

03058

1  
2ej-

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS PROFESIONAL Y  
DE POSTGRADO DEL C.C.H.  
CENTRO DE ECOLOGIA

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

COMPETENCIA EN PLANTAS DESERTICAS: INFERENCIAS DEL  
PATRON DE DISTRIBUCION Y EVIDENCIAS EXPERIMENTALES  
DE LOS EFECTOS DE LA COMPETENCIA EN TRES FORMAS DE  
VIDA DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE

TESIS que para obtener el grado de  
Doctor en Ecología

presenta:

Oscar Luis Briones Villarreal

México, D.F.

Junio 1992



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

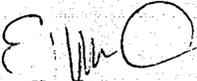
Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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.

## CONTENIDO

Resumen (Abstract)

- CAPITULO I.      Introducción
- CAPITULO II.     Relaciones espaciales y sistema radicular de tres especies perennes del Desierto Chihuahuense
- CAPITULO III.    Uso del agua entre plantas solitarias y asociadas de tres especies perennes del Desierto Chihuahuense
- CAPITULO IV.    Efectos de la remoción de especies en tres formas de vida coexistentes en un matorral del Desierto Chihuahuense
- CAPITULO V.     Conclusiones generales



Vo.Bo.  
Dr. Exequiel Ezcurra  
Asesor de Tesis

## RESUMEN

Existen dos planteamientos contradictorios acerca de la importancia de la competencia entre las especies vegetales de las comunidades áridas y semiáridas del mundo. Uno de estos planteamientos señala que la competencia entre las plantas de los ambientes desérticos puede no existir o ser relativamente débil, debido al medio ambiente agobiante y con bajos niveles de recursos. El otro planteamiento indica que la competencia, principalmente por el agua del suelo, puede ser frecuente y de gran relevancia en la estructuración de las comunidades vegetales, debido a su baja disponibilidad y a que es un factor crítico en el establecimiento y crecimiento de las plantas en las regiones desérticas.

Para abordar este problema se realizaron dos estudios descriptivos y dos experimentos en una comunidad vegetal del Desierto Chihuahuense. Se seleccionaron tres especies perennes y relativamente comunes: Laurea tridentata, Opuntia rastrera e Hilaria mutica. Considerando que son tres especies contrastantes en forma de vida y que el medio ambiente es fuertemente limitante, es de esperarse la segregación en el uso de los recursos y que la competencia sea poco importante. Alternativamente, debido a la escasez de agua característica de los ambientes desérticos, también es de esperarse que la competencia por este recurso sea muy fuerte.

El estudio de las relaciones espaciales entre las especies permitió inferir que algunos de los patrones encontrados podrían ser el resultado de interacciones

competitivas entre las plantas. También se encontró que las especies poseen sistemas radiculares distintos y que solamente son competidoras potenciales en los primeros centímetros del suelo.

Se realizaron dos experimentos de campo para analizar si existe la competencia en estos ambientes. En un experimento de remoción de especies, en donde se dejó a las plantas a la libre captura del agua de lluvia, y con la presencia de escorrentía superficial, no se encontraron evidencias de competencia entre las especies. Inclusive la presencia de vecinos fue benéfica. Sin embargo, cuando se forzó a entrar al agua en el suelo, a través de un experimento de riego equivalente a un evento de lluvia relativamente alto, entonces sí se observaron efectos competitivos.

Se encontró que la competencia entre las especies (principalmente por consumo de agua) puede modificar el crecimiento de las plantas y puede jugar un papel importante en la estructuración de esta comunidad desértica. La importancia de la competencia parece ser distinta entre las especies y depender de la distribución espacial y temporal de los recursos. También se observó que en la comunidad vegetal existen procesos positivos o de facilitación. Aunque estos procesos fueron relativamente débiles, es posible que puedan modificar los efectos de la competencia.

## ABSTRACT

Two contradicting views concerning the importance of competition in arid and semiarid plant communities have been put forth. One of them suggests that competition between plants is unimportant as plant growth is basically limited by the harsh environment. The other view proposes plant growth is limited by an intense competition for water, a scarce and important resource.

To test these ideas, two descriptive studies and two field experiments were developed in a plant community of the Chihuahuan Desert. Three common perennial species were chosen: Larrea tridentata, Opuntia rastrera and Hilaria mutica. Considering that each species is a different life-form and that the environment is strongly limiting, the first view would predict a marked resource partitioning between species and no competition. In contrast, the second view would predict intense competition for water, the most limiting resource.

The study of spatial relationships between species showed patterns that could be attributed to competitive interactions between plants. Also, it was found that the species presented different root systems and that they are potential competitors only in the first centimeters of the soil.

Two field experiments were done to analyze whether competition was occurring. In a species removal experiment, where plants were set free to capture water, no evidence of competition was observed. Contrarywise, the presence of neighbors enhanced plant growth. On the other hand, during an irrigation experiment in which water was forced into the soil,

competitive effects could be observed. This irrigation was equivalent to a strong rain event.

It is concluded that competition between species (mostly by water consumption) could influence plant growth and could play an important role in the structure of a desert community. The importance of competition seems to be different between the species and to rely on the spatial and temporal resource availability. Facilitation or positive effects in the plant community were also noted. Eventhough these effects were relatively weak, they could influence the competition effects.

## CAPITULO I

### INTRODUCCION

La competencia entre las especies como fuerza estructuradora de la comunidad ha sido objeto de estudio de los ecólogos desde hace mucho tiempo. Lo anterior se debe a la importancia que ha tenido en el desarrollo del pensamiento ecológico el "principio de exclusión competitiva", que establece que si dos o más especies compiten por los mismos recursos limitantes, todas excepto una de ellas (el mejor competidor) serán conducidas a la extinción (Crawley 1986, Begon *et al.* 1986). Llevado al extremo, este principio ha permitido concebir a las comunidades como un conjunto de especies co-evolucionadas, segregadas en el uso de los recursos por competencia en el pasado (Connell 1980).

En sentido amplio, la competencia es una interacción negativa entre dos individuos (Keddy 1989), en la que un organismo consume un recurso que podría haber estado disponible y haber sido consumido por otro y como consecuencia uno de ellos crece más lentamente, deja menor descendencia o su riesgo de muerte es más alto (Begon *et al.* 1986). Las plantas pueden competir indirectamente a través de la explotación de recursos compartidos y directamente por interferencia causando daño al liberar sustancias tóxicas, abrasión mecánica o sobrecrecimiento (Connell 1990). La competencia por recursos puede a su vez ser dividida en competencia por recursos del

suelo y competencia por luz (Tilman 1990).

La competencia entre las plantas puede presentarse entre individuos conespecíficos o de otra especie y aunque puede ocurrir competencia entre un solo par de individuos, es común en la naturaleza que una planta compita con más de un individuo. Al efecto que causan todos los vecinos sobre un individuo se le ha llamado intensidad de la competencia (Keddy 1989) y se dice que la competencia es difusa cuando varias especies compiten con otras (MacArthur 1972, Begon *et al.* 1986).

En años recientes la importancia y aún la existencia misma de la competencia en la naturaleza ha sido cuestionada debido, sobre todo, a que sólo se ha demostrado claramente en pocas ocasiones y al surgimiento de explicaciones alternativas (Connell 1983, Schoener 1983, Fowler 1986, Crawley 1986, Begon *et al.* 1986). La heterogénea distribución espacial y temporal de hábitats y de recursos y el juego de otras interacciones como la depredación, el parasitismo y la facilitación en el establecimiento de los individuos han sido señaladas como fuerzas importantes en la organización de la comunidad (Crawley 1986, Begon *et al.* 1986). Asimismo, se ha dicho que las especies pueden diferir debido a las ventajas de evitar el entrecruzamiento interespecífico o simplemente que los patrones actuales de la comunidad han surgido por azar (Begon *et al.* 1986).

Por otra parte, Schoener (1983) y Connell (1983) concluyen que la competencia interespecífica ha sido demostrada en el campo para muy diversos grupos de especies, propios de distintos ambientes, sugiriendo que se trata de un fenómeno de amplia distribución en la naturaleza. Al parecer, su importancia como fuerza estructuradora de

la comunidad es variable según el tipo de organismos involucrados (Begon *et al.* 1986).

Comúnmente se ha asociado la coexistencia de las especies en una comunidad con la diferenciación de nichos, independientemente de la importancia que un medio ambiente heterogéneo puede jugar. En plantas, la diferenciación de nichos podría ocurrir a través de diferencias en las demandas relativas de los recursos por competencia en el consumo y de la separación espacial (p. ej. diferentes horizontes del suelo) o temporal (p. ej. distintos tiempos de actividad) por competencia por espacio (Fitter 1987).

Son dos las hipótesis que podrían explicar los patrones complementarios o la diferenciación de nichos entre las especies de la comunidad. La primera, que ha sido denominada la de "complementaridad inherente" (Fitter 1987), asume que ha habido segregación evolutiva por competencia, en donde la diferenciación de nichos es resultado de la competencia en el pasado, o bien que simplemente las especies son diferentes y por lo tanto poseen distintos comportamientos: no compiten actualmente y nunca han competido. Esto último es importante porque señala que las diferencias entre las especies no son, por sí mismas, indicadoras de que la diferenciación del nicho ha sido forjada por competencia (Begon *et al.* 1986). La segunda hipótesis o de "complementaridad no inherente", asume que dichos patrones son el resultado de la interacción competitiva actual entre las especies, a través del desplazamiento espacial o temporal de algunas especies de los sitios favorables. Si una especie (o varias) es liberada experimentalmente de la competencia al excluir al competidor potencial, se esperaría, de acuerdo a la hipótesis de complementaridad no inherente, que dicha

liberación se manifestase en una extensión de su nicho realizado (sensu Hutchinson). Lo anterior presupone que las especies retienen la capacidad de extender su nicho realizado en ausencia de competidores. Si, por el contrario, dicha extensión no ocurriese, alternativamente se apoyaría la otra hipótesis.

