arredondo. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, México. *Seed Science Research* 16: 149–155.
- Flores, J., E. Jurado, and J.F. Jiménez–Bremont. 2008. Breaking seed dormancy in specially protected *Turbinicarpus lophophoroides* and *Turbinicarpus pseudopectinatus* (Cactaceae). *Plant Species Biology* 23: 43–46.
- Flores, J., E. Jurado, L. Chapa–Vargas, A. Ceroni–Stuva, P. Dávila–Aranda, G. Galíndez, D. Gurvich, P. León–Lobos, C. Ordóñez, P. Ortega–Baes, N. Ramírez–Bullón, A. Sandoval, C.E. Seal, T. Ulian, and H.W. Pritchard. 2010. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti species. *Environmental and Experimental Botany*. In press.
- Flores–Flores, J.L., and R.I. Yeaton. 2000. La importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el Altiplano Mexicano. *Interciencia* 25: 365–371.
- Ganong, W.F. 1898. Upon polyembryony and its morphology in *Opuntia vulgaris*. *Botanical Gazette* 25: 221–228.
- Giménez–Benavides, L., A. Escudero, and F. Pérez–García. 2005. Seed germination of high mountain Mediterranean species: altitudinal, interpopulation and interannual variability. *Ecology Research* 20: 433–444.
- Gonzalez–Espinoza, M., and P.F. Quintana–Ascencio. 1986. Seed predation and dispersal in a dominant plant: *Opuntia*, ants, birds, and mammals. pp. 273–284. In: Estrada, A. & Flemming, T. H. (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plant*. Academic Press, London.
- Hendrix, S.D., Nielsen, E., Nielsen T., and Schutt. 1991. Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytologist* 119: 299–305.
- Janzen, D.H. 1986. Chihuahuan desert nopaleras: Defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 595–636.
- Jurado, E., and A. Moles. 2003. Germination Deferment Strategies. pp. 381–388, In: Nicolas, G., N. K. J. Bradford, D. Come, and H. W. Pritchard (eds.). *The Biology of Seeds: Recent Research Advances*. CAB international. Wallingford, UK.
- Jurado, E., and Flores J. 2005. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? *Journal of Vegetation Science* 16: 559–564.
- Lemos, J.P., M.F. Goulart, and M.B. Lovato. 2008. Populational approach in ecophysiological studies: The case of *Plathymenia reticulata*, a tree from Cerrado and Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 205–216.
- Luzuriaga, A.L, Escudero A, Olano J.M., and J. Loidi. 2005. Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Acta Oecologica* 27: 57–66.
- Maiti, R.K., J.L. Hernández–Piñero, and M. Valdéz–Marroquín. 1994. Seed ultrastructure and germination of some species of *Cactaceae*. *Phyton* 55: 97–105.

- Mandujano, M.C., J. Golubov, and C. Montaña. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 36: 259–266.
- Mandujano, M.C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov, and Flores–Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82: 344–359.
- Mendes–Rodrigues, C., R. Carmo–Oliveira, and P.E. Oliveira. 2004. Embrionia adventícia e apomixia em Bombacaceae. pp. 35–46. In: Carneiro, V.T.C., and Dusi D.M.A. (eds.) *Clonagem de Plantas por Sementes: Estratégias de Estudo da Apomixia*. Vol.1. Brasília–DF Brazil Embrapa.
- Meyer, S.E., and S.B. Monsen. 1991. Habitat–correlated variation in mountain big sagebrush (*Artemisia tridentata* ssp. *vaseyana*) seed germination patterns. *Ecology* 72: 739–742.
- Miranda, F., and E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29–179.
- Mondragón–Jacobó, C. and E. Pimienta–Barrios. 1995. Propagation. pp. 64–70. In: Barbera, G., P. Inglese, and E. Pimienta–Barrios (eds.). *Agro–ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*. FAO International Technical Cooperation Network on Cactus Pear, Italy. 216 pp.
- Ochoa–Alfaro, A. E., C.O. Silva–Ortega, A. Becerra–Flora, J. Flores–Rivas, and J. F. Jiménez–Bremont. 2008. Effect of salt stress, proline, and polyamines on seed germination of *Opuntia streptacantha*. *Journal of Professional Association for Cactus Development* 10: 56–70.
- Olvera–Carrillo, Y., J. Márquez–Guzmán, V.L. Barradas, M.E. Sánchez–Coronado, and A. Orozco–Segovia. 2003. Germination of the hard seeds of *Opuntia tomentosa* S. D., a cactus from the Mexico Valley. *Journal of Arid Environments* 55: 29–42.
- Orozco–Segovia, A., J. Márquez–Guzmán, M.E. Sánchez–Coronado, A. Gamboa de Buen, J.M. Baskin, and C.C. Baskin. 2007. Seed anatomy and water uptake in relation to seed dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). *Annals of Botany* 99: 581–592.
- Reyes–Agüero, J.A., J.R. Aguirre, and A. Valiente–Banuet. 2005. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments* 64: 549–585.
- Reyes–Agüero, J.A., J.R. Aguirre, and A. Valiente–Banuet. 2005. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments* 64: 549–585.
- Rojas–Aréchiga, M., and C. Vázquez–Yañes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44: 85–104.
- Rzedowski, J. 1957. Vegetación de las partes áridas de los estados de San Luis Potosí y Zacatecas. *Resúmenes de la Sociedad Mexicana de la Historia Natural* 18: 49–101.
- Rzedowski, J. 1966. Vegetación del estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* 5: 5–291.
- Rzedowski, J., and R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions of the University of Michigan Herbarium* 9: 1–123.

- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F. 431 pp.
- Sánchez, S.B.H., M.E. García, T. Terrazas, and O.A. Reyes. 2005. Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 50: 4–14.
- SAS/Institute. 1999. SAS/STAT User's guide version 8. Cary, N.C.: SAS Institute Inc.
- Sokal, R.R., and F.J. Rohlf. 1995. Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. New York: W.H. Freeman and Company. 887 pp.
- Souza, D.F.H., and J. Marcos-Filho. 2001. The seed coat as a modulator of see–environmental relationships in Fabaceae. *Revista Brasileira de Sementes* 4: 365–375.
- Stuppy, W. 2002. Seed characters and the generic classification of the Opuntioideae (Cactaceae). pp. 25–58. In: Hunt, D., and N. Taylor (Eds.). *Studies in the Opuntioideae*. David Hunt, The Manse and Chape Lave, Sherborne.
- TeKrony, D.M., D.B. Egli, and A.D. Phillips. 1980. Effect of field weathering on the viability and vigor of soybean seed. *Agronomy Journal* 72: 749–753.
- Vázquez-Yañes, C., and A. Orozco-Segovia. 1996. Physiological Ecology of Seed Dormancy and Longevity in the Tropical Rain Forest. pp. 535–554. In: Mulkey, S., R.L. Chazdon, and A.P. Smith (eds). *Physiological Ecology of Tropical Forests*. Chapman & Hall.
- Vélez-Gutiérrez, C, and B. Rodríguez-Garay. 1996. Microscopic analysis of polyembryony in *Opuntia ficus-indica* *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 1: 39–48.
- Venable, D.L., and J.S. Brown. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131: 360–384.
- Winn, A.A., and P.A. Werner. 1987. Regulation of seed yield within and among population of *Prunella vulgaris*. *Ecology* 68: 1224–1233.
- Yaklich, R.W., and M.M. Kulik. 1979. Evaluation of vigor in soybean seeds: Influence of date of planting and soil type on emergence, stand, and yield. *Crop Science* 19: 242–246.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. New Jersey, USA. 663 pp.

Discusión General

Las comunidades de este estudio se encuentran en la región Centro-Occidente de México, donde las condiciones climáticas y la altitud forman un gradiente climático en sentido noreste-suroeste. Las diferencias entre comunidades son más evidentes cuando se abordan áreas de estudio grandes, donde condiciones contrastantes en el tipo de clima, la elevación, la exposición, entre otros, forman gradientes ambientales. Las comunidades a lo largo del gradiente mostraron diferencias en el grados de desarrollo, debido a que las condiciones ambientales varían a través del mismo, lo que permite observar zonas de traslape en la distribución de las especies (Whittaker, 1967).

La abundancia es un atributo esencial para tratar de definir las reglas de ensamblaje entre las especies de una comunidad. Está sustentada en que las especies interactúan unas con otras, esto provoca la disminución o el incremento en su abundancia y diferencias en su estructura (Clements, 1916; Wilson *et al.*, 2000). La organización de las comunidades vegetales se debe en parte a las relaciones bióticas entre especies (Callaway y Walker, 1997). Los patrones de abundancia de muchas especies revelaron relaciones positivas o negativas con la abundancia de otras especies, esto es un indicio de mecanismos de facilitación y competencia, lo cual es esperado en la disminución o incremento en la abundancia de otros individuos (Diamond, 1975; Callaway, 1995). En este estudio se demostraron interacciones de facilitación y competencia en diferentes sitios. Además, se evidenciaron las fases de desarrollo en que se encuentran las especies que interactúan. En La Mesa se encontraron el mayor número de especies en interacciones, de facilitación entre una especie temprana (*Mimosa biuncifera*) y una intermedia (*Acacia schaffneri*), una especie temprana (*M. biuncifera*) y una tardía (*Opuntia streptacantha*), y una especie intermedia (*A. schaffneri*) y una tardía (*Opuntia*

streptacantha). En Jalostotitlán se encontraron interacciones de competencia entre una especie temprana (*A. farnesiana*) y una intermedia (*M. monancistra*), interacciones de facilitación entre una especie temprana (*A. farnesiana*) y una tardía (*O. lassiacantha*). El reemplazo de especies tempranas o intermedias con especies de la fase tardía, se trataría de un clímax cíclico. Este comportamiento evidencia un patrón de perturbación crónica que propicia un comportamiento cíclico (Watt, 1947). El reemplazo entre especies de la fase temprana o intermedia, indica que se trata de un clímax sucesional o multiestadios (Sutherland, 1974).

