

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

84

24

FACTAD DE CIENCIAS

PATRONES FENOLOGICOS DE 20 ESPECIES
DE UNA TETECHERA EN EL VALLE DE
ZAPOTITLAN DE LAS SALINAS, PUEBLA:
UN ANALISIS POR FORMAS DE VIDA.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

BIOLOGO

PRESENTA:

MIGUEL

GUEVARA

ROMO

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MEXICO D.F.

DICIEMBRE 1991



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

CONTENIDO

I.- INTRODUCCION.....	1
II.- METODOLOGIA.....	5
III.-RESULTADOS.....	12
PATRONES FENOLOGICOS.....	12
GRAFICAS Y TABLAS.....	20
IV.- DISCUSION.....	37
V BIBLIOGRAFIA.....	43

INTRODUCCION

En México aproximadamente el 60 % del territorio está cubierto por zonas áridas y semiáridas (Bravo 1978). Esta preponderancia de zonas secas se debe, a la ubicación latitudinal del país y a la sombra de lluvia producida por las cadenas montañosas, Sierra Madre Occidental y Oriental principalmente (Rzedoswki 1978). Estos ambientes, se caracterizan por presentar altos niveles de radiación, grandes fluctuaciones de la temperatura entre el día y la noche, períodos de fuertes vientos, y principalmente baja precipitación pluvial que se distribuye de manera irregular en el espacio (a escalas regional y local) y en el tiempo (en años y meses) (Ackerman T. L. 1978, Noy-Meir 1973). Estos sistemas han sido considerados, como sistemas en donde todas las respuestas biológicas están determinadas por el agua (Noy-Meir 1973).

La alta diversidad de formas de vida, comunmente señalada como la característica biológica más sobresaliente, ha sido interpretada por diversos autores como la expresión de diferentes soluciones al problema del uso del agua (Solbrig 1978; Miranda 1955, Noy-Meir op. cit.). Por ejemplo, las freatofitas son plantas de porte arbóreo, cuyas raíces alcanzan varios metros de profundidad y llegan al manto freático, teniendo un aporte continuo de agua a lo largo de todo el año. Estas especies presentan hojas durante todo el año y sus patrones de producción de flores y frutos son similares a especies que viven en ambientes mesofíticos. Las efímeras, generalmente plantas herbáceas, evaden la sequía, por medio de estructuras de

perennación, como es el caso de las especies anuales, las cuales cumplen su ciclo de vida en corto tiempo, durante la época favorable, y producen semillas que son resistentes a la sequía; y las especies perennes decíduas, las cuales a través de tejido vegetativo como cormos o rizomas resisten el periodo seco, por lo que sólo son activas dentro del periodo de lluvias. Existen además las especies llamadas "xerófitas", las cuales presentan características, como estomas hundidos, cutículas gruesas, sistemas de raíces extenso, alto potencial hídrico etc., que le permiten fotosintetizar aún en el periodo seco. Las plantas suculentas con diferentes formas (roseta, cilíndrica, globosa) presentan tallos u hojas que les permiten almacenar agua, fotosíntesis tipo CAM, raíces decíduas, las cuales crecen rápidamente en la presencia de agua. Las especies xerófitas y suculentas son activas durante todo el año.

De especial interés, al considerar las diferentes formas de vida de las plantas en una comunidad árida, es entender las diferentes respuestas a los cambios en los patrones de abundancia de agua. Diversos trabajos, han analizado, la ecofisiología de las diferentes formas de vida (Nobel 1978) y específicamente, uno de los aspectos a estudiar es la fenología. Esta debe entenderse como la sucesión temporal de los eventos del ciclo de vida, como son la producción de hojas, flores y frutos. Diferentes autores han señalado que dado que la germinación requiere de humedad, las fechas de la floración y la maduración de las semillas, en relación con los patrones de lluvia y la depredación de las semillas pueden jugar un papel importante en el destino demográfico de las poblaciones.

La floración, fructificación y maduración de las semillas son eventos que consumen agua (Solbrig 1977), por lo que en ambientes donde el agua es escasa, se esperaría encontrar que estos procesos ocurran durante el periodo de lluvias para especies cuyo aporte de agua se restrinja a este periodo, como es el caso de las especies anuales y perennes deciduas. Para especies suculentas y freatofitas con un aporte continuo de agua, resultaría ventajoso que estos eventos ocurran antes de la temporada de lluvia, porque las semillas estarían disponibles al iniciar la época húmeda. En este contexto interesaría saber si existe una relación entre la forma de vida y su comportamiento fenológico. Metodológicamente los trabajos fenológicos se han basado en datos de observación o en metodos gráficos los cuales, permiten apreciar las tendencias fenológicas de manera cualitativa. Este enfoque tiene generalmente el problema que la toma de datos es subjetiva, la cual no permite un análisis cuantitativo, por lo que no se llegan a realizar comparaciones entre especies.

En este trabajo se analizan los patrones fenológicos de 20 especies de angiospermas, las cuales comprenden las cinco formas de vida dominante en un tipo de vegetación denominado tetechera, donde la especie dominante fisonomicamente es Neobuxbaumia tetetzo. Para nueve de las especies realizan únicamente registros de presencia-ausencia, y para el resto (once especies) se realizan registros cuantitativos, referidos al número de estructuras encontradas (hojas, flores y frutos) en el tiempo. Finalmente la foliación de estas especies, se evaluó con un

ajuste logístico, ajustando una curva de tipo sigmoide con un componente cuadrático, la cual inicia aumentando ligeramente el número de hojas hasta llegar a un valor máximo a partir del cual disminuye el número de hojas. Esta metodología permite comparar patrones fenológicos de las diferentes especies en relación a las variables climáticas, principalmente la cantidad de lluvia.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

El trabajo se desarrolló en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla (18°20'N, 97°28'W) el cual forma parte de la provincia fitogeográfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Esta región debe su aridez a la sombra de lluvia producida por la Sierra Madre Oriental. La precipitación promedio anual es de 380 mm y la temperatura media anual es de 21°C (García 1973). Presenta un régimen de lluvias de tipo monsonico de verano , con dos máximos de precipitación (junio y septiembre), y con sequía interestival marcada, dentro de los cuatro posibles meses lluviosos, el mes de junio es el más consistente en cuanto la presencia de lluvia (Valiente L. 1991). Los suelos son rocosos derivados de rocas sedimentarias y metamórficas. La vegetación ha sido clasificada como matorral xerófilo, en donde las cactáceas columnares dominan fisonómicamente la vegetación. La flora presenta afinidades tropicales, además de presentar un alto grado de endemismos con aproximadamente el 30% de sus especies, donde destacan las cactáceas (Smith 1965, Villaseñor et al. 1990).

Dentro del el Valle, Zavala (1982) reporta cuatro unidades fisonómicas de vetación donde la tetechera ocupa la cuarta parte del Valle y domina sobre las leguminosas, el matorral espinoso cubre la mitad del Valle y las especies dominantes son las micrófilas, principalmente las leguminosas. El resto del Valle está cubierto por el Cardonal y el Isotal donde las especies dominantes son Cephalocereus hoppenstedtii y Beaucarnea gracilis.

Específicamente el trabajo se desarrolló dentro del Jardín Botánico de la SEDUE "Helia Bravo Hollis", situado aproximadamente a 25.5 Km al sur de la ciudad de Tehuacán por la carretera que va a Huajuapán de León, Oax.

La comunidad estudiada es una tetechera, un matorral en donde Neobuxbaumia tetetzo una cactácea columnar que alcanza alturas de 12 m y tiene densidades de hasta 1200 individuos por hectárea mayores a 1 metro de altura (Valiente-Banuet 1991)

Las especies y las formas de vida

El trabajo se llevó a cabo con un total de 20 especies comprenden en cinco diferentes formas de vida, las cuales fueron seleccionadas de acuerdo a su abundancia (Tabla 1). Esta se determinó con base en cuatro transectos de 90 metros cuadrados (30 x 3 m) realizados para las cuatro diferentes orientaciones (N, S, E y W) de las laderas del cerro donde se encuentra el Jardín Botánico. Para el estudio cada una de las especies contó con diez individuos reproductivamente maduros (excepto para las anuales y las especies arbóreas), seleccionados al azar, y en las laderas con exposición norte y este, por encontrarse en estos sitios la mayoría de las especies seleccionadas.

La zona de estudio fue visitada periódicamente (siete días para las anuales y cada quince días para el resto de las especies) a partir de junio de 1990 y hasta marzo de 1991, en cada censo se registró la cantidad de precipitación en seis pluviómetros, distribuidos en la zona de estudio.

TABLA 1: Especies seleccionadas para el estudio fenológico de la vegetación del Valle de Zapotitlán de las Salinas Puebla.