En los trabajos sobre las regiones áridas y semiáridas existen postulados contradictorios acerca de la importancia de la competencia. Shreve (1951) y Went (1955) han negado que la competencia ocurra entre las plantas del desierto. Grime (1979) ha sugerido que la competencia es de menor importancia en medio ambientes "estresantes", con altas tasas de disturbio y bajos niveles de recursos. Al contrario, la teoría desarrollada por Tilman (1988) sobre competencia por recursos sugiere que las plantas deberían competir fuertemente en hábitats con escasez de recursos. Connell (1975) menciona que al parecer muchas especies rara vez alcanzan densidades de población lo suficientemente grandes para competir por recursos, debido a las condiciones físicas del medio ambiente o a la depredación en sus estados juveniles. Cody (1986) desarrolla la idea de que diferencias en la forma de vida de las plantas permiten la segregación interespecífica en las estrategias de intercepción de luz, agua y nutrientes promoviéndose la coexistencia, y Kemp (1983) encontró en el Desierto Chihuahuense grupos de especies, diferentes en forma de vida y mecanismo fotosintético, adaptados para crecer en distintos tiempos del año, sugiriendo segregación en el uso del agua.

Los estudios sobre el patrón de la distribución espacial de los individuos comprenden la mayoría de las evidencias indirectas o no experimentales de la ocurrencia de la competencia (Fowler 1986). La hipótesis es que la competencia entre

plantas vecinas conduce a crecimiento y sobrevivencia denso-dependiente y las plantas que están agrupadas en áreas pequeñas crecerán más lentamente y su probabilidad de muerte será mayor (Phillips y MacMahon 1981). En consecuencia, la competencia convertirá las distribuciones agregadas en distribuciones al azar y posteriormente éstas últimas en regulares (o sobredispersadas). Correlaciones positivas de la distancia entre plantas vecinas y su tamaño son consideradas resultado de la competencia. Aunque varios trabajos parecen apoyar la hipótesis anterior, Fowler (1986) menciona que padecen de errores en su interpretación: 1) se han reconocido fallas en distinguir individuos creciendo muy juntos como individuos separados, que pueden introducir un sesgo a favor de correlaciones positivas, 2) la heterogeneidad ambiental y la dispersión restringida de semillas pueden contrarrestar la tendencia de la competencia a producir patrones regulares y correlaciones positivas, 3) las mediciones del patrón son dependientes de la escala, 4) las correlaciones positivas pueden no presentarse simplemente porque cada planta compite con muchas plantas vecinas diferentes y 5) mientras que una distribución regular puede razonablemente ser atribuida a la competencia, la ausencia de tal distribución no es evidencia de la ausencia de la competencia.

Otras evidencias indirectas de la competencia entre plantas han surgido de los trabajos sobre las asociaciones de plantas nodriza (arbustos o árboles) y cactáceas (Yeaton 1978, Vandermeer 1980, McAuliffe 1984, Valiente-Banuet *et al.* 1991a). A partir de las distribuciones observadas de las especies, considerando distintas clases de edad e individuos muertos, estos autores han sugerido que ocurre reemplazamiento local de una

planta por otra debido a competencia. Sin embargo, se admite como explicación alternativa que secuencias de ocupación en un sitio pueden ocurrir en ausencia de interacciones negativas, simplemente por diferencias en el tiempo de establecimiento y longevidad de las plantas involucradas (McAuliffe 1988). No es fácil separar estos dos posibles eventos, a partir solamente de la observación.

Fowler (1986) revisa los estudios experimentales que han aportado evidencias directas de la ocurrencia de la competencia en desiertos. Se han demostrado efectos de la competencia entre arbustos, zacates y hierbas anuales en las zonas áridas y semiáridas de Norteamérica (de Arizona, Sonora y Chihuahua), Israel (Negev) y Sur de África. Algunos autores han concluido que la competencia puede restringir la distribución de una especie o afectarla en distintos estados del ciclo de vida. Sin embargo, a la fecha son escasos los trabajos en que se han incluido varias especies.

Un elemento de gran importancia para las comunidades del desierto es el agua y las plantas han desarrollado una alta diversidad de adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de historia de vida que les permiten maximizar su sobrevivencia durante los períodos de sequía (Turner y Kramer 1980, Ehleringer 1985). Ya se ha mencionado que la gran diversidad de formas de vida de los desiertos (Shreve 1951, Miranda 1955) ha sido interpretada como reflejo de la separación o diferenciación de nichos entre las especies y que dicha diferenciación reduciría la competencia entre ellas (Shreve 1951, Cody 1986).

Por otra parte, la disponibilidad del agua del suelo se ha señalado como un factor crítico en el establecimiento y crecimiento para las plantas de zonas desérticas, debido a

los bajos niveles de precipitación, prolongados períodos de sequía y altas demandas evaporativas de la atmósfera, por lo que la competencia por el agua del suelo puede ser muy importante (Fonteyn y Mahall 1981, Robberecht *et al.* 1983, Ehleringer 1984). Asimismo, Nobel (1988a) ha calculado para Agave deserti y Opuntia ficus indica, cuando el agua no es limitante, productividades anuales 3.1 y 5.9 veces más altas que sus valores promedio de 0.71 y 0.27 kg·m<sup>2</sup>·año, respectivamente. Y para Agave fourcroydes (Nobel 1985) cultivado en sitios con mayor precipitación como en Yucatán (México) y O. ficus indica (Acevedo *et al.* 1983) bajo riego en Chile central, se ha encontrado que sus productividades anuales son comparables a aquellas de las cosechas agrícolas convencionales (de 1.0 kg·m<sup>2</sup>·año, en promedio).

Como puede observarse, los planteamientos anteriores conducen a conclusiones opuestas sobre la importancia de la competencia por agua en las zonas áridas y semiáridas. El primero señala que la competencia entre las plantas de los ambientes desérticos puede no existir o ser relativamente débil y, al contrario, el segundo planteamiento indica que la competencia por el agua del suelo puede ser muy fuerte y de gran importancia en la estructuración de las comunidades que se establecen en esos ambientes.

Para abordar este problema se diseñaron algunos estudios en una comunidad desértica del desierto chihuahuense, seleccionando tres especies perennes, distintas en su forma de vida y relativamente abundantes en la comunidad vegetal. Larrea tridentata (DC.) Cov., es un arbusto micrófilo perennifolio con cutículas resinosas, capaz de mantener fotosíntesis y división celular con potenciales de agua menores que los de la

mayoría de otras especies (Barbour *et al.* 1977); Opuntia rastrera Weber, es una cactácea suculenta con la capacidad de almacenar agua en sus tejidos, produce cladodios en cadenas laterales y cuando se desprenden son capaces de enraizar y constituir otro individuo; e Hilaria mutica (Buckl.) Benth., es una gramínea amacollada que posee rizomas de cortos entrenudos que forman grupos más o menos circulares de culmos.

Existen tres aproximaciones básicas para explorar el papel de la competencia en la naturaleza (Keddy 1989, Diamond 1986). La primera es descriptiva, en donde los datos colectados de una comunidad son analizados estadísticamente para buscar patrones que puedan ser atribuidos a la competencia. La segunda es a través de estudios de tipo comparativo (o experimentos naturales, *sensu* Diamond 1986) en los cuales la variable independiente no está bajo el control del investigador. Ejemplos de estos estudios incluyen la comparación entre dos islas o habitats, o la exploración del patrón de variación a lo largo de gradientes ambientales. La última aproximación la constituyen los estudios experimentales (de laboratorio o de campo) en donde se manipulan deliberadamente una o más variables independientes (como la abundancia de los vecinos), mientras se registra la respuesta de las variables dependientes de interés, que usualmente miden el desempeño o adecuación de los individuos (Keddy 1989). Cabe mencionar que los estudios de manipulación en el campo poseen dos desventajas inherentes al diseño experimental (Diamond 1986): 1) existen límites prácticos en la replicación y selección de sitios y es común la pseudoreplicación de sitios (Hulbert 1984), y 2) los resultados pueden variar con el año, estación o localización geográfica de las parcelas, debido a que dependen de variables no reguladas (abióticas y bióticas) que

afectan tanto a los sitios experimentales como a los de control. Sin embargo, el uso de un adecuado diseño experimental puede salvar ésta última desventaja y la pseudoreplicación puede evitarse (Underwood 1986). Como contrapeso, el realismo que se adquiere al trabajar con comunidades naturales y la posibilidad de experimentar con varias especies a la vez son atributos de este tipo de experimentos.

En este trabajo se utilizaron las aproximaciones descriptiva y experimental y los resultados de las investigaciones se presentan como capítulos independientes.

La aproximación descriptiva permite hacer inferencias acerca de la importancia de la competencia en la estructuración de las comunidades (Pielou 1983, Fowler 1986, Campbell *et al.* 1991) y tiene algunas ventajas sobre los experimentos de campo (Welden *et al.* 1988, Wilson 1991): 1) se realizan en el medio ambiente en donde crecen las plantas, 2) los resultados reflejan patrones producidos en un lapso de tiempo que han influido el crecimiento de plantas perennes, y 3) no dependen de las preferencias del habitat de una especie en particular. En el segundo capítulo se mencionan los resultados obtenidos a partir de un análisis del patrón espacial de distribución de las tres especies consideradas y de la relación entre la distancia y la suma de los tamaños de los vecinos cercanos. En ese mismo capítulo se hace una descripción de los sistemas radiculares superficial y profundo de las tres especies.