La variación en el reemplazamiento de especies en el gradiente se observó con mayor claridad en el análisis de ordenación, donde se muestra que la composición de especies y su abundancia difieren entre los sitios extremos. En ambos se encontraron estados de equilibrio y de no-equilibrio sobrepuestos (Clements, 1916; Gleason, 1926; May, 1984). Las curvas rango-abundancia o curva de dominancia-diversidad, permitieron conocer el estado de sucesión en cada sitio (Whittaker, 1970). Jalostotitlán y El Ojuelo se encuentran en la fase madura de la sucesión, lo anterior se evidencia en curvas con pendientes suaves (vara partida), características de comunidades ricas en recursos, con mayor uniformidad. En este sitio se encontró la mayor uniformidad en la abundancia relativa. Las comunidades Las Huertitas, La Mesa y Santiago, encuentran en la fase temprana de la sucesión, lo anterior se evidencia en curvas con pendientes bruscas o muy pronunciadas del tipo geométrico, características de comunidades pobres, estas curvas indican que hay una gran dominancia de ciertas especies dentro de la comunidad y por lo tanto una baja diversidad (Magurran, 2004).

En el gradiente en estudio se evidenciaron interacciones de facilitación y competencia, además se determinó su importancia en la dinámica de algunas poblaciones. La hipótesis general indica que la competencia actúa simultáneamente con la facilitación y el balance neto entre ambas interacciones depende básicamente de la severidad de las condiciones físicas

(Holzapfel y Mahall 1999; Maestre *et al.*, 2003) y del ciclo de vida de las especies (Yeaton, 1978; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Flores y Yeaton, 2000; Rousset y Lepart, 2000). Entonces en el gradiente de estudio es de esperarse que las interacciones de facilitación sean más intensas e importantes entre las especies de la zona con condiciones xéricas (Santiago), que entre las especies de la zona métrica (Jalostotitlán).

Los factores que causan las interacciones entre nodrizas y protegidas en los ambientes áridos y semiáridos son: la protección contra las altas radiaciones y oscilaciones extremas de temperatura, el aumento de la humedad, el incremento de la fertilidad, entre otros (Flores *et al.*, 2004). Por otra parte, en el desierto Chihuahuense se demostró que en dichas interacciones participan especies tempranas, generalmente leguminosas, que funcionan como nodrizas y especies tardías generalmente cactáceas, que funcionan como protegidas (Yeaton, 1978; Flores y Yeaton, 2000).

Las primeras muestran adaptación a los espacios abiertos y las segundas a los espacios sombreados, lo que incide en su desempeño fisiológico y morfológico, por ejemplo en la tasa de crecimiento relativo (RGR) y sus componentes (LAR y NAR), y la capacidad fotosintética. Conocer la respuesta de dichas especies a los factores abióticos relacionados con el mecanismo de facilitación es de vital importancia para que se establezcan dichas interacciones.

Las especies tempranas generalmente muestran crecimiento más rápido que las especies tardías (Lambers, *et al.*, 1998). En este trabajo las leñosas tuvieron tasas de crecimiento relativo menores que las suculentas. Este resultado es contrario con la hipótesis que plantea que las especies de hábitats con recursos limitados como las cactáceas son generalmente consideradas como tolerantes al estrés (*sensu* Grime, 1975) y muestran RGR más bajas que las especies de rápidos crecimiento (pioneras) (Chapin *et al.*, 1993; Lambers y Poorter, 1992).

Las suculentas mostraron mayor crecimiento en luz baja, en suelo con fertilidad alta y suelo con humedad alta que las leñosas. La mayor disponibilidad de agua (Callaway, 1995) y los nutrientes (García-Moya y Mckell, 1970) son factores que se presentan bajo el dosel de nodrizas (Flores y Jurado, 2003) y favorecen el crecimiento de protegidas. Se esperaba que las suculentas mostraran altas tasas de crecimiento relativo en luz baja, sin embargo, crecieron más en la intensidad de radiación mayor, por lo que puede considerarse que la acción benéfica de la sombra por la cobertura, sólo es temporal, cuando en las condiciones abiertas hay déficit de humedad o de nutrientes (Ruedas *et al.*, 2000; Martínez-Berdeja y Varverde, 2008).