ESPECIE	FORMA DE VIDA
<i>Allionia incarnata</i> L.	anual
<i>Parthenium bipinnatifidum</i> (Ort.) Roll.	anual
<i>Cnidocolus tehuacanensis</i> G. L. Breckon	herbácea
<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	herbácea
<i>Ruellia hirsuto-glandulosa</i> (Oerst.) Hemsl.	herbácea
<i>Solanum tridynamum</i> Dun.	herbácea
<i>Verbesina oreopola</i> Robinson & Greenm	herbácea
<i>Acacia constricta</i> Benth.	arbusto
<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	arbusto
<i>Ceasalpinia melanadenia</i> (Rose) Standl.	arbusto
<i>Cercidium praecox</i> (Ruíz y Pavon) Harms.	arbusto
<i>Mimosa luisana</i> Brandeg.	arbusto
<i>Prosopis laevigata</i> (Willd.) Johnst.	arbusto
<i>Ceiba parvifolia</i> Rose	árbol
<i>Plumeria rubra</i> L.	árbol
<i>Agave karwinski</i> Zucc.	suculenta
<i>Coryphanta pallida</i> Britton & Rose	suculenta
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto	suculenta
<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton & Rose	suculenta
<i>Mammillaria carnea</i> Zucc.	suculenta

Datos fenológicos

Los registros fenológicos se consideraron bajo dos enfoques, el primero considera datos sobre el número de estructuras y el segundo considera datos observacionales (presencia-ausencia).

Datos cuantitativos

Para las especies arbustivas Acacia constricta, Aeschynomene compacta, Caesalpinia melanadenia, Cercidium praecox, Mimosa luisana y Prosopis laevigata se marcaron 10 ramas terminales por individuo con pintura de esmalte y numeradas con etiquetas plásticas. Cada rama contó con seis nudos, antes de los cuales no presentan ramificación.

Para las especies herbáceas, Cnidoscolus tehuacanesis, Cordia curassavica, Ruellia hirsuto-glandulosa, Solanum tridynamum, y Verbesina areopola, se marcaron 5 ramas (ya que estas especies presentan generalmente un menor número de ramas que las especies arbustivas), cada rama presentó 5 nudos, sin embargo en individuos de Cordia curassavica y Solanum tridynamum por la poca claridad de los nudos sobre el tallo se consideraron ramas de tamaño similar. En Cnidoscolus tehuacanensis solo se tomó en cuenta la parte terminal de la rama ya que en esta planta solo en esta porción desarrolla hojas. Las ramas en ambos casos (arbus-tos y herbáceas) fueron seleccionadas aleatoriamente. En cada visita fueron cuantificados el número de las diferentes estructuras encontradas (hojas, flores y frutos). Con base en esta información se construyeron gráficas de número de estructuras contra tiempo.

Para las especies suculentas, Ferocactus latispinus y Agave

Karwinski se marcó la areola más joven así como la hoja (penca) más joven (respectivamente) de cada individuo, a partir de las cuales fueron cuantificadas el número de areolas producidas y el desprendimiento de nuevas hojas. Con esta información se construyeron gráficas de número de hojas o areolas producidas con respecto al tiempo.

Datos observacionales.

Para las especies arbóreas como Ceiba parvifolia, Plumeria rubra y para las suculentas como Coryphanta pallida, Echinocactus platyacanthus, Ferocactus latispinus y Mammillaria carnea se tomaron datos de la presencia de flores o frutos.

En las especies anuales (Allionia incarnata y Parthenium bipinnatifidum) fueron marcadas 40 y 50 individuos respectivamente, registrando la presencia de estos individuos y la presencia de flores o frutos en los mismos, con esta información se construyó un fenograma donde se ubica en el tiempo la presencia de las diferentes estructuras, para las diferentes especies.

Análisis Cuantitativo

Para el análisis sólo se consideró la foliación de las especies arbustivas y subarbustivas (once especies), para las cuales se realizó un ajuste de la curva a un modelo logit, el cual, consistió de dos componentes, lineal y cuadrático. El componente lineal representa el incremento en estructuras (hojas) y el componente cuadrático representa la tasa de pérdida de estructu-

ras. El ajuste logit se realizó porque la curvas de producción foliar para las diferentes especies están formadas por tres partes: por la tasa de incremento y gráficamente es la pendiente positiva de la curva; por la máxima producción de estructuras (hojas) y en la gráfica es la porción de la curva donde la pendiente es cero y por último por la tasa de pérdida de estructuras y donde es negativa la pendiente de la curva.

El ajuste está definido por la función:

$$Y = \frac{\text{EXP}(A+BT-CT^2+DLL)}{1+\text{EXP}(A+BT-CT^2+DLL)}$$

donde Y= proporción de estructuras de un total al tiempo t.

A= número de estructuras al inicio del modelo

B= componente lineal del modelo y representa la tasa de incremento de estructuras.

C= componente cuadrático del modelo y representa la tasa de pérdida de estructuras.

D= el efecto de la lluvia sobre la tasa (incremento o pérdida)

El análisis sólo se realizó para hojas porque las curvas de flores y frutos son muy irregulares.

Para el análisis de producción de areolas y nuevas hojas, se ajustó el mismo modelo con un componente (lineal). Para este caso se tiene que la curva está formada por dos partes: la tasa de incremento y por el valor máximo alcanzado. ya que estas especies no sufren pérdida de estructuras (areolas o pencas) o la pérdida es muy lenta (Agave).

El modelo está dado por la función :

$$Y = \frac{\text{EXP}(A+BT+DLL)}{1+\text{EXP}(A+BT+DLL)}$$

El modelo se construyó por la forma de regresión por pasos (Draper & Smith 1979). EL ajuste fue realizado con ayuda del paquete estadístico MODELOS LINEALES GENERALIZADOS (GLIM., version 3.77) donde se considera error binomial y una función de enlace logit. Las 11 especies fueron divididas en cuatro diferentes ajustes, de acuerdo al momento en el cual se inician los registros fenológicos.

- a) El primero incluye a las seis especies arbustivas.
- b) El segundo incluye a tres especies subarbustivas (Cnidocolus tehuacanensis, Cordia curassavica y Ruellia hirsuto-glandulosa).
- c) Para el tercer grupo considera a las dos especies subarbustivas restantes (Solanum tridynamum y Verbesina oreopola).
- d) El último grupo considera a las suculentas (Ferocactus latispinus y Agave karwinski.)

RESULTADOS

Patrón de precipitación

La figura 1 muestra el patrón de precipitación observado durante el periodo de estudio, la lluvia se concentró de finales de junio a finales de octubre, con dos máximos de precipitación, junio-julio y septiembre-octubre presentando una canícula entre éstos, donde los volúmenes de lluvia registrados fueron menores a 10 mm. Comparativamente el volumen de agua registrado para el segundo máximo (septiembre-octubre) fue mayor que para el primer máximo (junio-julio), con aproximadamente 100 y 80 respectivamente. Sin embargo la mayor cantidad de lluvia para un registro se observó en la primera semana de julio (50 mm).

Foliación

Al inicio de los registros las especies arbustivas, subarbustivas y arbóreas presentaron hojas.

Arbustos

En Acacia constricta, Aeschynomene compacta, y Mimosa luisana, se observan hojas de junio a enero (Figs. 2, 3 y 5). Cercidium praecox y Caesalpinia melanadenia mantuvieron hojas de junio hasta mediados de diciembre (Figs. 4 y 6a). En general para las cinco especies los máximos en el número de hojas se concentran entre los primeros días de julio y los primeros de días de agosto, después de las lluvias de junio y julio de 28 y 50 mm respectivamente (Fig.1) estas especies no incrementaron el número de hojas con las lluvias registradas en los meses de septiembre y octubre (45 y 40 mm).

Para las cinco especies la variación entre individuos , se mantiene constante aunque al llegar a su máximo incrementa ligeramente (Figs. 2 a 6).

Prosopis laevigata, mantiene hojas durante todo el año, las hojas se observan durante el periodo de estudio (junio-marzo), la máxima producción se presentó entre julio y agosto y al entrar la época seca reduce notoriamente el número de hojas, en esta época la variación entre individuos aumenta y es ligeramente menor que el promedio del número de estructuras (Fig 6b).

Herbáceas

Cnidoscolus tehucanensis y Verbesina oreopola, pierden las hojas en el mes de noviembre (fig. 7 y 11). En ambos casos el máximo de hojas se presenta a finales de julio. La variación entre individuos se mantiene constante aunque aumenta después de julio, en ningún caso la variación es mayor que el promedio .

Cordia curassavica, Ruellia hirsuto-glandulosa y Solanum tridynamum mantuvieron hojas durante el periodo de estudio (fig. 8, 9 y 10), con dos períodos de producción de hojas (julio y octubre) teniendo su máximo número en el primer periodo (julio). Las especies herbáceas parecen responder a los eventos de lluvia que se presentaron en junio-julio y septiembre-octubre (fig 1). por corresponder a los de la producción de hojas. Para estas especies la variación entre individuos se mantiene constante.

En Ferocactus latispinus el incremento de areolas se aprecia de manera constante, por otra parte en Agave karwinski presenta dos fases de aumento de hojas, el primero en julio y el segundo

octubre-noviembre, teniendo un aumento de 9 hojas desprendidas (en promedio). la variación en estas especies se mantiene constante

FLORACION

Arbustos

En estas especies solo cuatro de ellas presentaron floración, Acacia constricta presenta flores de junio a julio y su máximo de flores se ubica al inicio del estudio donde las variaciones entre individuos es mayor (Fig. 2).