La manipulación experimental de las densidades de una o más especies (adicionando o excluyendo individuos de la comunidad), es el método que mayor éxito ha tenido en demostrar la ocurrencia de la competencia en el campo, de acuerdo a tres revisiones sobre el tema (Schoener 1983, Connell 1983, Fowler 1986). En los capítulos

tercero y cuarto de la tesis se mencionan los resultados obtenidos en dos experimentos de campo sobre la intensidad de la competencia (sensu Keddy 1989). En el capítulo tercero se documenta el uso del agua de un solo evento de riego, equivalente a 30 mm de lluvia, entre los individuos de H. mutica, O. rastrera y L. tridentata bajo dos niveles naturales de vecindad (solitarios o asociados). En el capítulo siguiente se presentan los efectos de la remoción de todas las especies de la comunidad vegetal, sobre las tres formas de vida consideradas; dicha remoción se sostuvo durante todo un período de crecimiento (un experimento tipo "press", según Bender et al. 1984).

Finalmente, en el capítulo de la conclusiones generales se subrayan los resultados más importantes y se intentan relacionar las evidencias encontradas acerca de la competencia entre las plantas en el sitio de estudio.

Descripción del sitio de estudio, clima, suelo y vegetación.

La zona de estudio se encuentra dentro de la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango, aproximadamente en 104° 15' O y 26° 30' N, a 1150 m de altitud.

Posee un clima árido, con inviernos frescos, veranos cálidos, lluvias estivales y 8 a 9 meses de estación seca (Cornet 1988). La siguiente información climática, analizada por Cornet (1988), proviene de la Estación Ceballos. La temperatura media anual (período 1958-1983) es de 20.8°C, con fuerte variación estacional. Los inviernos son frescos (media de las mínimas de enero 3.9°C) con importante número de heladas (37 días), repartidas de noviembre a abril. Los veranos son cálidos (media de las máximas de junio 36.1°C). A la fuerte amplitud anual se agregan fuertes amplitudes diarias a lo largo de todo el año (amplitud media diaria 20°C). La precipitación media anual es de 264 mm (período 1956-1983), con mínima de 80.8 mm y máxima de 512.5 mm y 40 días de lluvia en promedio anual. La mayor precipitación se produce en verano, ya que las lluvias de junio a septiembre representan 71% del total anual. Las lluvias de invierno, de diciembre a febrero, representan 9%. La evaporación media anual es de 2504 mm (período 1957-1983).

Durante la fase experimental (mayo 1989 - abril 1990) se registraron, en una estación meteorológica localizada aproximadamente a 500 m de las parcelas experimentales, 35 eventos de lluvia diaria, 27 de ellos menores a 5 mm y solo 4 superiores a 10 mm; la precipitación total durante ese período fue de 173 mm; es decir, 91 mm menor que el promedio anual de largo plazo señalado por Cornet (1988). En los

meses de diciembre y enero se presentaron 12 días con temperaturas inferiores a 0°C.

El sitio experimental se encuentra en la bajada inferior de una ladera que acumula material de las porciones superiores. La pendiente del sitio fluctúa entre 2 a 6% y los suelos son de tipo Yermosol háplico (según la clasificación FAO-UNESCO), sobre coluviones pedregosos de elementos de tamaño mediano a fino que reposan a mediana profundidad (80 a 120 cm) sobre lutitas (Delhoume 1988). Los arroyos son importantes y se orientan en el sentido de la pendiente. De acuerdo a Delhoume (1988), los horizontes del suelo presentan las siguientes características:

Horizonte A1, 0 a 24 cm - pardo a pardo oscuro - numerosos elementos gruesos (gravas, piedras, bloques) - textura acillo-limosa - estructura particular - poroso, porosidad tubular - materia orgánica 1% - numerosas raíces, finas y muy finas - muy calcáreo - pH 8.2 - transición clara y regular.

Horizonte Bk, 24 a 90 cm - pardo claro - numerosos elementos gruesos (gravas, piedras, bloques) - textura arcillosa - estructura poliédrica subangulosa, clara - poco poroso, porosidad tabular - pH 8.2 - materia orgánica 0.4% - algunas raíces, muy finas y finas - algunas acumulaciones calcáreas secundarias, blancas, en parches.

Mayor a 90 cm, roca madre (lutita) poco alterada, poliedros y plaquetas de algunos centímetros.

La información sobre la densidad y cobertura de las plantas en el sitio de estudio muestra que L. tridentata, O. rastrera y H. mutica son las especies más abundantes de la comunidad vegetal (ver Tabla 1, capítulo II). Las tres especies en conjunto representan

77.6% del total del número de individuos y 77.7% de la cobertura de la comunidad (aunque la cobertura de Q. rastrera no se estimó).

En un estudio sobre la fenología de algunas especies leñosas y herbáceas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Cornet *et al.* (1984) observaron que la vegetación presenta una fase de latencia en los meses más fríos del año (diciembre y enero), independiente de las precipitaciones que puedan ocurrir durante ese período; además, mencionan que la actividad (foliación, floración y fructificación) en la primavera se inicia con la elevación de la temperatura del aire y que la fase de actividad principal corresponde al período más húmedo, de julio a septiembre.

## CAPITULO II

RELACIONES ESPACIALES Y SISTEMA RADICULAR DE TRES ESPECIES  
PERENNES DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE

## RESUMEN

Se describen las relaciones espaciales y el sistema radicular superficial y profundo de tres especies dominantes y de forma de vida contrastantes (Larrea tridentata, Opuntia rastrera e Hilaria mutica), de una comunidad arbustiva del Desierto Chihuahuense.

El análisis de los vecinos más cercanos mostró que las tres especies se encuentran parcialmente segregadas; es decir, el vecino más cercano para cada una de las especies fue con mayor frecuencia una planta de su misma especie.

La relación entre la distancia y la suma de los tamaños de los vecinos más cercanos permitió inferir que ha habido competencia intraespecífica en O. rastrera y H. mutica, pero no en L. tridentata. El análisis también permitió inferir competencia interespecífica entre O. rastrera y L. tridentata y entre O. rastrera y H. mutica, mientras que la relación entre L. tridentata y H. mutica no mostró ninguna tendencia.

La distribución vertical y la extensión superficial de las raíces fue distinta para cada una de las especies. L. tridentata y H. mutica presentaron raíces en todo el perfil de profundidad (0 a 0.75 m). La primera concentró alrededor de 70% de sus raíces

entre 0.1 y 0.3 m y la segunda entre 0.05 y 0.3 m. De manera distinta, O. rastrera distribuyó 87% de sus raíces solamente entre 0 y 0.15 m. El promedio del área de influencia superficial fue mayor para L. tridentata (13.91 m<sup>2</sup>), decreciendo para O. rastrera (6.61 m<sup>2</sup>) y H. mutica (0.51 m<sup>2</sup>). Este orden se invirtió en los valores de densidad radicular (longitud por volumen de suelo): L. tridentata (10.11 m/m<sup>3</sup>), O. rastrera (26.08 m/m<sup>3</sup>) y H. mutica (152.5 m/m<sup>3</sup>).

Estos resultados son evidencias indirectas de que en la comunidad vegetal han existido procesos competitivos que han influido sobre el crecimiento individual y la distribución espacial entre las plantas. Por otra parte, las diferencias entre los sistemas radiculares de las especies pueden conducir a la explotación diferencial de los recursos del suelo y a favorecer su coexistencia.

**Palabras clave:** Larrea tridentata, Opuntia rastrera, Hilaria mutica, Competencia, Relaciones espaciales, Sistema radicular, Desierto Chihuahuense.

## INTRODUCCION

Una de las pocas generalizaciones que pueden hacerse acerca de la vegetación es que su distribución espacial es heterogénea (Greig-Smith 1979). La documentación de esa heterogeneidad, a través del análisis de las relaciones espaciales entre los individuos, es un método para el estudio de la competencia entre las especies (Keddy 1989).

A partir de la descripción del patrón espacial y de la relación entre la distancia y los tamaños de vecinos cercanos es posible realizar inferencias acerca de la importancia de la competencia en la estructuración de las comunidades (Pielou 1983, Fowler 1986, Campbell *et al.* 1991, Wilson 1991). La hipótesis es que la competencia entre plantas vecinas conduce a crecimiento y sobrevivencia denso-dependientes y las plantas que están más juntas serán más pequeñas y tendrán mayor probabilidad de morir (Pielou 1962, Fowler 1986). Implícito en esta inferencia, está el hecho de que los recursos son limitantes, que éstos se encuentran distribuidos uniformemente (esto es, los recursos no varían espacialmente), que el tamaño de la planta y la adquisición de los recursos son proporcionales y que los recursos no utilizados por una planta serán explotados por sus vecinos (Caldwell 1990).

La caracterización del sistema radicular de las especies en una comunidad permite describir la diferenciación espacial del nicho bajo el suelo y ayuda a entender las relaciones espaciales entre las plantas (Cody 1986, Manning y Barbour 1988, Huante *et al.* 1992).

En este trabajo se describen las relaciones espaciales y el sistema radicular

profundo y superficial de tres especies dominantes y distintas en forma de vida, de una comunidad arbustiva del desierto chihuahuense. Larrea tridentata (DC.) Cov. es un arbusto micrófilo perennifolio, Opuntia rastrera Weber es una cactácea suculenta que produce cladodios en cadenas laterales e Hilaria mutica (Buckl.) Benth. es una graminéa amacollada con rizomas de entrenudos cortos que forman grupos más o menos circulares de culmos.