El análisis de los componentes de RGR, el cociente del área fotosintética (LAR) y la tasa de asimilación neta (NAR), fue muy importante para caracterizar las especies como nodrizas o protegidas. Las suculentas mostraron mayor LAR que las leñosas, lo que es considerado como una adaptación que aumenta las probabilidades de sobrevivir en ambientes con poca luz (Hoffmann y Franco, 2003) como ocurre bajo el dosel de nodrizas.

Las leñosas mostraron valores de NAR hasta dos veces mayores que las suculentas, estas son características de especies intolerantes a la sombra (Pons, 1977; Souza y Válio, 2003; Montgomery, 2004). Se encontró que en todos los niveles de estudio y para todas las especies, RGR se correlacionó más fuertemente con la tasa de asimilación neta (NAR), y en menor medida con LAR. Al contrario de lo que se esperaba las leñosas mostraron menor eficiencia cuántica actual que las suculentas, aunque las primeras presentaron mayor tasa de transporte de electrones (ETR). Otra evidencia de las preferencias de las especies para su establecimiento se encontró en la estructura de tamaños, donde las leñosas presentaron poblaciones con forma de campana, característica de especies pioneras heliófilas, mientras que la suculentas presentaron poblaciones en forma de J invertida, característica de especies adaptadas a la sombra (Rollet, 1980).

En conjunto, estos resultados sugieren que en el gradiente estudiado, las especies leñosas mostraron mayores atributos de especies que crecen en espacios abiertos (nodrizas), mientras que las especies suculentas, aunque crecieron más en condiciones de alta radiación, también mostraron atributos de especies adaptadas a la sombra (protegidas). Esto indica que la hipótesis de que hay atributos fisiológicos asociados a plantas nodrizas y protegidas no es del todo concluyente.

Otra hipótesis plantea, que en los gradientes de aridez, la intensidad de las interacciones de facilitación cambia con la mayor disponibilidad de recursos, es decir son contexto dependiente (Greenlee y Callaway, 1996; Ibañez y Schupp, 2000). Por otra parte, en las interacciones de facilitación, los micrositios de establecimiento para las plántulas son vitales para su supervivencia, crecimiento (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Martínez-Berdeja y Valverde, 2007; Miquelajauregui y Valverde, 2010), y metabolismo fotosintético (Nobel, 1988).

En el gradiente de estudio, el sitio con condiciones semiáridas (Jalostotitlán) cayó 15% menos lluvia que el sitio árido (Santiago). Las condiciones ambientales en los micrositios variaron en relación con la época del año y la especie de nodriza. Los resultados mostraron que a pesar hubo diferencias en la disponibilidad de humedad en ambos sitios, no afectó la supervivencia de las plántulas de *Opuntia* spp. Sin embargo, si repercutió en el crecimiento, las plántulas en el sitio árido crecieron más que las del sitio semiárido. La acumulación de ácidos orgánicos fue influenciada por las características de los micrositio.

Las condiciones ambientales entre hábitats pueden variar entre años lo que sugiere que el papel del nodrizaje durante el establecimiento de las plántulas de *Opuntia* es complejo y está fuertemente influenciado por las condiciones ambientales prevalecientes. Las nodrizas ejercen una influencia crucial positiva cuando en las condiciones locales se presenta la sequía.

En sitios donde hay condiciones de mayor humedad que las normales los espacios abiertos puede proveer mejores condiciones de microhábitat.

Asimismo, en el establecimiento de las plántulas, la germinación está limitada por procesos a nivel de comunidad, especialmente en ambientes con estrés (Flores y Jurado, 2003) y la reproducción sexual podría actuar como cuello de botella, si las semillas muestran porcentajes bajos de viabilidad o algún tipo de latencia (Mandujano, *et al.*, 1996; Baskin y Baskin, 2004). Estos procesos influyen en la distribución espacial y temporal de las poblaciones, así como también en la dinámica y estructura de las comunidades (Venable and Brown, 1998). En el gradiente de estudio, se localizaron individuos de *Opuntia* de la misma especie, con diferencias en su abundancia, que podrían ser explicadas por adaptaciones al hábitat.

Se encontraron diferencias interespecíficas e intraespecíficas en los atributos de las semillas. *O. jaliscana* y *O. robusta*, mostraron mayor germinación en hábitats con mayor humedad que en los de menos humedad. Todas las especies mostraron altas tasas de imbibición, por lo que se rechazó la hipótesis de que todas las especies de *Opuntia* muestran latencia física (Reyes *et al.*, 2005, Olvera–Carrillo *et al.*, 2003). La escarificación mecánica no rompió la latencia, pero promovió una germinación más rápida. La masa de las semillas es considerada una característica crítica en la dispersión y establecimiento de plántulas (Hendrix *et al.*, 1991). Los resultados en este trabajo muestran evidencias de que las semillas de ambientes más áridos son menos pesadas y presentan mayor poliembrionía (Batygina y Vinogradova, 2007).