Aeschynomene compacta presenta flores de junio hasta enero, teniendo dos períodos marcados de producción de flores, el primero en julio donde se tiene el máximo y el segundo en octubre, la variación entre individuos es grande (fig. 3). Para Caesalpinia melanadenia las flores se concentran de julio a diciembre, presentando su máximo en octubre y la mayor variación entre individuos se observa en julio (Fig. 3). Mimosa luisana presentó flores de julio a septiembre con un máximo en julio durante la floración la variación entre individuos fue mayor que el número promedio de estructuras producidas (Fig 5).

Herbáceas

En las especies subarborescentes, solo Verbesina oreopola no presentó floración. Para dos especies (Cordia curassavica y Solanum tridynamum) la floración se ubica dentro el periodo de lluvias de julio a octubre (Fig. 8 y 10. En Ruellia hirsutoglandulosa se observan flores la mayor parte del tiempo de junio

a enero, la curva es muy irregular, presentando su máximo en julio (fig. 9). Para Cnidoscopus tehuacanensis presentó flores en tres períodos, siendo los más conspicuos el primero de junio a julio y el segundo de enero a febrero siendo este último donde presenta el máximo (fig. 7).

Para estas especies, la variación entre individuos es grande con respecto al promedio de las estructuras producidas.

FRUCTIFICACION

Arbustos

Para las cuatro especies de arbustos la fructificación se llevó a cabo dentro del periodo de lluvias, Mimosa luisana y Caesalpinia melanadenia presentaron frutos de agosto a octubre (Fig. 4 y 5) mientras que Acacia constricta y Aeschynomene compacta de julio a octubre, presentando Acacia constricta su máximo en agosto (Fig 2) y Aeschynomene compacta en octubre (Fig 3). Para esta última especie la variación no sobre pasa al promedio, para las especies restantes la variación fue mayor que el promedio.

Herbáceas

En Cnidoscopus tehuacanensis presentó un máximo de frutos al inicio del estudio (junio), la variación entre individuos fue mayor que el promedio y se mantuvo constante (Fig. 7). En el resto de las especies (Cordia curassavica, Ruellia hirsutoglandulosa y Solanum tridynamum), la fructificación se llevo a cabo durante el periodo de lluvia (de julio a Octubre). En Cordia curassavica se observó su máximo de frutos en septiembre (fig. 8) lo mismo que Solanum tridynamum (fig. 10) mientras que

Ruellia hirsuto-glandulosa lo hizo en agosto (fig. 9). Para los tres casos, la variación fue marcadamente mayor que su promedio.

Fenograma

En la figura 13 se muestra el fenograma para las especies anuales, arbóreas y suculentas, donde se aprecia la presencia de las diferentes estructuras (hojas, flores y frutos) encontradas en cada visita, considerando la presencia de estructuras cuando menos dos individuos la presentaban.

Anuales

Las anuales (Allionia incarnata y Parthenium bipinnatifidum) se mantuvieron de agosto a febrero. La floración, en éstas especies ocurrió de septiembre a noviembre, después de los eventos de lluvia de septiembre y octubre. La fructificación se aprecia después de la temporada de lluvia en los meses de noviembre y diciembre.

Las especies arbóreas (Ceiba parvifolia y Plumeria rubra) presentaron hojas de junio a noviembre, en junio se observa el mayor número de hojas perdiéndolas, a partir de entonces paulatinamente quedando sin hojas al entrar la temporada seca. Plumeria rubra presentó flores en junio y julio mientras que para Ceiba parvifolia lo hizo de octubre a mediados de diciembre aunque sólo unas cuantas flores por individuo (en promedio 2). Los frutos en Plumeria rubra se presentaron de agosto a febrero aunque sólo fueron muy pocos por individuo. Los frutos en Ceiba parvifolia se presentaron de noviembre a febrero pero con números muy bajos.

Para las suculentas encontramos que las flores se ubican durante el periodo de lluvia, en Ferocactus latipinus, Echinocactus platyacanthus y en Coryphanta pallida entre los meses de julio a octubre; en F. latispinus los frutos se presentaron después de lluvias de noviembre a febrero, Echinocactus platyacanthus los frutos se observaron durante todo el estudio, de junio a marzo, para Coryphanta pallida no se apreció presencia de frutos. Mammillaria carnea no se registró presencia de flores y los frutos aparecieron de enero a febrero.

Análisis

El análisis de la devianza para la producción de hojas de seis especies de arbustos (tabla 2) muestra que el modelo explica un 86% de la devianza de los datos, y los factores que mejor explican la devianza de los datos son el tiempo, la especie, y el tiempo al cuadrado, el resto de los factores aunque significativos no explican mas de 10% de la devianza total.

Del ajuste realizado, la especie con una tasa de incremento mayor en el número de hojas la presenta Caesalpinia melanadenia y la tasa más baja la obtuvo Prosopis laevigata (tabla 2a) las tasas de pérdida de estructuras la presentó las mismas especies con el mismo orden.

Especies como Caesalpinia melanadenia y Mimosa luisana no presentan diferencias significativas en las tasa de producción de hojas. Para la tasa de pérdida de hojas Acacia constricta y Cercidium praecox no presentan diferencias significativas

($p > 0.01$) lo mismo que Aeschynomene compacta y Acacia constricta.

El análisis de la devianza realizado para la producción de hojas de tres especies herbáceas donde se incluyen a Cnidoscolus tehuacanensis, Cordia curassavica y Ruellia hirsuto-glandulosa se muestran la tabla 3, donde el modelo explica el 72.9 de la devianza de los datos, los factores que mejor explican la devianza son tiempo al cuadrado, la interacción del tiempo por la especie, la lluvia y el tiempo, la especie aunque significativa solo explica el 1% de la devianza total.

Las tasas de producción (B) y pérdida de hojas (C) se muestran en la tabla 2a donde la especie con una tasa mayor de producción de hojas es Cnidoscolus tehuacanensis y la tasa menor se observa en Cordia curassavica. La tasa mayor de pérdida de hojas la presentó Ruellia hirsuto-glandulosa y la menor Cordia curassavica. Entre estas especies las diferencias en ambas tasas son significativas.

En el segundo análisis de la devianza para especies herbáceas se consideró a Solanum tridynamum y Verbesina oreopola.

El análisis de la devianza muestra que el modelo explica un 67% de la devianza de los datos donde el tiempo es el factor que explica el mayor porcentaje de la devianza total, la tasa de mayor producción de hojas lo presenta Verbesina oreopola lo mismo que la mayor tasa de pérdida las tasas, estas especies difieren significativamente.

El ajuste realizado para la suculentas (Ferocactus latispinus y Agave Karwinski) se observa que el tiempo explica el 90 % de la variación total (110.62) el resto de los parámetros (lluvia, especie etc.) no son significativos.

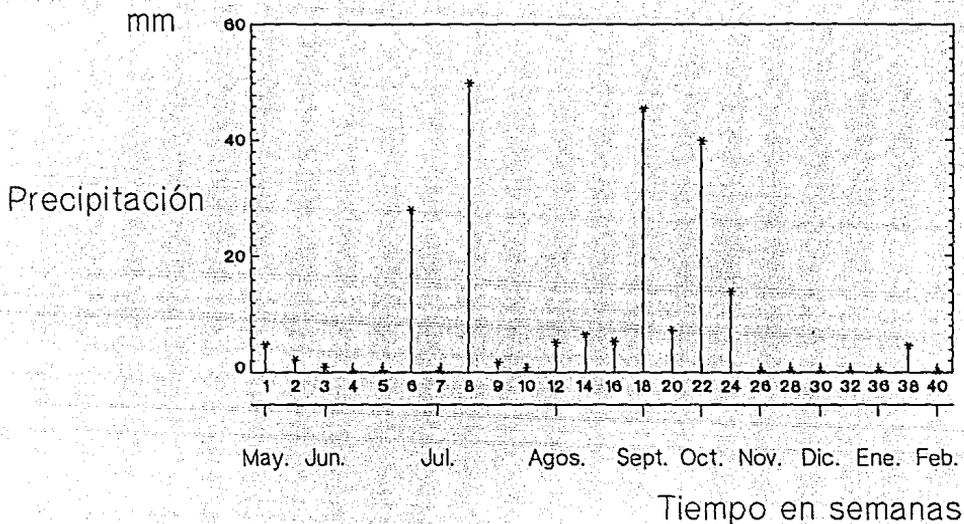


Fig. 1. Curva de precipitación registrada de junio de 1990 a marzo del 91 para el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