## METODOLOGIA

En un área de 1600 m<sup>2</sup> (80 x 20 m) de la comunidad vegetal se registró la identidad específica de cada planta y la de su vecina más cercana, así como la distancia entre ellas y el tamaño de cada una, considerando solamente individuos de Larrea tridentata, Hilaria mutica y Opuntia rastrera. Los individuos de las tres especies presentan tallos que se ramifican desde su base y por tal motivo la distancia entre ellos se calculó como la distancia entre el centro de cada grupo de tallos. Se obtuvieron los datos para todas las posibles combinaciones intraespecíficas (Larrea-Larrea, Hilaria-Hilaria y Opuntia-Opuntia) e interespecíficas (Larrea-Hilaria, Larrea-Opuntia e Hilaria-Opuntia). Para evaluar el tamaño de L. tridentata y H. mutica se registraron dos diámetros perpendiculares de su copa y se estimó su cobertura, para O. rastrera se contó el número de cladodios. Cuando el vecino más cercano para cierta planta estuvo fuera del área especificada, se midió la distancia y tamaño de éste último y se incluyó

en los análisis, pero nunca se utilizó como centro de medición.

Análisis de segregación. Este método sin área permite encontrar patrones de las especies con relación a otras, independientemente del patrón espacial y densidad de cada una de las especies (Pielou 1961, 1983). Una especie está segregada de las otras si su vecino más cercano es un individuo de su misma especie (segregación positiva), en cuyo caso la especie tiende a ocurrir en grupos (Pielou 1983). Las especies están no segregadas (segregación negativa) si su vecino más cercano es una planta de otra especie. La segregación entre las especies puede ser parcial o total y el tipo de segregación entre ellas es una propiedad de la comunidad en estudio, independiente de la escala utilizada (Pielou 1961). En la comunidad artificialmente delimitada (1600 m<sup>2</sup>) se examinó cada individuo y se anotó la especie a la cual pertenecía y la de su vecino más cercano, midiendo la distancia entre las plantas en cuestión. Para probar si las frecuencias observadas difieren significativamente de lo esperado se utilizó una prueba de  $\chi^2$ . Nótese que los valores observados (para 1600 m<sup>2</sup> en este caso) son las frecuencias poblacionales de las especies y no sus estimados, ya que cada planta en la población ha sido examinada.

Correlación entre distancia y tamaño del vecino más cercano. Se ha sugerido que las correlaciones positivas de la distancia entre plantas vecinas y la suma de sus tamaños son resultado de la competencia y por lo tanto la ausencia de correlación positiva significa ausencia de competencia (Pielou 1962, Yeaton y Cody 1976, Yeaton *et al.* 1977, Gulmon *et al.* 1979, Wilson 1991). No obstante, correlaciones positivas pueden no presentarse simplemente porque cada planta puede competir con muchas plantas vecinas

diferentes (Fowler 1986), o debido a una compensación entre fuerzas positivas y negativas (Pielou 1983, Schulter 1984). Con los valores de las distancias entre los vecinos más cercanos y la suma de sus tamaños se calcularon correlaciones lineales para todas las combinaciones intra e interespecíficas. La transformación de los datos a  $\log_{10}$  no mejoró las correlaciones. Para sumar los tamaños de las plantas medidos de distinta manera en las comparaciones interespecíficas (cobertura en L. tridentata y H. mutica y número de cladodios en O. rastrera), los valores de una especie se modificaron de tal manera que la varianza muestral fuese la misma entre ésta especie y aquella con la que se comparase (Yeaton y Cody 1976, Yeaton *et al.* 1977). Los valores de la especie que presentó menor varianza se multiplicaron por la relación ( $S_2 / S_1$ ), en donde  $S_1$  es la desviación estándar de los valores de la especie con mayor varianza. Finalmente, debe considerarse la posibilidad de que en este estudio haya habido errores al distinguir individuos creciendo muy juntos y que éstos hayan introducido un sesgo a favor de correlaciones positivas entre los tamaños y distancias de las plantas vecinas (Ebert y McMaster 1981).

Distribución del sistema radicular. Se utilizaron 18 individuos en total, 6 de cada especie. Para cada especie se seleccionaron plantas relativamente aisladas y con tamaños cercanos a su valor promedio en el sitio de estudio, de acuerdo a un análisis previo (Fig. 1).

Debido a la dificultad de manipulación de las raíces finas del suelo, no se consideró en este estudio a las raíces con un diámetro menor a 1 mm en las excavaciones de L. tridentata y O. rastrera, o menor a 0.5 mm en las de H. mutica.

Distribución vertical del sistema radicular. Para conocer la distribución vertical o en profundidad de las raíces de las tres especies se utilizó la técnica del perfil (Böhm 1979). Se obtuvieron nueve perfiles verticales, de tres individuos de cada especie. Con una plantilla cuadrículada cada 0.05 m se determinó el número de intersecciones de las raíces por  $\text{cm}^2$  de cada individuo. Para evitar que el corte de las raíces durante la excavación moviera de lugar a las raíces de los individuos, el perfil se situó a 0.15 m del centro (en L. tridentata y O. rastrera) o de la periferia (en H. mutica) de la planta y se extendió a ambos lados, hasta una distancia de 1.05 m para L. tridentata y O. rastrera y de 0.35 m para H. mutica. La profundidad de excavación fue de 0.75 m. Así, cada perfil representa el valor promedio de dos lados. La cobertura promedio de la copa de los individuos excavados de L. tridentata fue de  $1.88 \text{ m}^2$  (desviación estándar, d.e. = 0.66) y de H. mutica  $0.13 \text{ m}^2$  (d.e. = 0.04). El número promedio de cladodios de los individuos excavados de O. rastrera fue de 20.3 (d.e. = 1.3). Las excavaciones se realizaron del 10 al 23 de abril de 1990.

Distribución superficial de las raíces. Con base en una cuadrícula se dibujaron las raíces superficiales, cuidadosamente expuestas por excavación manual, de nueve individuos (tres por especie), distintos a los utilizados anteriormente. Con un "curvímetro" o instrumento para medir líneas sobre un mapa, se cuantificó la longitud de cada una de las raíces. Con fines de calibración se midieron en el campo las raíces de mayor longitud de cada individuo. La cobertura promedio de los individuos de L. tridentata fue de  $3.15 \text{ m}^2$  (d.e. = 0.74) y de H. mutica  $0.19 \text{ m}^2$  (d.e. = 0.04). El número promedio de cladodios de O. rastrera fue de 18.3 (d.e. = 0.47). Se calculó el área de

influencia radicular con base en la longitud promedio de las raíces de mayor longitud (de acuerdo a lo observado en la cuadrícula): 1 m ó más para L. tridentata y O. rastrera, y 0.3 m ó más para H. mutica. La densidad radicular se estimó con base en la longitud total de las raíces y el volumen de suelo ocupado. La profundidad promedio máxima de excavación fue de 0.28 m para L. tridentata, 0.16 m para O. rastrera y 0.19 m para H. mutica. Esta diferencia en la profundidad de excavación es reflejo de la dureza del suelo y resistencia de la raíz de cada especie: a mayor profundidad no se tuvo seguridad para exponer la raíz sin mutilarla. De acuerdo a la información previamente obtenida sobre la distribución vertical de las raíces de las tres especies (Fig. 2), una gran proporción de sus sistemas radiculares se presenta en esas profundidades. Estas excavaciones se realizaron del 1 al 4 de diciembre de 1990 y del 8 al 10 de marzo de 1991. En todos los análisis estadísticos el umbral de significancia fue  $p = 0.05$ .

## RESULTADOS

Los datos de densidad y cobertura aérea para la zona de estudio muestran que O. rastrera, L. tridentata y H. mutica son las especies más importantes de la comunidad (Tabla 1), ya que representan 84.5% del número total de individuos y 77.8% de la cobertura vegetal de la comunidad (la cobertura de O. rastrera no se estimó). Los histogramas de frecuencia de tamaño para las tres especies (cobertura aérea en L. tridentata y H. mutica, y número de cladodios en O. rastrera), muestran que una alta

|   | <u>Opuntia</u><br><u>rastrera</u> | <u>Larrea</u><br><u>tridentata</u> | <u>Hilaria</u><br><u>mutica</u> | <u>Agave</u><br><u>aspririma</u> | <u>Fouquieria</u><br><u>splendens</u> | Otros | Total |
|---|-----------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|---------------------------------------|-------|-------|
| Número de individuos<br>en 100 m <sup>2</sup>             | 55                                | 6                                  | 12.66                           | 2.88                             | 0.44                                  | 10.22 | 87.2  |
| Cobertura Total<br>(m <sup>2</sup> / 100 m <sup>2</sup> ) | n.e.                              | 13.15                              | 1.79                            | 1.87                             | 1.63                                  | 0.78  | 19.2  |
| Porcentaje de<br>Cobertura Total                          | n.e.                              | 68.42                              | 9.35                            | 9.73                             | 8.46                                  | 4.04  | 100   |
| Cobertura Promedio<br>(m <sup>2</sup> / individuo)        | n.e.                              | 2.19                               | 0.14                            | 0.65                             | 3.66                                  | 0.44  | 6.7   |

Tabla 1. Densidad y cobertura de algunas especies de la comunidad. Valores promedio de 3 parcelas de 300 m<sup>2</sup> (n.e. = no estimado).

proporción de los individuos de H. mutica y O. rastrera pertenecen a las clases de menor tamaño (Fig. 1).