Bibliografía citada

- Baskin, J.M., and C.C. Baskin. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14: 1–16.
- Batygina, T.B., and G.Y. Vinogradova. 2007. Phenomenon of polyembryony. Genetic heterogeneity of seeds. *Russian Journal of Developmental Biology* 38: 126–151.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 6: 306-348.
- Callaway, R.M., and L.R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958–1965.
- Chapin, F. S., III, K. Autumn, and F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* **142**:S78–S92.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession*. Carnegie Inst. Washington Pub. 242. 512 pp.
- Diamond, J.M. 1975. *Assembly of species communities*. En: Flores, F.J.L. 2002. *Dinámica de la vegetación en el sur del desierto Chihuahuense*. Tesis de doctorado. Colegio de Postgraduados. Instituto de Recursos Naturales. Montecillos, Texcoco, Edo. de México. 174 pp.
- Flores J, and E., Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *J. Veg. Sci.* 14: 911-916.
- Flores, F.J and R.I., Yeaton. 2000. La Importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el Altiplano Mexicano. *Interciencia* 25: 365-371.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 53:1-20.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet, and A. Rojas-Martínez 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*, 83(9):2617-2629
- Greenlee, J.T., and R.M. Callaway. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *American Naturalist* 148:386–396.
- Grime, J.P. and R. Hunt. 1975. Relative growth-rate; its range and adaptative significance in a local flora. *Journal of Ecology*, 63:393-422.
- Hendrix, S.D., Nielsen, E., Nielsen T., and Schutt. 1991. Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytologist* 119: 299–305.

- Hoffmann WA, Franco AC (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *J Ecol* 91:475–484
- Holzappel, C. and B. E., Mahall. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology* 80, 5:1747-1761.
- Ibañez, I.E., and W., Schupp. 2001. Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedling survival *Oecologia* 129:543–550.
- Lambers, H.F., Chapin III and T. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. New York. pp.540.
- Lázaro, R., Rodrigo, F.S., Gutiérrez Carretero, L., Domingo, F. y Puigdefábregas, J. 2001. Analysis of a 30-year rainfall record (1967–1997) in semi-arid SE Spain for implications on vegetation. *Journal of Arid Environments* 48: 373–395.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing Science Ltd. USA. 21 pp.
- Maestre, F.T; S. Bautista, and J. Cortina. 2003. Positive, negative, and net effects in grass–shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 12: 3186–3197.
- Mandujano, M.C., C. Montaña, and L. Eguiarte. 1996. Reproductive Ecology And Inbreeding Depression in *Opuntia rastrera* (CACTACEAE) In: *The Chihuahua Desert: Why Are Sexually Derived Recruitments So Rare*. *American Journal Botany* 83(1):63-70.
- Martínez-Berdeja, A.T. Varverde. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanisms behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments* 72: 1766-1774.
- May, R.M. 1984. An overview: real and apparent patterns in community structure. In: Strong, D.R., D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (eds) *Ecological communities, conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA. 1-6 pp.
- Miquelajauregui, Y. and T., Valverde. 2010. Survival and early growth of two congeneric cacti differ in their level rarity. *Journal of Arid Environments* 1-8.
- Montgomery, R. 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology* 24: 155-167.
- Nobel, P.S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press. New York, USA.

- Olvera-Carrillo, Y., J. Márquez-Guzmán, V.L. Barradas, M.E. Sánchez-Coronado, and A. Orozco-Segovia. 2003. Germination of the hard seeds of *Opuntia tomentosa* S. D., a cactus from the Mexico Valley. *Journal of Arid Environments* 55: 29-42.
- Pons T.L. 1977. An ecophysiological study in the field layer of ash coppice. II. Experiments with *Geum urbanum* and *Cirsium palustre* in different light intensities. *Acta Botanica Neerlandica* 26: 29-42.
- Reyes-Agüero, J.A.; J.R. Aguirre Rivera y J.L., Flores Flores. Variación morfológica de opuntia (cactaceae) en relación con su domesticación en la altiplanicie meridional de México. *Interciencia* 30, 8:476-484.
- Rollet, B. 1980. El bosque tropical y la biosfera, p. 36-67. *In* Unesco/PNUMA/FAO (eds.). Ecosistemas de bosques tropicales: informe sobre el estado de conocimientos. Unesco-CIFCA, París, Francia.
- Rousset, O. and J., Lepart. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88:401-412.
- Ruedas, M.; T. Valverde y S.C. Argüero. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactáceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66:25-35.
- Souza, R.P., and I.F.M., Válio. 2003. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Revista Brasileira. de Botânica* 26, 1:35-47.
- Sutherland, J.P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *American Naturalist* 108:859-873.
- Valiente-Banuet, A.; F. Vite & J.A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2, 11-14.
- Venable, D.L., and J.S. Brown. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131: 360-384.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22.
- Whittaker, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biology Review* 49:207-264.
- Whittaker, R.H. 1970. *Communities and ecosystems*. The Macmillan Company. New York, USA. 158 p.
- Wilson, J.B., J.B. Steel, J.E. Newman and W.M. King. 2000. Quantitative aspects of community structure examined in semi-arid grassland. *Journal of Ecology* 88:749-756.