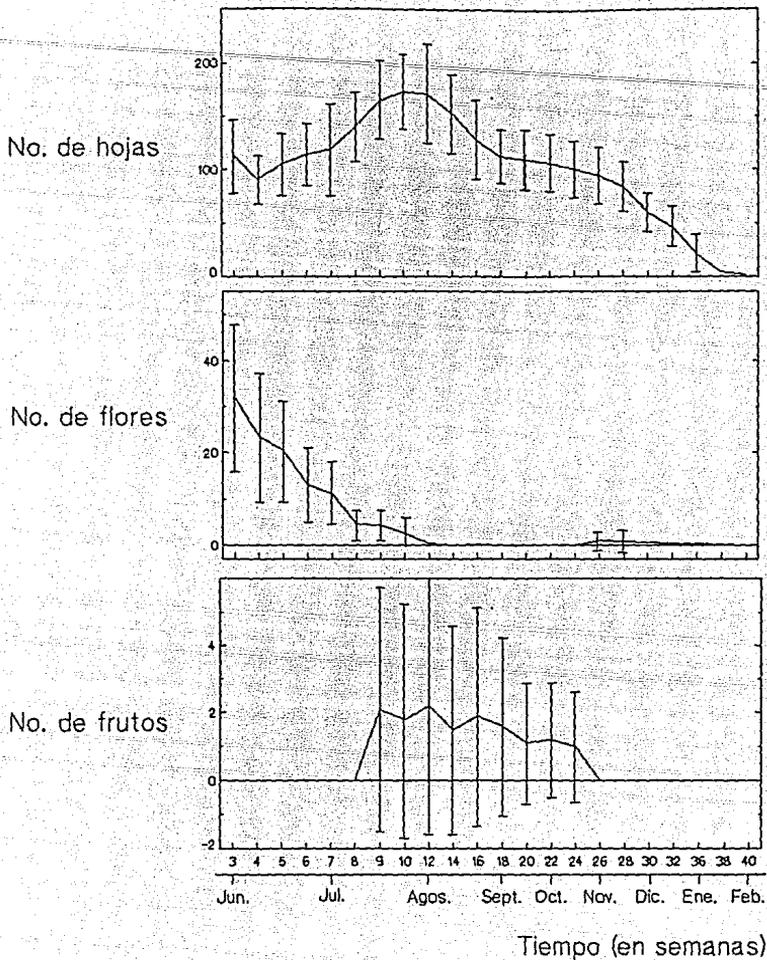


Fig. 2. Patrón fenológico registrado para Acacia constricta de junio de 1990 a febrero del 91. Variación temporal en el número de estructuras presentes (hojas, flores y frutos) por individuo (promedio y desviación estandar, N= 10)

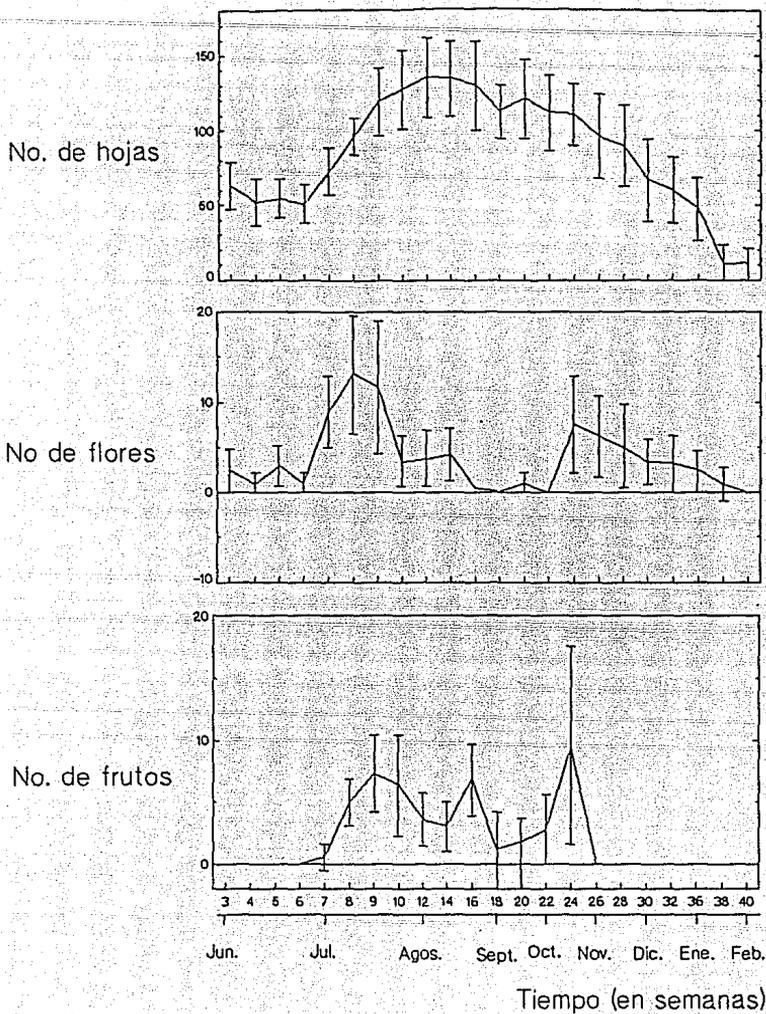


Fig. 3. Patrón fenológico registrado para Aeschynomene compacta de junio de 1990 a febrero del 91. Variación temporal en el número de estructuras presentes (hojas, flores y frutos) por individuo (promedio y desviación estandar, N=10)

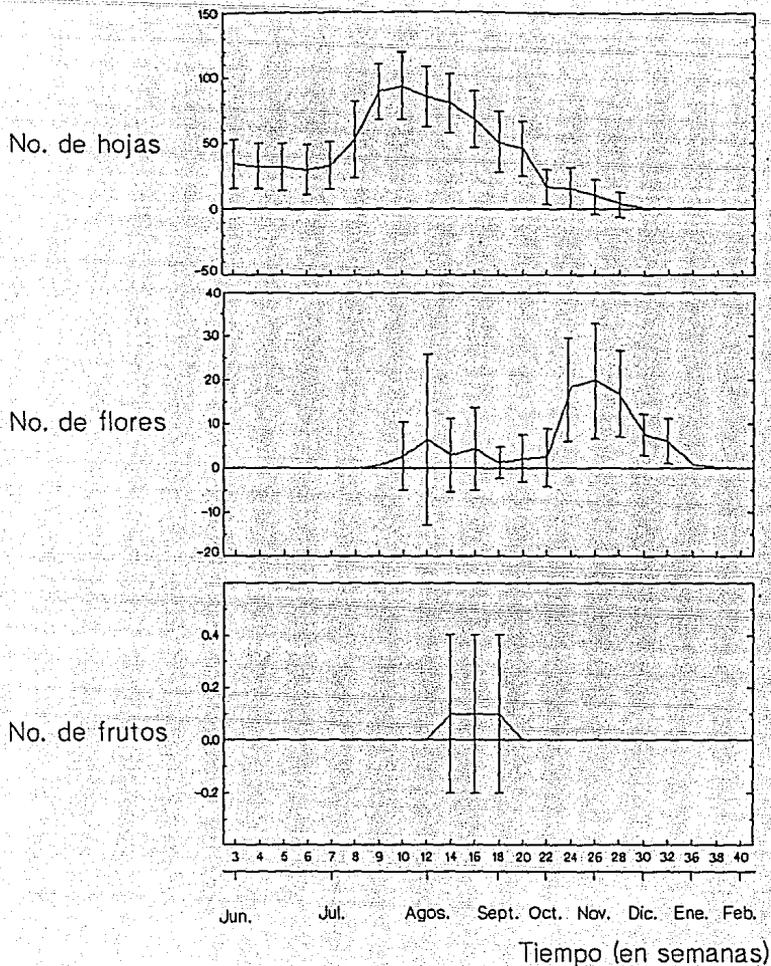


Fig. 4. Patrón fenológico registrado para Caesalpinia melanadenia de junio de 1990 a febrero del 91. Variación temporal en el número de estructuras (hojas, flores y frutos) por individuo (promedio y desviación estándar, N= 10).

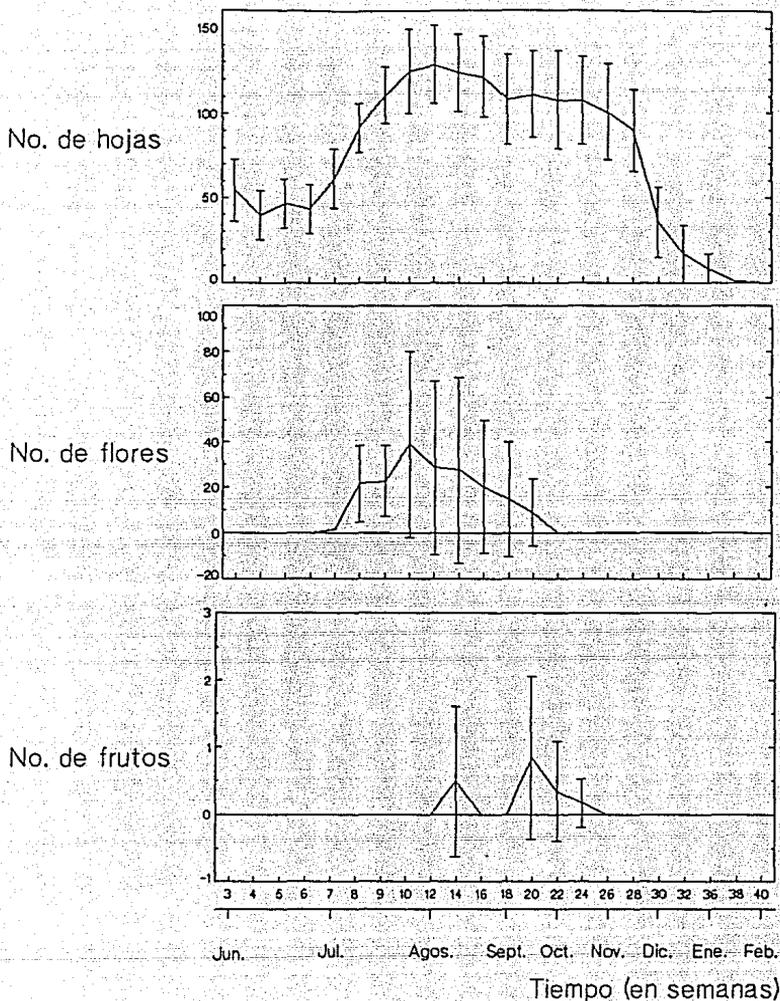


Fig. 5. Patrón fenológico registrado para Mimosa luisana de junio de 1990 a febrero del 91. Variación temporal en el número de estructuras presentes (hojas, flores y frutos) por individuo (promedio y desviación estándar, N= 10).