Análisis de segregación. El análisis de los residuales ajustados de los valores observados de frecuencia del vecino más cercano (Everitt 1977), reveló que existe segregación significativa entre los pares intraespecíficos de las tres especies ( $\chi^2_{(4)} = 158.7$ ,  $p < 0.0001$ , Tabla 2). Es decir, la probabilidad de que un vecino de una especie sea un individuo de la misma especie es más alta que lo esperado. Esta segregación no es total entre las especies, ya que el índice de segregación de Pielou (éxtendido para tres especies) fue de 0.31, mientras que tomaría el valor de uno si la población estuviese totalmente segregada (Pielou 1961). Probablemente como resultado de la tendencia de las tres especies a formar grupos, las relaciones interespecíficas planta base-planta vecino entre O. rastrera y H. mutica y entre O. rastrera y L. tridentata fueron de carácter negativo (Tabla 2); es decir, los individuos de estas especies tendieron a no ocurrir juntas. Sin embargo, las inferencias sobre las asociaciones en las que se involucran pares de especies no son totalmente válidas, porque las relaciones entre un par de especies no pueden ser independientes en una población con más de dos especies (Pielou 1983). Si en una población de tres especies (p. ej. A, B y C), A y B y también A y C están fuerte y negativamente asociadas, cuando A esté presente, B y C se comportarán como si estuviesen asociadas positivamente, a pesar de que en realidad se distribuyeran de manera independiente (Pielou 1983).

Correlación entre distancia y tamaño del vecino más cercano. Para cada pareja intra e interespecífica se graficaron los valores de distancia con el vecino más cercano y

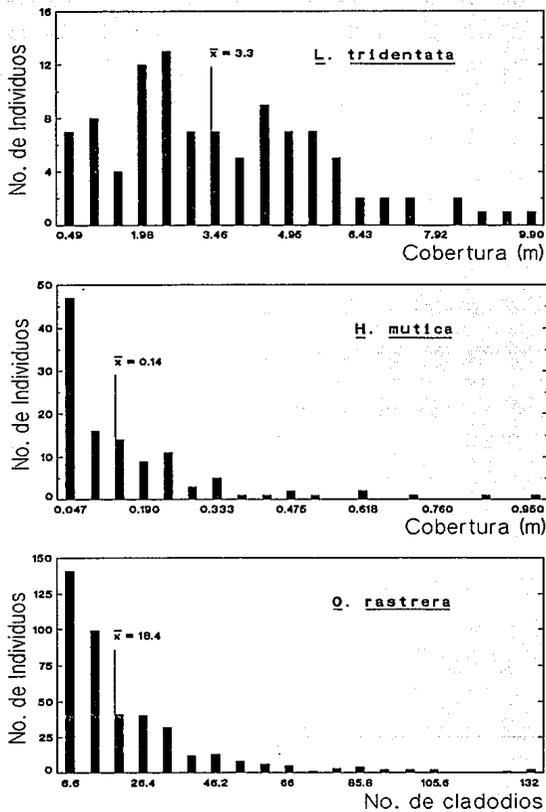


Figura 1. Distribución de la cobertura aérea (m) de *L. tridentata* ( $n = 102$ ) y *H. mutica* ( $n = 115$ ) y del número de claddios de *Q. rastrera* ( $n = 414$ ). Se indica el valor promedio.

|             |                      | Planta vecino más cercano |                  |                    |
|-------------|----------------------|---------------------------|------------------|--------------------|
|             |                      | <u>L. tridentata</u>      | <u>H. mutica</u> | <u>Q. rastrera</u> |
| Planta Base | <u>L. tridentata</u> | 22 (6.3)                  | 19 (0.8)         | 53 (-2.2)          |
|             | <u>H. mutica</u>     | 20 (1.6)                  | 90 (9.2)         | 101 (-4.8)         |
|             | <u>Q. rastrera</u>   | 41 (-2.7)                 | 99 (-4.6)        | 796 (3.0)          |
| Planta Base | <u>L. tridentata</u> | ++                        |                  | -                  |
|             | <u>H. mutica</u>     |                           | ++               | --                 |
|             | <u>Q. rastrera</u>   | -                         | --               | +                  |

Tabla 2. Frecuencias de vecindades más cercanas entre especies en una parcela de 80 m x 20 m. En paréntesis se indica el valor del residual ajustado.

En la parte inferior los signos +, - indican que se observó una mayor o menor frecuencia que la esperada, respectivamente. Asimismo, un signo =  $p < 0.05$ , dos signos =  $p < 0.01$

la suma de los tamaños de las plantas (Fig. 2). Se encontró una correlación positiva y significativa entre los pares conspecíficos de Hilaria-Hilaria y Opuntia-Opuntia y los pares interespecíficos Larrea-Opuntia e Hilaria-Opuntia (Tabla 3). Los coeficientes de determinación indican que la relación entre la distancia y la suma de los tamaños no fue perfecta. En todos los casos fue menor a 1, pero el valor más alto se encontró entre los individuos de Hilaria. Estos resultados sugieren que ha ocurrido competencia entre las parejas intraespecíficas Hilaria-Hilaria y Opuntia-Opuntia, así como entre las parejas interespecíficas Larrea-Opuntia e Hilaria-Opuntia. Para observar si la intensidad de la relación entre la distancia y la suma de los tamaños entre los individuos de una misma especie fue distinta a la que ocurrió entre los individuos de especies distintas, se compararon los coeficientes de correlación que resultaron significativos (Zar 1974). Los coeficientes de correlación de las parejas Larrea-Opuntia y Opuntia-Opuntia fueron significativamente diferentes entre sí ( $z = 2.01$ ,  $p < 0.05$ ), sugiriendo que la competencia intraespecífica entre los individuos de Opuntia ha sido más fuerte que la competencia interespecífica entre Larrea y Opuntia. También fueron distintos los coeficientes de correlación de Hilaria-Opuntia e Hilaria-Hilaria ( $z = 4.78$ ,  $p < 0.01$ ), indicando una vez más que la competencia intraespecífica, ahora entre individuos de Hilaria, ha sido más fuerte que la competencia interespecífica entre individuos de Hilaria y Opuntia. Por otro lado, los coeficientes de correlación de Hilaria-Opuntia y Opuntia-Opuntia no fueron significativamente distintos entre sí ( $z = 1.11$ ,  $p > 0.05$ ), sugiriendo que la competencia interespecífica entre Hilaria y Opuntia ha sido tan fuerte como la competencia intraespecífica entre plantas de Opuntia.

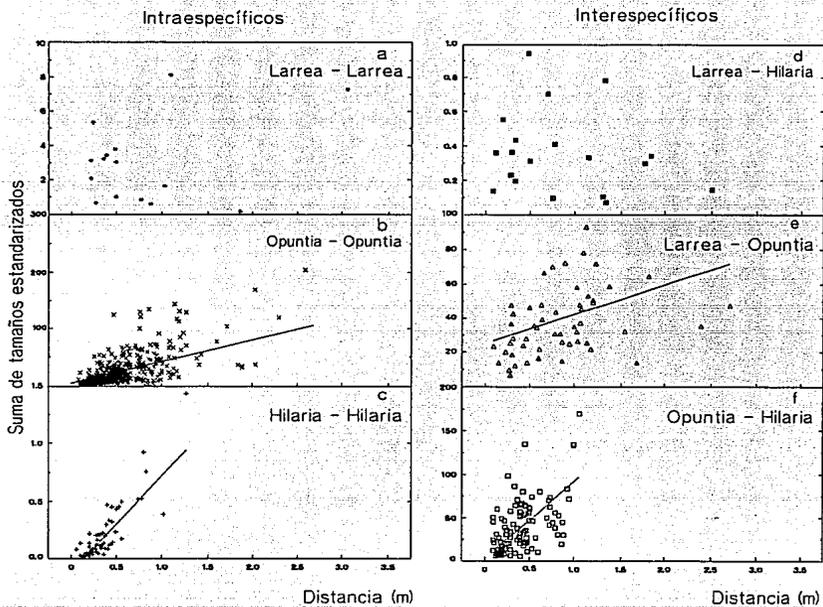


Figura 2. Relaciones entre la distancia del vecino más cercano y la suma de sus tamaños para pares de a) Larrea - Larrea, b) Opuntia - Opuntia, c) Hilaria - Hilaria, d) Larrea - Hilaria, e) Larrea - Opuntia y f) Opuntia - Hilaria. Solo se dibuja la línea en donde  $p < 0.01$ .

| Pareja            | $n$ | Distancia    | $r^2$ | $r$            |
|-------------------|-----|--------------|-------|----------------|
| Larrea - Larrea   | 22  | 0.93 (0.137) | 0.01  | 0.12 (0.22)    |
| Hilaria - Hilaria | 90  | 0.33 (0.021) | 0.72  | 0.85 (0.04) ** |
| Opuntia - Opuntia | 796 | 0.51 (0.011) | 0.34  | 0.59 (0.03) ** |
| Larrea - Hilaria  | 19  | 0.85 (0.151) | 0.04  | -0.19 (0.24)   |
| Larrea - Opuntia  | 53  | 0.85 (0.072) | 0.13  | 0.36 (0.13) ** |
| Hilaria - Opuntia | 101 | 0.42 (0.023) | 0.25  | 0.5 (0.09) **  |

Tabla 3. Número de pares ( $n$ ), distancia promedio en metros, coeficiente de determinación ( $r^2$ ) y coeficiente de correlación ( $r$ ) de la relación entre la distancia del vecino más cercano y la suma de sus tamaños para seis parejas. Se indica entre paréntesis un error estándar. El signo \*\* =  $p < 0.01$ .