Yeaton ,R.I.1978. Acyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 65: 651-656.

ANEXO

Listado de especies colectadas en los cinco sitios del gradiente, J: Jalostotitlán, O: El Ojuelo, N: Las Huertitas, M: La Mesa y S: Santiago. Forma de vida H: hierba, A: árbol, Ar: arbustiva, Ra: Rastrera, S: Sufrútice, Ro: Rosetófila.

Familia	Nombre Científico	Forma de vida	Acrónimo	J	O	H	M	S
Acanthaceae	<i>Dicliptera peduncularis</i> Nees	H	Dipe	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Dicliptera resupinata</i> (Vahl) Juss.	H	Dire		✓			
Adiantaceae	<i>Cheilanthes</i> sp.	H	Chei	✓				
Agavaceae	<i>Agave salmiana</i> Otto ex Salm-Dick							
Anacardiaceae	<i>Echinus molle</i> L.	A	Ecmo				✓	✓
Amaranthaceae	<i>Amaranthus hybridus</i> L.	H	Amhi	✓	✓	✓		
	<i>Froelichia interrupta</i> (L.) Moq.	H	Frin	✓				
	<i>Gomphrena nitida</i> Rothrock	H	Goni	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Gomphrena serrata</i> L.	H	Gose	✓				
	<i>Guilleminea densa</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.)	H	Gude	✓	✓	✓	✓	✓
Apiaceae	<i>Eryngium heterophyllum</i> Engelm.	H	Erhe					✓
Asclepiadaceae	<i>Asclepias linaria</i> Cav.	H	Asli	✓	✓	✓		
	<i>Mateleia</i> sp.	H	Mate	✓	✓	✓		
	<i>Sarcostema</i> sp.	H	Sarc	✓	✓	✓		
Asteraceae	<i>Acourtia parryi</i> Reveal & R.M. King	H	Acpa	✓			✓	✓
	<i>Adenophyllum convellatum</i> (Cass.) Villareal	H	Adco	✓				

<i>Ageratina</i> sp.	H	Ager	✓				
<i>Ageratum corymbosum</i> Zucc. ex Pers.	H	Agco	✓	✓	✓		
<i>Ambrosia canescens</i> A. Gray	H	Amca	✓				
<i>Aphanostephus ramosissimus</i> DC.	H	Apra					✓
<i>Artemisia mexicana</i> (Willd.) Keck	H	Arme	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Baccharis pteronoides</i> DC.	S	Bapt		✓			
<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	S	Basa	✓				
<i>Bahia schaffneri</i> S. Watson	H	Bash	✓				
<i>Bidens ferulifolia</i> (Jacq.) DC.	H	Bife	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Bidens odorata</i> Cav.	S	Biod	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Brickellia</i> sp.	H	Bric		✓			
<i>Carminatia tenuiflora</i> DC.	H	Cate	✓				
<i>Conyza</i> sp.	H	Cony	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Dyssodia poposa</i> (Vent.) A.S. Hitch.	H	Dypo	✓				
<i>Eupatorium odoratum</i> L.	S	Euod	✓	✓	✓		
<i>Galeana pratensis</i> (Kunth) Rydb.	H	Gapr	✓				
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	H	Gapa	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Gamochaeta</i> sp.	H	Gamo	✓				
<i>Gnaphalium</i> sp.	S	Gnap	✓				
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.	H	Hepi	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Heterotheca inuloides</i> var. <i>Rosei</i> B. Wagenkn	S	Hein	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Laennecia sophiifolia</i> (Kunth) G.L. Nesom.	H	Laso					✓
<i>Melampodium sericeum</i> Lag.	H	Mese	✓				
<i>Millena quinqueflora</i> L.	H	Miqu	✓				
<i>Pectis prostrata</i> Cav.	H	Pepr					✓
<i>Piqueria triflora</i> Hemsl.	H	Pitr	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Sanvitalia</i> sp.	H	Sanv					✓
<i>Schkuhria pinnata</i> var. <i>Virgata</i> (La Llave) Heiser.	H	Scpi	✓	✓	✓		
<i>Schkuhria schkuhrioides</i> (Link & Otto) Thellung	H	Scsc	✓				
<i>Senecio heracleifolius</i> Hemsl.	S	Sehe	✓	✓	✓		