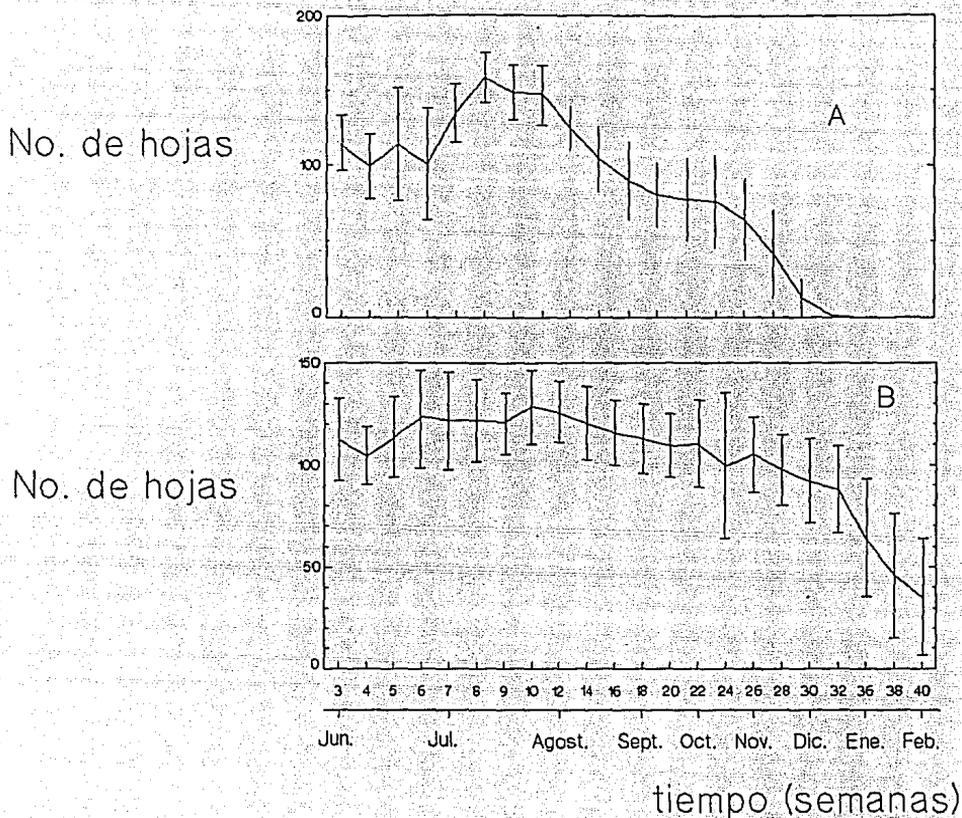


Fig. 6. Patrón fenológico registrado para *Cercidium praecox* (A) y *Prosopis laevigata* (B) de junio de 1990 a febrero del 91. Variación en el número de de estructuras presentes (hojas) por individuo (promedio y desviación estándar, N=10).

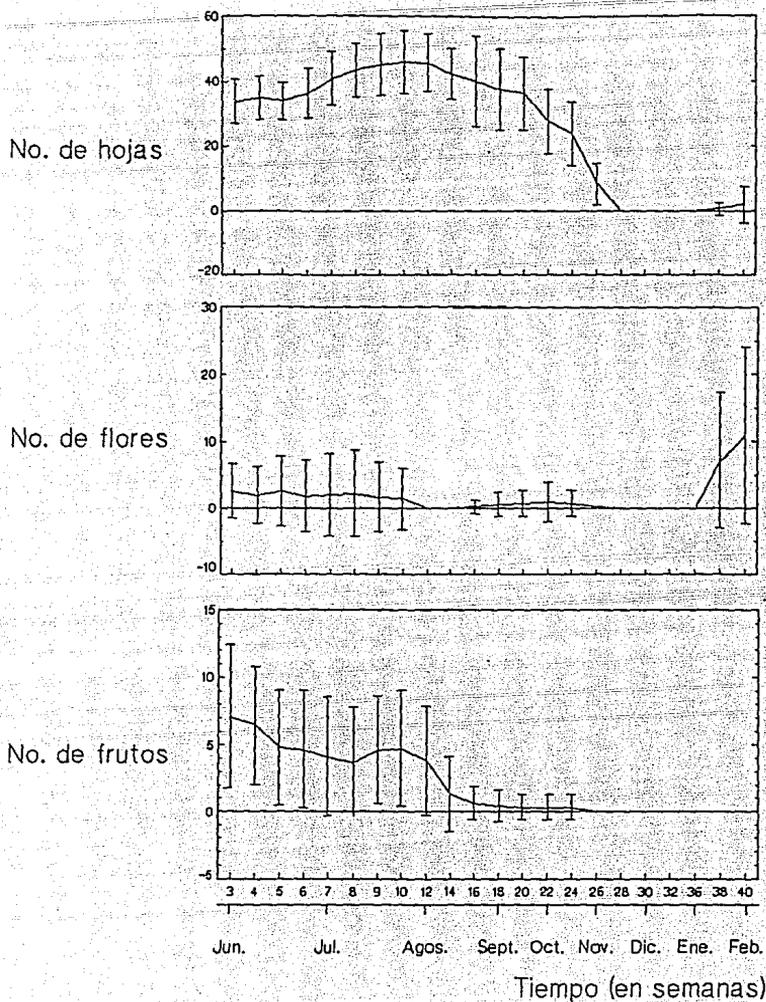


Fig. 7. Patrón fenológico registrado para *Cnidoscylus tehuacanensis* de junio de 1990 a febrero del 91. Variación temporal en el número de estructuras presentes (hojas, flores y frutos) por individuo (promedio y desviación estándar, N=10).

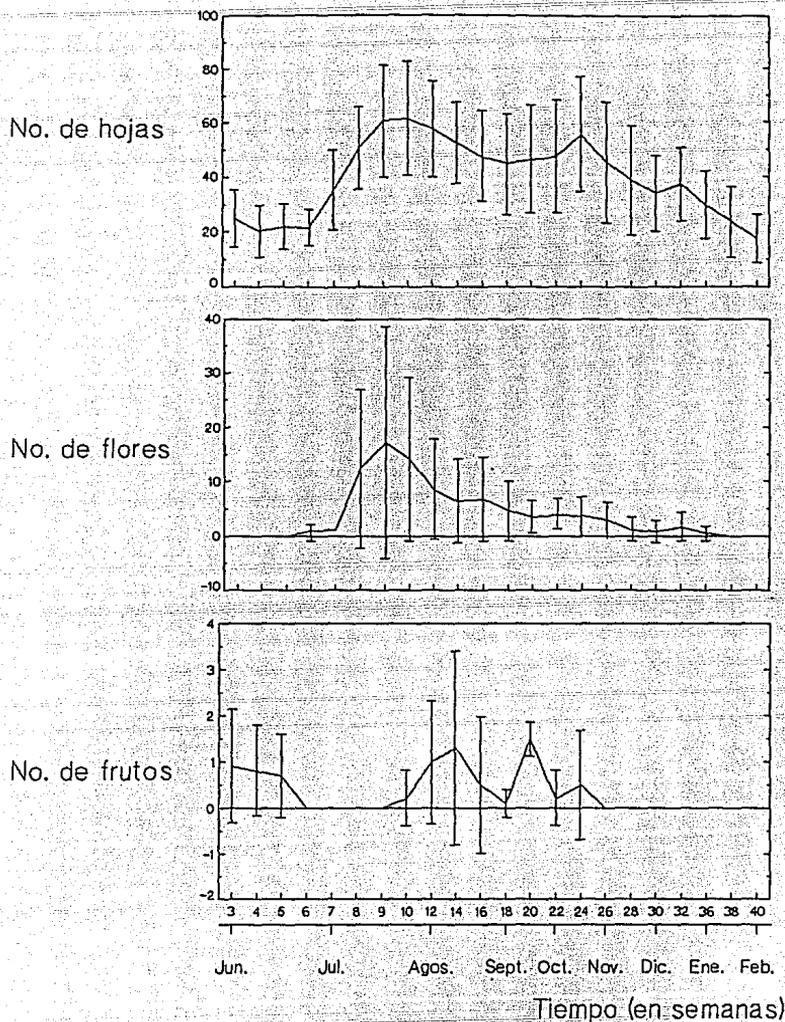


Fig. 8. Patrón fenológico registrado para Cordia curassavica de junio de 1990 a febrero del 91. Variación temporal en el número de estructuras presentes (hojas, flores y frutos) por individuo (promedio y desviación estándar, N=10)