Distribución del sistema radicular. Los sistemas radiculares vertical y superficial presentaron marcadas diferencias entre las tres especies (Fig. 3). La distribución del sistema radicular vertical fue distinta para cada una de las especies ( $F_{(2,85)} = 13.4$ ,  $p < 0.0001$ ); aunque fue relativamente similar entre H. mutica y L. tridentata. Las dos especies tuvieron raíces en todo el perfil (0-0.75 m), pero la primera presentó los valores más altos de intersecciones por  $\text{cm}^2$  (Fig. 3a). H. mutica concentró 70.2% de sus raíces entre 0.05 y 0.3 m de profundidad y L. tridentata presentó 71.3% entre 0.1 y 0.3 m. En cambio, O. rastrera presentó 87.3% de sus raíces entre 0 y 0.15 m (Fig. 3b).

El sistema radicular superficial también fue significativamente distinto entre las especies en el área de influencia radicular ( $F_{(2,6)} = 6.6$ ,  $p = 0.03$ ; Tabla 4), volumen de suelo ocupado ( $F_{(2,6)} = 8.2$ ,  $p = 0.02$ ), densidad radicular ( $F_{(2,6)} = 92.1$ ,  $p < 0.0001$ ) y casi fue así en la longitud total de las raíces ( $F_{(2,6)} = 4.4$ ,  $p = 0.07$ ). La longitud total promedio de las raíces superficiales fue de 33.42 m (error estándar, e.e. = 5.13) en L. tridentata, 24.8 (e.e. = 5.36) en O. rastrera y 14.31 (e.e. = 2.77) en H. mutica. El promedio de las raíces de mayor longitud, en ese mismo orden, fue de 2.01 (e.e. = 0.31), 1.42 (e.e. = 0.22) y 0.39 m (e.e. = 0.04). Asimismo, el área de influencia fue de 13.91 (e.e. = 4.02), 6.61 (e.e. = 2.04) y 0.51  $\text{m}^2$  (e.e. = 0.11), respectivamente. Este orden se invirtió en los valores de densidad: para L. tridentata fue de 10.11  $\text{m}/\text{m}^3$  (e.e. = 3.08), 26.08 (e.e. = 7.5) en O. rastrera y 152.4 (e.e. = 11.5) en H. mutica.

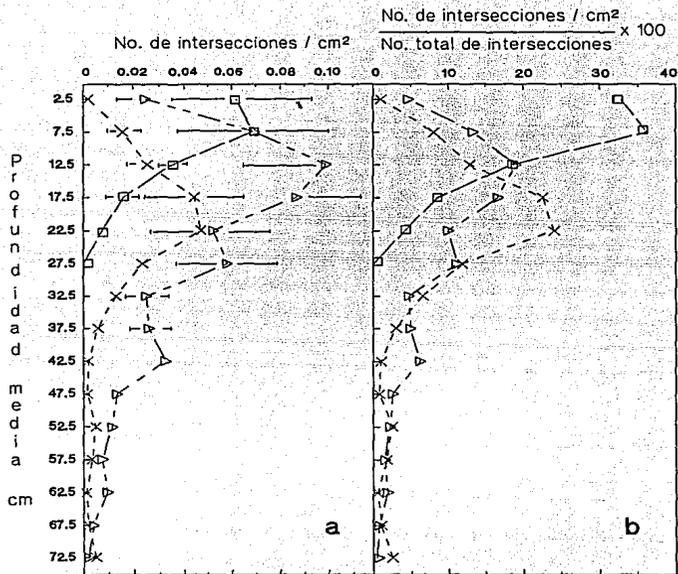


Figura 3. Distribución vertical del número promedio (a) y porcentaje (b) de intersecciones por  $\text{cm}^2$  de *L. tridentata* (x), *Q. rastrea* (□) y *H. mutica* (▷). En (a) se indica un error estándar.

| $n$                  | Tamaño promedio      | Profundidad máxima (m) | Longitud promedio (m) | Longitud total (m) | Area de Influencia (m <sup>2</sup> ) | Volumen Ocupado (m <sup>3</sup> ) | Densidad (m / m <sup>3</sup> ) |
|----------------------|----------------------|------------------------|-----------------------|--------------------|--------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------|
| <u>L. tridentata</u> | 3<br>3.29<br>(0.59)  | 0.28<br>(0.03)         | 2.10 a<br>(0.31)      | 33.42 a<br>(5.13)  | 13.91 a<br>(4.02)                    | 3.94 a<br>(1.10)                  | 10.11 a<br>(3.08)              |
| <u>O. rastrera</u>   | 3<br>18.30<br>(0.33) | 0.16<br>(0.02)         | 1.42 a<br>(0.22)      | 24.80 a<br>(5.36)  | 6.61 a,b<br>(2.04)                   | 1.16 a,b<br>(0.48)                | 26.08 a<br>(7.50)              |
| <u>H. mulica</u>     | 3<br>0.19<br>(0.03)  | 0.19<br>(0.01)         | 0.39 b<br>(0.04)      | 14.31 a<br>(2.77)  | 0.51 b<br>(0.11)                     | 0.09 b<br>(0.01)                  | 152.4 b<br>(11.50)             |

Tabla 4. Sistema radicular superficial de L. tridentata, O. rastrera y H. mulica. Se indica el valor promedio y entre paréntesis su error estándar. Las letras señalan grupos homogéneos (Tukey,  $p < 0.05$ ). El tamaño promedio corresponde a cobertura aérea (m<sup>2</sup>) o número de cladodios (ver texto).

## DISCUSION

La relación encontrada entre la distancia y la suma de sus tamaños en las tres especies estudiadas, permite inferir que ha ocurrido competencia intraespecífica en Q. rastrera y H. mutica, pero no en L. tridentata. También que ha habido competencia interespecífica tanto entre Q. rastrera y L. tridentata como entre Q. rastrera y H. mutica, pero no entre L. tridentata y H. mutica. Asimismo, en algunos casos pudo inferirse que la competencia intraespecífica ha sido más fuerte que la competencia interespecífica. Al parecer la competencia entre los individuos de Q. rastrera ha sido más fuerte que la competencia entre Q. rastrera y L. tridentata, y también en H. mutica la competencia intraespecífica ha sido más fuerte que entre Q. rastrera y H. mutica.

Es posible que en el sitio de estudio la mayor frecuencia con que el vecino más cercano para cada una de las especies fue una planta de su misma especie se deba a la reproducción vegetativa, que haya favorecido la producción de grupos de individuos conspecíficos de los que se excluyó por competencia a los de otras especies (Pielou 1961, Phillips y MacMahon 1981). Q. rastrera es una cactácea que produce cladodios en cadenas laterales y cuando se desprenden son capaces de enraizar y constituir otro individuo. H. mutica es una gramínea que posee rizomas de entrenudos cortos que forman grupos más o menos circulares de culmos. En L. tridentata no se observaron evidencias de reproducción vegetativa, aunque se ha mencionado esta capacidad en otras regiones (Phillips y MacMahon 1981). También una especie puede estar segregada debido a la agregación de plantas pequeñas en los claros dejados entre los sitios de una

especie competitiva de mayor tamaño y bien establecida (Pielou 1962), pero es poco probable que en el sitio ocurra lo anterior debido a los bajos valores de densidad y cobertura de las especies.

Probablemente uno de los mecanismos competitivos más importantes en el sitio de estudio es la competencia por el agua del suelo, debido a su baja disponibilidad e importancia en el establecimiento y crecimiento de las plantas en las regiones desérticas (Ehleringer 1985, Nobel 1988b). En otros trabajos semejantes sobre la competencia entre plantas de comunidades áridas se ha asumido lo anterior y varios estudios experimentales lo han demostrado (Fonteyn y Mahall 1981, Robberecht *et al* 1983, Ehleringer 1984, Fowler 1986).

Sin embargo, tanto la segregación como la relación entre la distancia y la suma de los tamaños entre las plantas pueden estar influenciadas por otros factores, además de la competencia y la reproducción vegetativa (Pielou 1961, Welden 1988). La segregación entre las especies puede deberse a distintos requerimientos de algún recurso compartido, como el agua del suelo (Pielou 1961, Schuller 1984). Si la disponibilidad del agua del suelo en el sitio fuese espacialmente heterogénea, debido a variaciones topográficas y en la estructura del suelo, es posible que las especies respondiesen a esta variación, ya que son distintas en forma de vida y probablemente posean diferentes mecanismos para la absorción y retención del agua en sus tejidos. Otras causas que podrían producir segregación entre las especies son la dispersión de las semillas a corta distancia de la planta madre, que provoque la agregación de plántulas a su alrededor (Pielou 1962, Manning y Barbour 1988), la heterogeneidad ambiental, determinada por

la existencia de diferentes microambientes que causen la distinta germinación y sobrevivencia de los individuos (Pielou 1961, Phillips y MacMahon 1981, Yeaton y Romero-Manzanares 1986). Asimismo, los factores anteriores y otros tales como el disturbio, la alelopatía o la dispersión de patógenos, también podrían explicar las correlaciones positivas observadas (Welden 1988). Tal vez en este estudio podrían descartarse algunos de los factores señalados, pero es posible que surgan otros factores alternativos (Wilson 1991). De hecho, en ninguno de los casos la relación entre la distancia y la suma de los tamaños fue perfecta, como lo hubiese sido si el patrón estuviese determinado solamente por la competencia (Wilson 1991). La más alta relación entre estas variables se observó entre los individuos de H. mutica ( $r^2 = 0.72$ ) y fue semejante a la encontrada en otra especie del mismo género (Hilaria rigida) en el desierto sonorense ( $r^2 = 0.78$ , Nobel 1981).