	<i>Simsia</i> sp.	H	Sims	✓				
	<i>Stevia micrantha</i> Lag.	S	Stmi	✓	✓	✓		
	<i>Stevia</i> sp.	H	Stev	✓				
	<i>Tagetes lucida</i> Cav.	H	Talu	✓	✓	✓		
	<i>Tagetes lunata</i> Ort.	S	Taln	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Tridax</i> sp.	H	Trid	✓				
	<i>Verbesina sphaerocephala</i> A. Gray.	S	Vesp	✓	✓			
	<i>Viguiera linearis</i> (Cav.) Hemsl	H	Vili	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Zaluzania augusta</i> var. <i>Rzedowskii</i> McVaugh	S	Zaau	✓	✓	✓	✓	
	<i>Zinnia peruviana</i> (L.)L.	H	Zipe	✓				
	<i>Zinnia</i> sp.	H	Zinn	✓				
Brassicaceae								
	<i>Lepidium virginicum</i>	H	Levi	✓	✓	✓	✓	✓
Burseraceae								
	<i>Bursera fagaroides</i> (H.B.K.) Engl.	A	Bufa	✓	✓	✓		
	<i>Bursera simaruba</i> L. Sarg.	A	Busi		✓			
Cactáceae								
	<i>Cylindropuntia imbricata</i> (Haw.) F.M. Knuth.	Ar	Cyim					✓
	<i>Ferocactus latispinus</i> (Britton & Rose)	H	Fela					✓
	<i>Opuntia cantabrigensis</i> Lynch.	Ar	Opca					✓
	<i>Opuntia chavena</i> Griffiths.	Ar	Opch	✓	✓	✓	✓	
	<i>Opuntia jaliscana</i> Bravo	A	Opja	✓	✓	✓		
	<i>Opuntia lasiacantha</i> Pfeiff.	A	Opla	✓	✓	✓	✓	
	<i>Opuntia leuctricha</i> DC	Ar	Ople				✓	✓
	<i>Opuntia rastrera</i> F.A.C. Weber	R	Opra					✓
	<i>Opuntia streptacantha</i> Lemaire	A	Opst	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Opuntia robusta</i> H. L. Wendland ex Pfeiffer	Ar	Opro				✓	✓
	<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck		Opto	✓	✓	✓		
Caryophyllaceae								
	<i>Drymaria</i> sp.	H	Drym					✓

Chenopodiaceae	<i>Chenopodium graveolens</i> Willd.	H	Chgr	✓				
	<i>Chenopodium</i> sp.	H	Cheno	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Salsola kali</i> L.	H	Saka	✓	✓	✓		
Commelinaceae	<i>Commelina dianthifolia</i> Del.	H	codi	✓	✓	✓		
	<i>Commelina erecta</i> L.	H	coer	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Tripogandra purpurascens</i> (Schauer)Handlos.	H	Trpu	✓				
Convolvulaceae	<i>Dichondra argentea</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	H	Diar	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Evolvulus alsinoides</i>	H	Eval	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Ipomoea costellata</i> Torr.	H	Ipco	✓	✓	✓		
	<i>Ipomoea hederifolia</i> L.	H	Iphe	✓				
	<i>Ipomoea orizabensis</i> (Pelletan) Ledeb. ex Stend.	R	Ipor	✓				
	<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth.	H	Ippu	✓	✓	✓		
	<i>Ipomoea stans</i> Cav.	H	Ipst	✓	✓	✓	✓	✓
Cucurbitaceae	<i>Cydanthera dissecta</i> Lira & Caballero	H	Cydi	✓				
	<i>Melothria</i> sp.	H	Melo		✓			
	<i>Sicyos deppei</i> G. Don	H	Sidi	✓				
Cyperaceae	<i>Cyperus digitatus</i> Roxb.	H	Cydi		✓			
	<i>Cyperus hermafroditus</i> (Jacq.) Standl.	H	Cyhe		✓			
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i> sp.	H	Acal		✓			
	<i>Chamaesyce berteriana</i> (Balbis ex Spreng.) Millsp.	H	Chbe	✓	✓	✓		
	<i>Chamaesyce nutans</i> (Lag.) Small.	H	Chnu	✓				
	<i>Euphorbia dentata</i> Michx.	H	Eude	✓	✓	✓		
	<i>Euphorbia graminea</i> Jacq.	H	Eugr	✓	✓	✓	✓	✓