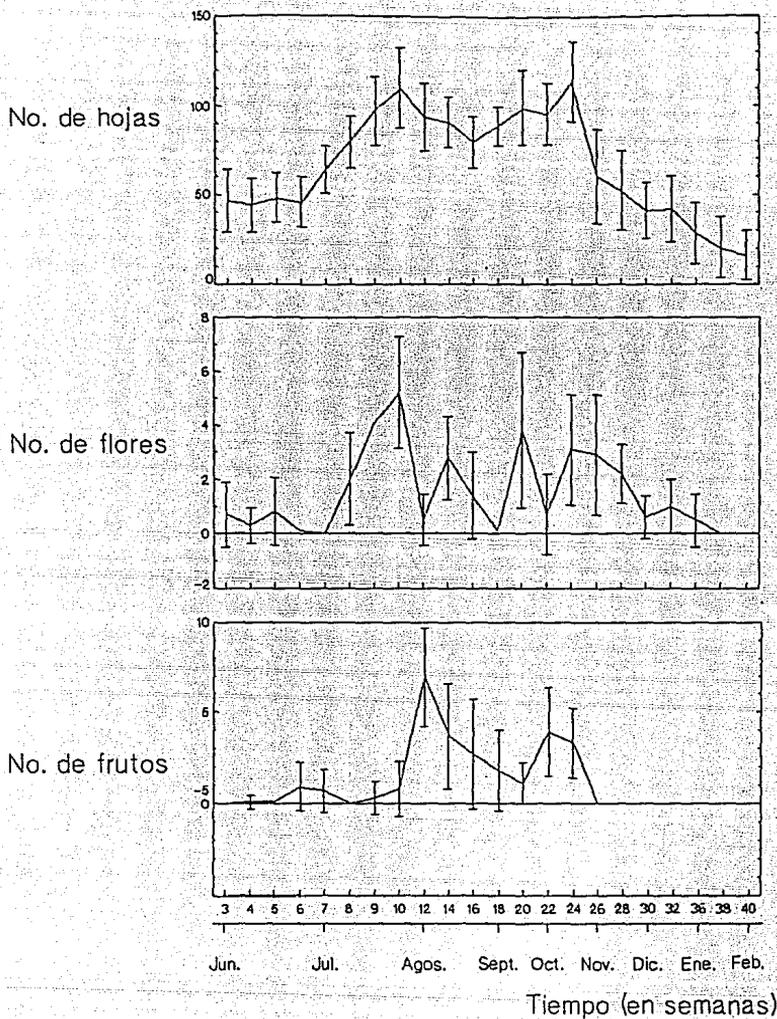


Fig. 9. Patrón fenológico registrado para Ruellia hirsuto-glandulosa de junio de 1990 a febrero 91. Variación temporal en el número de estructuras presentes (hojas, flores y frutos) por individuo (promedio y desviación estándar, N= 10).

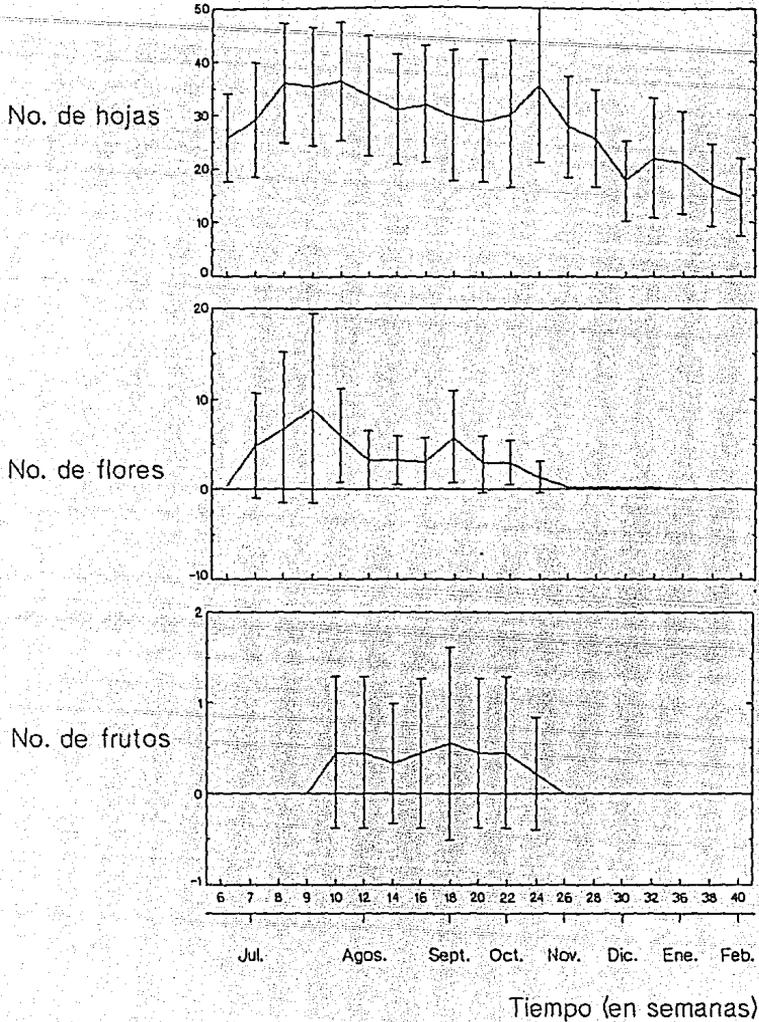


Fig. 10. Patrón fenológico registrado para *Solanum trydinamun* de julio de 1990 a febrero del 91. Variación temporal en el número de estructuras presentes (hojas, flores y frutos) por individuo (promedio y desviación estandard, N=10).

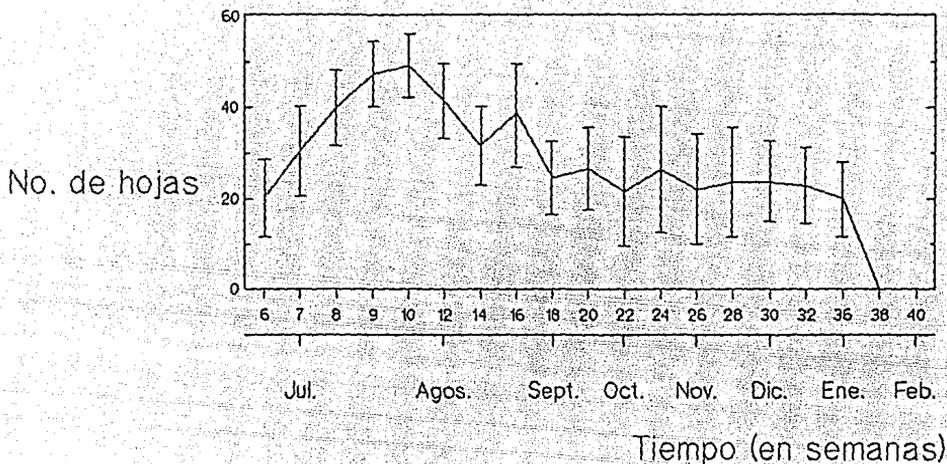


Fig. 11. Patrón fenológico registrado para Verbesina oreopala de julio de 1990 a febrero del 91. Variación temporal en el número de estructuras presentes (hojas) por individuo (promedio y desviación estándar, N=10).