La alta frecuencia con que se han encontrado correlaciones positivas en las comunidades desérticas (Yeaton y Cody 1976, Yeaton et al. 1977, Phillips y MacMahon 1981, Fonteyn y Mahall 1981, Nobel 1981, Ehleringer 1984, pero no en Gulmon et al. 1979), parece indicar que las plantas del desierto usualmente compiten con relativamente menos vecinos que las plantas en ambientes más húmedos, ya que correlaciones positivas podrían no presentarse si una planta compitiera con muchos vecinos (Fowler 1986). Sin embargo, este patrón también se explicaría debido a otros procesos regulatorios en las comunidades. El que plantas ampliamente espaciadas (como en desiertos) aparentemente compitan con menos vecinos podría simplemente ser resultado de denso-dependencia en la tasa de establecimiento de semillas, si el

reclutamiento estuviese limitado por un pequeño número de micrositios disponibles, o también debido a herbivoría denso-dependiente, si los animales se agregasen en áreas con relativamente alta densidad de plantas (Pielou 1983, Crawley 1986).

Además de que las tres especies se encontraron parcialmente segregadas, sus sistemas radiculares fueron distintos. En L. iridentata se observó un sistema radicular generalizado, con raíces laterales y profundas, aunque potencialmente puede ser solo lateral o profundo, dependiendo de las condiciones del suelo (Ludwig 1975; Barbour et al. 1977). En el sitio de estudio el suelo es del tipo Yermosol háplico, según la clasificación FAO-UNESCO, sobre coluviones pedregosos de tamaño mediano a fino (Delhoume 1988). H. mutica presentó un sistema radicular fibroso, con sus raíces finamente divididas, lateralmente poco extenso pero profundo. Ludwig (1975) observó un sistema radicular similar en la misma especie, creciendo sobre playas en el norte del Desierto Chihuahuense. En O. rastrera se observó un sistema radicular somero y lateralmente especializado, esencialmente semejante al de otras cactáceas (Ludwig 1975, Gibson y Nobel 1986, Rundel y Nobel 1991).

Las diferencias encontradas entre los sistemas radiculares de las tres especies pueden ser interpretadas como mecanismos que facilitan su coexistencia, ya que pueden permitir una explotación diferencial de los recursos del suelo (Cable 1969, Parrish y Bazzaz 1976, Berendese 1981, Davis y Mooney 1986, Manning y Barbour 1988, Caldwell 1990, Rundel y Nobel 1991). Se ha considerado que las posibilidades para la diferenciación de nichos en las plantas son mucho mayores bajo el suelo que en el medio ambiente aéreo (Fitter 1987). Para los desiertos se ha postulado que la

diferenciación subterránea es la determinante de la coexistencia de las especies (Cody 1986). Sin embargo, las diferencias en los sistemas radiculares pueden simplemente responder a patrones morfológicos de los grupos taxonómicos a los que pertenecen las especies, sin que necesariamente reflejen diferenciación de nichos. Lamount y Bergl (1991) encontraron que tres arbustos co-dominantes de un matorral mediterráneo similares en sus patrones hídricos y fenológicos, también fueron esencialmente similares en sus sistemas radiculares (horizontal y verticalmente).

Aunque los sistemas radiculares son distintos, las tres especies presentan raíces en los primeros 0.15 m de profundidad, en donde son competidoras potenciales, si hubiese traslape horizontal y si las raíces estuviesen activas, principalmente por el agua de las lluvias someras (Sala y Lauenroth 1985). En la zona de estudio 62% de las precipitaciones diarias son inferiores a 5 mm (Cornet 1988). Tal vez una mayor concentración de las raíces en los primeros centímetros del suelo (como sucede en *O. rastrera*), mayor área radicular superficial (como en *L. tridentata*) o mayor longitud por volumen del suelo (como en *H. mutica*), capacite a alguna de estas especies a adquirir con mayor eficiencia el agua del suelo. Sin embargo, deben considerarse otros factores, tales como la capacidad de absorción de los elementos radiculares y las asociaciones micorrícicas que pueden aumentar en forma muy notable la superficie de absorción (Caldwell y Richards 1983, Rundel y Nobel 1991), el tiempo de crecimiento (Caldwell y Richards 1983, Fitter 1986), la difusividad de los nutrientes y el potencial hídrico del suelo (Cable 1969, Caldwell y Richards 1983), así como la cantidad y la distribución temporal de la lluvia (Franco y Nobel 1990).

En este trabajo se dan evidencias indirectas de que en la comunidad vegetal han existido procesos competitivos que han influido sobre el crecimiento individual y la distribución espacial entre las plantas. Por otra parte, la coexistencia entre las especies puede ser favorecida por la explotación diferencial de los recursos, al poseer distintas estrategias en la absorción del agua y nutrientes del suelo, expresadas en variaciones de sus sistemas radiculares. Estas diferencias entre las plantas, al igual que las interacciones competitivas, son importantes para entender la coexistencia de las especies en el sitio de estudio.

## CAPITULO III

USO DEL AGUA ENTRE PLANTAS SOLITARIAS Y ASOCIADAS DE TRES  
ESPECIES PERENNES DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE

## RESUMEN

Se realizó un experimento de campo con irrigación en tres especies perennes (Larrea tridentata, Opuntia rastrera e Hilaria mutica) en una asociación vegetal desértica arbustiva. Se observó durante 36 días el estado hídrico de estas tres especies y el crecimiento en la primera y la última, en respuesta a un solo evento de riego, equivalente a 30 mm de lluvia, bajo dos niveles de vecindad: 1) individuos solitarios y 2) individuos asociados (con individuos cercanos pertenecientes a la misma u otra especie).

Las tres especies respondieron de manera distinta a la irrigación. En O. rastrera los valores de potencial osmótico fueron relativamente altos desde el inicio y durante todo el período experimental. H. mutica alcanzó valores más altos de potencial hídrico que L. tridentata, pero los mantuvo así por menos tiempo. Ambas especies mostraron un descenso similar en esos valores.

El estado hídrico de los individuos fue modificado por la presencia de plantas vecinas en L. tridentata y H. mutica, pero no en O. rastrera. El potencial hídrico y

osmótico de las hojas de L. tridentata fue más bajo en los individuos con vecinos. En sentido contrario, aunque menos marcado, los vecinos produjeron un efecto positivo en el potencial hídrico de los individuos de H. mutica.

Las plantas vecinas afectaron el crecimiento en L. tridentata y probablemente también lo hicieron en H. mutica. La longitud de las ramas terminales y el número de ramas, de nudos, de hojas y de flores fue mayor en los individuos solitarios de L. tridentata. En sentido opuesto, los individuos de H. mutica asociados con otras plantas mostraron mayor longitud en sus tallos, peso seco y número de hojas, pero solo en esta última variable las diferencias fueron significativas.

La competencia por el consumo de agua explica el efecto negativo de los vecinos en el estado hídrico y crecimiento de L. tridentata, mientras que el efecto positivo en H. mutica pudo deberse a la atenuación del microclima y modificación del movimiento del agua del suelo por la vegetación. Estos procesos biológicos son importantes en el entendimiento de las comunidades vegetales desérticas.

**Palabras clave:** Larrea tridentata, Opuntia rastrera, Hilaria mutica, Efectos del vecindario, Relaciones hídricas, Crecimiento, Desierto Chihuahuense.

## INTRODUCCION

Se ha señalado que el agua, así como la temperatura y la radiación, son los factores más importantes en el establecimiento y crecimiento de las plantas de las comunidades áridas y semiáridas (Noy-Meir 1973, Ehleringer 1985, Nobel 1988b). Sin embargo, otros autores han demostrado que existen procesos biológicos, tales como la existencia de interacciones competitivas bajo el suelo (Fowler 1986) y de facilitación en el establecimiento de algunas plantas bajo el dosel de otras (McAuliffe 1984, Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet *et al.* 1991), que pueden ser importantes en la estructuración de estas comunidades. Inclusive, se han propuesto modelos de reemplazamiento entre especies en una dinámica de parches, en donde los procesos biológicos señalados son importantes (Vandermeer 1980, Yeaton 1978, Yeaton y Romero-Manzanares 1986, McAuliffe 1988).

Las plantas en los desiertos pueden modificar el contenido hídrico del suelo disponible para otras plantas, bajando el nivel del recurso al consumirlo (Fonteyn y Mahall 1981, Ehleringer 1984, Robberecht *et al.* 1983, Manning y Barbour 1988), o bien, elevándolo al colectar agua de lluvia en su base (Glover y Gwynne 1962), al aumentar la infiltración y disminuir la escorrentía (Elkins *et al.* 1986) y al transportar agua de las zonas profundas a las capas del suelo más superficiales (Caldwell y Richards 1989, Field y Goulden 1988).

En este experimento se observó cómo se modifican el estado hídrico y el crecimiento de tres especies perennes del Desierto Chihuahuense durante un único

evento de riego, equivalente a una lluvia de 30 mm, y bajo dos condiciones de vecindad: 1) individuos solitarios y 2) individuos asociados (con individuos cercanos o vecinos pertenecientes a la misma especie u otra).

Las tres especies coexisten en amplias zonas del desierto y representan tres diferentes formas de vida. Larrea tridentata (DC.) Cov. es un arbusto perennifolio abundante en las regiones áridas del suroeste de USA y México, Opuntia rastrera Weber es una cactácea suculenta frecuente en el altiplano mexicano, e Hilaria mutica (Buckl.) Benth. es un pasto amacollado rizomatoso común en playas y bajadas del Desierto Chihuahuense.