	<i>Gaudichaudia cynanchoides</i> Kunth.	H	Gacy	✓	✓	✓		
	<i>Gaudichaudia mucronata</i> (DC.) A Juss.	H	Gamu		✓			
	<i>Gaudichaudia</i> sp.	H	Gau	✓				
Malvaceae								
	<i>Sida haenkeana</i> C. Presl.	H	Siha	✓				
Mimosaceae								
	<i>Mimosa biuncifera</i> Benth.	Ar	Mibi			✓	✓	✓
	<i>Mimosa monancistra</i> L.	Ar	Mimo	✓	✓	✓		
Molluginaceae								
	<i>Mollugo verticillata</i> L.	H	Move	✓				
Nyctaginaceae								
	<i>Allionia incarnata</i> L.	H	Alin	✓				
	<i>Boerhavia</i> sp.	S	Boer		✓	✓	✓	
Oleaceae								
	<i>Forestiera angustifolia</i> Torr.	A	Foan	✓	✓	✓		
Oxalidaceae								
	<i>Oxalis corniculata</i> L.	H	Oxco					✓
Passifloraceae								
	<i>Passiflora exsudans</i> Zucc.	H	Paex	✓	✓	✓		
Plantaginaceae								
	<i>Plantago mexicana</i> Link.	H	Plme					✓
	<i>Plantago</i> sp.	H	Plan	✓				
Plumbaginaceae								
	<i>Plumbago pulchella</i> Boiss.	S	Plpu	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Plumbago scandens</i> L.	H	Plsc	✓	✓	✓	✓	✓
Poaceae								
	<i>Aristida adscensionis</i> L.	H	Aras	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Aristida appressa</i> Vasey	H	Arap	✓				
	<i>Aristida divaricata</i> Humb & Bonpl ex Willd.	H	Ardi	✓	✓	✓		

<i>Bothriochloa barbinodis</i> (Lag.) Herter.Cane bluesten.	H	Boba	√	√	√	√	√
<i>Bouteloua chondrosioides</i> (H.B.K)Benth	H	Boch	√	√			
<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.)Torr.	H	Bocu	√				
<i>Bouteloua gracilis</i> (H.B.K) Lag.	H	Bogr	√	√	√	√	√
<i>Bouteloua parryi</i> (Fourn.) Griffiths.	H	Bopa		√			
<i>Bouteloua repens</i> (Kunth) Scribn. & Merr.	H	Bore	√				
<i>Bouteloua simplex</i> Lag.	H	Bosi	√	√	√	√	√
<i>Brachiaria fasciculata</i> (Sw.)Parodi	H	Brfa	√				
<i>Brachiaria plantaginea</i> (Link) Hitchc.	H	Brpl		√			
<i>Brachiaria reptans</i> (L.) Gard. & Hubb	H	Brre		√			
<i>Buchloe dactyloides</i> (Nutt.) Engelm.	H	Buda	√	√	√	√	√
<i>Cenchrus ciliaris</i> (L.) Link.	H	Ceci	√				
<i>Chloris virgata</i> Swartz.	H	Chvi	√	√	√	√	√
<i>Cynodon dactylon</i> (L.)Pers.	H	Cyda	√				
<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.)Koeler	H	Dici	√				
<i>Digitaria filiformis</i> (L.) Koeler	H	Difi	√				
<i>Digitaria hitchcockii</i> (Chase) Stuck.	H	Dihi		√			
<i>Digitaria</i> sp.	H	Digi	√	√	√	√	√
<i>Echinochloa acuminata</i> (J. Presl)Kunth	H	Ecac	√				
<i>Eleusine indica</i> (L.)Gaertn	H	Elin	√				
<i>Elionurus tripsacoides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	H	Eltr	√				
<i>Eragrostis barrelieri</i> (Hornem) Link.	H	Erba					√
<i>Eragrostis mexicana</i> (Hornem) Link.	H	Erme	√				
<i>Eragrostis swallenii</i> Hitchc.	H	Ersw	√	√	√		
<i>Eriochloa acuminata</i> H.B.K. (Presl.) Kunth.	H	Erac	√	√	√		
<i>Eustachys petraea</i> (SW.) Desv.	H	Eupe	√				
<i>Leptochloa virgata</i> (Jacq.) Trin.	H	Levi	√	√	√	√	√
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	H	Mere	√	√	√	√	√
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	H	Miku	√	√	√	√	√
<i>Muhlenbergia firma</i> Beal	H	Mufi	√	√	√		

	<i>Bacopa monnieri</i> L.	H	Bamo	✓	✓	✓	✓	✓
Selaginellaceae								
	<i>Selaginella</i> sp.	H	Sela		✓			
Solanaceae								
	<i>Physalis</i> sp.	H	Phys	✓	✓	✓		
	<i>Solanum americanum</i> Mill.	H	Soam	✓	✓	✓		
	<i>Solanum erianthum</i> D. Don.	H	Soer	✓	✓	✓	✓	✓
Turneraceae								
	<i>Turnera</i> sp.	H	Tur	✓				
Verbenaceae								
	<i>Lantana camara</i> L.	Ar	Laca	✓	✓	✓	✓	✓
Viscaceae								
	<i>Phoradendron</i> sp.	H	Pho	✓	✓	✓		