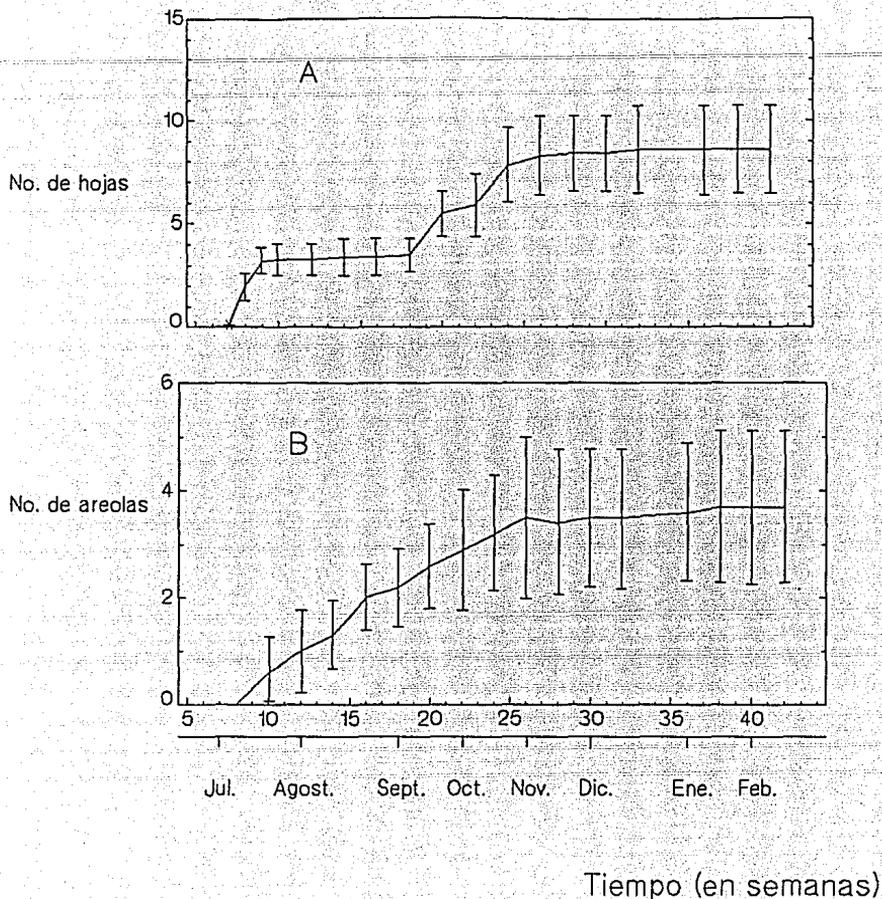


Fig. 12. Número de de hojas desprendidas para Agave karwinski (A) y número de areolas producidas por Ferocactus latispinus (B) registrados por individuo de julio de 1990 a febrero del 91. promedio y desviación estandar, N=10.

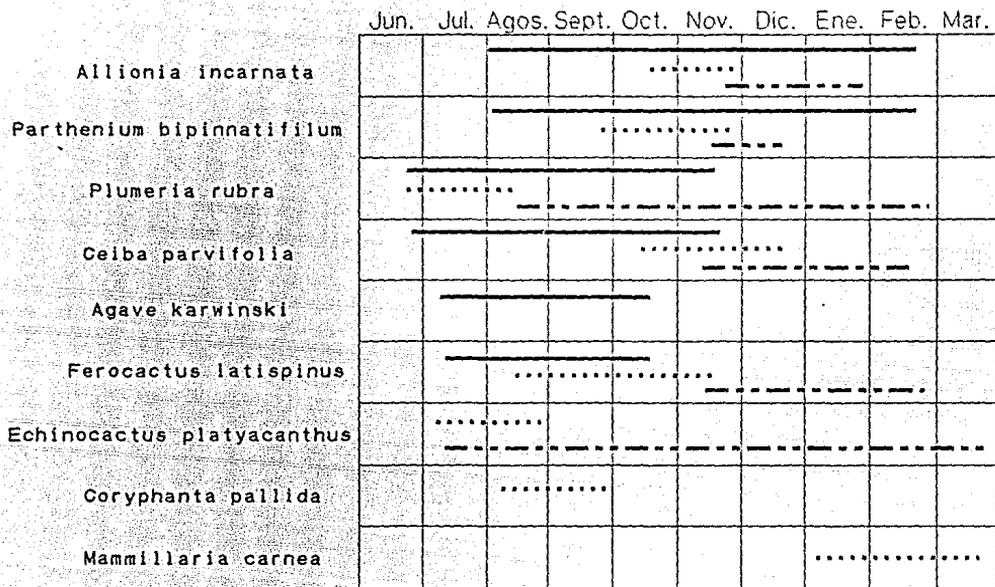


Fig 13. Espectro fenológico de 9 especies del Valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tomado de junio de 1990 a marzo del siguiente año. Simbología: ——— hojas, flores, - - - - frutos

TABLA 2: Analisis de la devianza para la produccion y perdida de hojas de seis especies arbustivas. Todos los factores e interacciones son significativas ($p < 0.005 = ***$)

Fuente de variación	χ^2	gl.	r^2	P
tiempo	2896	1	0.33	***
especie	1256	5	0.14	***
lluvia	338	1	0.04	***
t^2	1819	1	0.21	***
$t^2 * especie$	825	5	0.09	***
$t * especie$	468	5	0.01	***
error	1163	108		
Total	8776	131		

TABLA 2a: Tasas de producción y pérdida de hojas para seis especies arbustivas

ESPECIE	componente lineal		c. cuadrático
	PRODUCCION		
	tiempo	lluvia	PERDIDA tiempo
Acacia constricta	0.02239	-0.00185	-0.0001509
Aeschynomene compacta	0.45340	0.00524	-0.0002073
Caesalpinia melanadenia	0.07115	0.00551	-0.0005125
Cercidium praecox	0.02048	0.04056	-0.0001914
Mimosa luisana	0.07159	-0.002519	-0.0003553
Prosopis laevigata	0.00765	-0.000075	-0.00007550

TABLA 3 Análisis de la devianza para la producción y pérdida de hojas de tres especies herbáceas. Todos los factores y las interacciones son significativas ($p < 0.005 = ***$)

Fuente de variación	χ^2	gl.	r^2	P
lluvia	336	1	0.17	***
tiempo	257	1	0.13	***
especie	20	1	0.04	***
t^2	385	1	0.21	***
$t * especie$	351	2	0.20	***
$t^2 * especie$	76	2	0.04	***
error	501	60		
Total	1927	71	0.73	

TABLA 3a: Tasas de producción y pérdida de hojas para tres especies herbáceas

ESPECIE	componente lineal		c. cuadrático
	PRODUCCION Tiempo	lluvia	PERDIDA tiempo
Cnidocolus tehuacanensis	0.4454	0.01351	- 0.0003164
Cordia curassavica	0.01897	0.01589	- 0.0000784
Ruellia hirsuto-glandulosa	0.0299	0.0222	- 0.000129

TABLA 4 : Análisis de la devianza para la producción y pérdida de hojas de dos especies herbáceas todos los factores son significativos ($p < .05 = *$, $.005 = ***$)

Fuente de variación	X ²	gl.	r ²	P
tiempo	230	1	0.42	***
especie	104	1	0.19	***
lluvia	4	1	0.03	*
t ²	19	1	0.06	*
error	195	33		
Total	554	37		

TABLA 4a: Tasas de producción y pérdida de hojas para dos especies herbáceas

ESPECIE	componente lineal		c. cudrático
	PRODUCCION		PERDIDA
	tiempo	lluvia	tiempo
Solanum trydinamum	-0.000107	0.01365	- 0.000004
Vevesina oreopola	0.003322	0.00032	- 0.000007

TABLA 5: Análisis de la devianza para la producción de aréolas en Ferocactus latispinus y el separación de hojas (pencas) en Agave Karwinski

Fuente de variación	χ^2	gl.	r^2	P
tiempo	111	1	0.90	***
especie	0.24	1		N.S.
t * especie	10.21	1		N.S.
error	11	31		
Total	123	34		

DISCUSION

Diversos autores han señalado que el agua en las zonas áridas y semiáridas controlan de forma directa o indirecta los eventos de crecimiento y reproducción de las plantas (Noy-Meir 1973, Beatley 1974, Kemp 1983). Las plantas en estos ambientes responden rápidamente cuando las condiciones son más favorables, es decir cuando se presenta la temporada de lluvias (Noy-Meir 1973, Ackerman T. 1973), presentando la mayor producción en biomasa o producción de área foliar en esta época (Ackerman 1973, Kemp 1983).

Con base en los resultados obtenidos en el presente trabajo se observa, que en todas las formas de vida (veinte especies) la máxima producción de hojas y yemas ocurre dentro el periodo de lluvias, en el mes de julio. La expansión de los renuevos foliares se realiza en la temporada de lluvia, comportamiento similar al descrito por Frankie (1974) en bosque estacional).

De las especies estudiadas, el grupo de las especies deciduas formado por los arbustos Acacia constricta, Aeschynomene compacta, Caesalpinia melanadenia, Cercidium praecox y M. luisana, por las herbáceas Cnidocolus tehuacanensis y Verbesina oreopola, y por las especies arbóreas Ceiba parvifolia y Plumeia rubra, la actividad se concentra en la época de lluvias, observandose el mayor número de hojas en julio. Asimismo, la pérdida de hojas en estas especies está asociada con la reducción en la humedad en el suelo. Un segundo grupo de perennifolias lo constituyen Prosopis laevigata, Cordia curassavica, Solanum Tridynamum y Ruellia hirsuto-glandulosa, en estas especies al

iniciar la temporada seca reducen notoriamente el número de hojas. En el arbusto Prosopis laevigata se observa una curva unimodal en la producción de hojas; mientras que para las herbáceas se observa un patron bimodal, las curvas de máximos se asocian a la caída de lluvia. La presencia del mayor número de hojas en julio se puede interpretar como, el resultado de que en estas fechas se presenta la mayor cantidad de precipitación (junio-julio con 50 mm).

La germinación de las semillas necesariamente se realiza en presencia de agua, por lo que los patrones de floración y fructificación estan fuertemente relacionados con los patrones de lluvia.

La floración y fructificación son procesos que consumen agua, desde el punto de vista energético resultaría ventajoso que estos eventos se realizaran en el periodo de lluvia (Solbrig 1977) donde los porcentajes fotosintéticos son mayores, por presentarse la humedad suficiente para que la fotosintesis se lleve a cabo, lo que redundaría en mayor número de flores, sin embargo la dispersión de las semillas ocurriría al inicio de la época seca, tiempo desfavorable para la germinación, lo que implica posible depredación de las semillas (Solbrig 1977). Diferentes trabajos han señalado la presencia de diferentes patrones fenológicos de acuerdo a la forma de vida (Jackson 1984, Kemp 1983, Solbrig 1977) . Por ejemplo Solbrig propone dos estrategias para la floración y fructificación:

- 1) La floración y fructificación se lleve a cabo durante la época de lluvias, lo que involucra que las semillas germinen hasta el siguiente periodo de lluvias, con el riesgo de ser depredadas.

2) La floración y fructificación se lleve a cabo durante la época seca para que la dispersión de las semillas al inicio de la temporada de lluvias, lo que implica que el gasto energético lo lleve la planta. Sin embargo existe limitaciones morfológicas y fisiológicas, las especies con un aporte de agua continuo como las freatofitas y suculentas pueden adoptar la segunda opción, mientras que el resto de las especies se ven forzadas a adoptar la primera opción. ¿Que estrategia resulte más adecuada?, sin duda dependera de que estrategia aporte más ventajas a cada especie (Solbrig 1977, Noy-Meir 1973).

Para la floración en este trabajo se observan tres grupos. El primero formado por especies que florecen durante la temporada de lluvias; el segundo por especies que florecen durante las secas, y por último especies que florecen durante la época seca pero la fructificación se ubica dentro del periodo de lluvias.

En el primer grupo ubicamos a especies arbustivas como Aeschinomene compacta, Caesalpinia melanadenia, Cercidium praecox, Mimosa luisana, y especies herbáceas como Cordia curassavica, Ruellia hirsuto-glandulosa y Solanum tridynamum, las especies herbáceas aunque mantegan hojas durante todo el año no tienen un aporte de agua que les permita florecer en la temporada seca. los arbustos son claramente activos durante la época seca. En el segundo grupo encontramos a las suculentas Mammillaria carne, Coryphanta pallida y las especies arbóreas, acorde a lo mencionado por Kemp (1983) y Solbrig (1977) las pequeñas cactáceas presentan tallos crasos y fotosintéticos que le permiten almacenar agua, las especies arbóreas posiblemente

presenta raíces tuberosas que le permiten almacenar agua, por tanto estas especies pueden de florecer en la época seca. Dentro de este grupo ubicamos a Prosopis laevigata por ser freatofita esperandosse que la floración y fructificación se realice hacia el final de la época seca (abril y mayo). El tercer grupo esta formado por Acacia constricta y Cnidocolus tehucanensis, estas especies parecen tener un recervorio de agua sin embargo no parece ser necesario para la maduración de los frutos.

Echinocactus platyacanthus es un caso especial porque aunque la floración se concentra en la época de lluvias los frutos se presentan todo el año, sin embargo esto no indica que necesariamente se tenga una produccion continua de flores sino probablemente el tiempo que los frutos permanescan en la planta sea muy largo o nescitan ser removido por granivoros.

En general los eventos reproductivos (floración y fructificación) de las especies, se llevan acabó antes del periodo de lluvia, al inicio y entre el perido de lluvia.

Las diferencias que se observan de los patrones fenológico de la vegetación del Valle de Tehuacán con otras regines áridas del país, se deban a que Tehuacán es altamente predecible en cuanto a su precipitacion, teniendo cuatro meses como posibles meses lluviosos, y por encontrarse en la franja tropical donde los nortes afectan su regimen de lluvia (Valiente 1991), Por otra parte las afinidades tropicales que presenta la vegetación influyen en el comportamiento de la misma (Villaseñor et el), por esta razon se explicaria el un comportamiento simimilar a os Bosques tropicales estacionales.

Generalmente los trabajos fenológicos en zonas áridas y

semiáridas, hacen referencia de las fenofases con el clima (particularmente la lluvia), en estos trabajos no relacionan con la intensidad de las fenofases. Por otra parte la falta de datos cuantitativos no permite hacer inferencias estadísticas, es decir realizar comparaciones acerca de las repuesta de las diferentes especies, con la variación en la cantidad de lluvias. Del análisis realizado, se observa que de las especies arbustivas la lluvias no esta relacionada con el aumento en el número de estructuras, probablemente por que no se registro el inicio de la producción de hojas, porque probablemente despues de las primeras lluvias se dispara la producción de hojas, o porque, aunque la lluvia entra al sistema como paquetes discretos , en el modelo convendria que se introduzca la lluvia con valores acumulados, así se tendria una mejor relación del la precipitación con el aumento en el número de estructuras. por lo que el tiempo explica mejor los cambios en el número de hojas, la especie que presenta la menor tasa de aumento y decremento es Prosopis probablemente esto se deba a que por presentar un aporte continuo de agua por ser freatofita, los cambios no son rápidos.

Para las especies herbaceas se observa que la lluvia si explica gran parte de la variacion de los datos , en este caso la curva de la foliación de estas especies con la de precipitación presentan ciertas similitudes en cuanto a forma por lo que los máximos de estructuras corresponden con los de precipitación, esta estrategia pude resutar ventajosa, en años extremadamente húmedos estas especies podrían producir más flores. El ajuste realizado para S. tridinamum y V. oreopola el tiempo es el

factor que mejor explica la variación de los datos, esta falta de relación de la lluvia con el número de hojas se debe a que los registros se iniciaron a mediados de en julio la curva, por la forma que se aprecia en la curva solo se tiene la porción final de la misma.

Para las suculentas el factor que mejor explica la variación de los datos es el tiempo, lo que estaría indicando que los patrones de lluvia no se relacionan con los periodos de crecimiento de la planta lo que ha sido reportado por Kemp (1983) en el desierto de Chihuahua. Sin embargo el crecimiento en estas especies se observó durante la temporada de lluvia.

Beatley (1974) ha identificado a la intensidad de la lluvia como agente disparador de los eventos fenológicos, para el desierto de Mojave con varios periodos de lluvias durante el año, los eventos biológicos están relacionados con la cantidad de lluvia del periodo anterior, el otoño.

En zonas áridas el control de la lluvia sobre los eventos biológicos parece ser evidente, los periodos de crecimiento y reproducción están limitados por la disponibilidad de humedad (Noy-Meir 1973). Sin embargo la precipitación por sí sola no da idea de la cantidad de agua disponible para las plantas, el suelo y las características que presenta (textura, drenaje etc.), juegan un papel importante para la disponibilidad del agua, en este sentido una idea más cercana acerca de el agua que está disponible para las plantas podría obtenerse a partir del potencial hídrico del suelo (Kemp 1983), sin embargo debe tomarse en cuenta que los desiertos son muy heterogéneos.

BIBLIOGRAFIA

- Arriaga M. V. (1990) Fenología de 12 especies de la Montaña de Guerrero, México: Elementos para su manejo en una comunidad campesina. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Ackerman T.L. & S.A. Barger (1974) Phenological studies in the Mojave Desert at Rock Valley (Nevada test site). In Lieth, H. (ed.) Phenology and Seasonality Modeling, Springer-verlag. págs 215-222
- Beatley J.C. (1974) Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystem. Ecol. 55: 856-863.
- Bravo (1978) Las Cactáceas de Mexico, UNAM, México.
- Frankie G. W., H. G. Baker & P. A. Opler (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowland in Costa Rica. J. Ecol. 62: 881-913
- García E. (1973) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen, Instituto de Geografía, UNAM.
- Jackson L. E. & L. C. Bliss (1984) Phenology and water relations of three plant life forms in a dry tree-line meadow. Ecol. 65(4): 1302-1324.
- Kemp P. R. (1983) Phenological patterns of Chihuahua desert plant in relation to the timing of water availability. J. Ecol. 71: 427-436.

Noy-Meir I. (1973) Desert ecosystem: environment and producers.

Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 25-51.

Rzedowski J. (1978) Vegetación de México. Ed Limusa , México.

Smith C. E. (1965) Flora of Tehuacán Valley. Fieldiana Bot. 31:107-143

Solbrig, O. T., Barbour M. A., Croos J., Golstein G., Love C. H., Morello J., & Yang T. W. (1977). Strategies and community pattern of desert plant. In: Orians G. H. & Solbrig O.T. (Eds.) Convergent evolution in warm desert. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Penn. págs.: 68-106.

Valiente-Banuet A. (1991) Dinámica del establecimiento de cactáceas: Patrones generales y consecuencia de los procesos de facilitación por plantas nodriza en desiertos. Tesis doctoral, Centro de Ecología, UNAM.

Valiente B. L. (1991) Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

Villaseñor J. L., Dávila P., & Chiang F. en prensa. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Bol. Soc. Bot. Mex.

Zavala-Hurtado J. L. (1982). Estudios ecológicos en el valle semiárido de zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia ausencia.

Biótica 7(1):99-115