## METODOLOGIA

### Sitio de estudio.

El estudio se realizó en el Laboratorio del Desierto de la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango, localizado a 104°15' de longitud O y 26°30' de latitud N, a 1150 m de altitud. En el sitio de estudio la asociación vegetal se encuentra dominada por gobernadora (Larrea tridentata) y nopal (Opuntia rastrera). El terreno es una bajada con 2 a 6% de pendiente que acumula materiales de las porciones superiores. El suelo es de tipo Yermosol háplico según la clasificación FAO-UNESCO, sobre coluviones pedregosos de elementos de tamaño mediano a fino que reposan a mediana profundidad (0.8 a 1.2 m) sobre lutitas (Delhoume 1988). El sitio se encuentra en una zona con bajos

niveles de precipitación (264 mm anuales) e inviernos con algunas heladas y veranos cálidos; presenta períodos de sequía prolongados (8 a 9 meses) y altas demandas evaporativas (Cornet 1988). Las lluvias se presentan principalmente (71%) entre junio y septiembre. El experimento se realizó durante marzo - abril, por ser uno de los períodos con menor probabilidad de lluvia y con temperaturas que permiten el crecimiento vegetal (Cornet 1988). Durante todo el período del experimento solamente se presentó una lluvia (de 5 mm), cinco días después del riego. La temperatura mínima media durante ese lapso fue de 12.6°C y la temperatura máxima media fue de 30.4°C.

#### Selección de individuos, parcelas y tratamientos.

Se delimitaron 12 parcelas circulares de 20 m<sup>2</sup>. Tres de estas parcelas correspondieron al tratamiento con plantas asociadas, cada una con al menos un individuo de L. tridentata y Q. rastrera, dos o tres de H. mutica (debido a su tamaño relativamente pequeño) y plantas de otras especies. De cada especie se seleccionó un solo individuo focal, pero dos o tres en H. mutica. Las nueve parcelas restantes tuvieron solamente (y en su centro) a un individuo de L. tridentata (3 parcelas), de Q. rastrera (3 parcelas) y dos o tres plantas relativamente aisladas de H. mutica (3 parcelas). Estas parcelas correspondieron al tratamiento con plantas no asociadas, sin vecinos cercanos o solitarias. Cada parcela, limitada con paredes de lámina, se regó con el equivalente a 30 mm de lluvia el 23 de marzo de 1990. En la zona de estudio una lluvia de esta magnitud es un evento relativamente alto y poco frecuente, ya que 62% de las precipitaciones diarias son en promedio inferiores a 5 mm (Cornet 1988). El día del riego marcó el inicio del experimento y las variables de respuesta (ver abajo) se registraron hasta un

tiempo máximo de 36 días después del riego (fin del experimento).

Los individuos solitarios de L. tridentata midieron en promedio 1.61 m de altura ( $\bar{n} = 3$ , desviación estándar, d.e. = 0.2) y 3.68 m<sup>2</sup> de cobertura (d.e. = 1.02) y los individuos con vecinos de esta especie midieron 1.64 m de altura ( $\bar{n} = 3$ , d.e. = 0.21) y 2.85 m<sup>2</sup> de cobertura (d.e. = 1.26). Las plantas solitarias de O. rastrera midieron en promedio 0.55 m de altura ( $\bar{n} = 3$ , d.e. = 9.16) y tuvieron 19.3 cladodios (d.e. = 2.08) y las asociadas 0.57 m ( $\bar{n} = 3$ , d.e. = 3.46) y 26.6 cladodios ( $\bar{n} = 3$ , d.e. = 7.76). Las plantas solitarias de H. mutica tuvieron en promedio 0.17 m<sup>2</sup> de cobertura ( $\bar{n} = 8$ , d.e. = 0.06) y las asociadas 0.19 m<sup>2</sup> ( $\bar{n} = 6$ , d.e. = 0.08).

#### Potencial hídrico.

El potencial hídrico es el estado de energía del agua y describe el déficit de agua de la planta (Turner 1981). A su vez, un componente de este potencial, el potencial osmótico de la savia celular, indica los cambios en la hidratación protoplasmática (Walter y Stadelmann 1974). El agua pura tiene un potencial hídrico de cero, pero el potencial del agua en las plantas y en el suelo generalmente es negativo (Nobel 1983). Si hubiese competencia entre las plantas por el agua del suelo, es de esperarse que los individuos solitarios tuviesen potenciales hídricos más altos que los individuos con plantas vecinas (Fonteyn y Mahall 1981, Robberecht et al. 1983, Ehleringer 1984, Melgoza et al. 1990). Asimismo, el potencial hídrico del agua del suelo en las parcelas con vecinos debería ser más bajo que el de las parcelas con plantas solitarias (Gordon et al. 1989, Melgoza et al. 1990).

### Potencial hídrico de las plantas.

El potencial hídrico pre-amanecer en L. tridentata y H. mutica se midió utilizando el método de la cámara de presión (Modelo 1000, PMS Instruments Co., Corvallis, Oregon, USA; Turner 1981). En cada registro se utilizaron dos ramas por individuo (6 por tratamiento) de L. tridentata y dos culmos por planta (6 por tratamiento) de H. mutica.

El potencial osmótico de la savia extraída en L. tridentata, H. mutica y O. rastrera se evaluó utilizando la técnica psicrométrica (Turner 1981), con el Microvoltímetro HR-33T y cámara de muestreo C-52 (Wescor, Inc., Logan, Utah, USA), previamente calibradas contra soluciones de NaCl. Para cada registro en L. tridentata se utilizaron las hojas de dos ramillas (6 por tratamiento), colectadas antes del amanecer en un recipiente de plástico de cierre hermético de 0.5 ml hasta llenarlo que inmediatamente se sumergió en nitrógeno líquido. Posteriormente se obtuvo, con una jeringa hipodérmica, una gota de savia suficiente para saturar un disco de papel filtro que se incluyó en la cámara de muestreo C-52. Para H. mutica se siguió el mismo procedimiento, utilizándose los limbos verdes de dos o tres culmos por planta (6 por tratamiento). En O. rastrera se obtuvieron dos muestras de cladodios por planta (6 por tratamiento), utilizándose sacabocados de aluminio, provenientes de dos cladodios terminales con orientación este-oeste. El tejido se colectó de 9:00 a 9:30 h. El sacabocado con la muestra se incluyó inmediatamente en nitrógeno líquido, misma que posteriormente se llevó a un contenedor de plástico de volumen un poco mayor. La muestra se maceró sobre el contenedor y con el homogeneizado se saturó un disco de

papel filtro que se incluyó en la cámara de muestreo.

#### Potencial hídrico del suelo.

En cada registro de potencial hídrico para las plantas de ambos tratamientos se obtuvieron muestras de suelo con barrena para dos profundidades (0-0.1 y 0.1-0.2 m). Para cada profundidad se obtuvo una muestra por parcela (3 por tratamiento), colectada entre las 10:00 y 11:00 h, de la que posteriormente se obtuvo una alícuota que se incluyó en la cámara de muestreo del psicrómetro.

#### Crecimiento.

El crecimiento de L. tridentata se registró a partir de la yema apical de 10 ramas por individuo (30 ramas por tratamiento), ubicadas en la periferia de su copa y marcadas al inicio del experimento. Después de 34 días se registró el crecimiento en longitud del tallo y la producción de ramas, nudos y hojas. Se contó el total de flores producidas (que incluye botones y flores) en las 10 ramas por individuo marcadas al inicio del experimento. Al final del experimento (36 días después del riego) se cosechó la porción producida de las ramas para obtener su peso seco (a 80°C, peso constante). El crecimiento en H. mutica se registró a partir del seguimiento de 10 culmos por parcela (30 culmos por tratamiento), originados a partir de una yema axilar del rizoma, localizada en la periferia de la planta. Se registró en cuatro fechas la longitud máxima del tallo (desde la base del tallo hasta la punta de la última hoja expandida) y en cinco fechas el número de hojas producidas y su estado fenológico (ya fuera verde o seca, si la mitad o más de la longitud del limbo se encontraba en cualquiera de estas condiciones). Al final del experimento se cosecharon los tallos y sus hojas para obtener su peso seco.

### Análisis estadístico.

Los patrones del potencial hídrico y osmótico para cada especie fueron analizados con un modelo mixto de ANOVA anidado (del tipo A + B + C (A,B), según Lindmann 1992), con la fecha de muestreo (A) y tratamiento (B) como efectos fijos y el individuo como factor aleatorio (C), anidado dentro de las combinaciones de los dos primeros factores. Un modelo similar se utilizó para los análisis de la longitud de tallo en H. mutica. La proporción de hojas verdes por individuo (con transformación de los valores al arcoseno) en H. mutica y los valores de potencial hídrico del suelo de las parcelas se analizaron con un ANOVA factorial, con la fecha de registro y tratamiento como factores principales.

La longitud de las ramas y biomasa en L. tridentata y biomasa en H. mutica fueron analizados con un modelo mixto de ANOVA anidado, pero solamente con el tratamiento de vecindad como factor fijo y el individuo como factor aleatorio, anidado dentro del tratamiento. El número de nudos, de ramas, de hojas y de flores de L. tridentata y el número de hojas en H. mutica se analizaron con un modelo log-lineal, con el paquete estadístico GLIM (Healy 1988).

Los patrones del potencial hídrico entre L. tridentata y H. mutica se compararon a partir del quinto día posterior al riego (al segundo día sólo hubo datos para L. tridentata), utilizando un modelo de regresión con el tiempo como variable continua y la especie, tratamiento e individuo como variables categóricas. Este modelo fue ajustado con el paquete estadístico GLIM. Asimismo, la proporción de hojas verdes por individuo en H. mutica se comparó con un modelo de regresión con el tiempo como

variable continua y el tratamiento como variable categórica. Finalmente, el crecimiento en número de hojas totales por individuo en H. mutica se comparó con un modelo de regresión no lineal con el tiempo como variable continua. El error estándar señalado en las figuras del texto se calculó como la raíz cuadrada del cociente de la varianza de los individuos y el número de estos. En todos los análisis el umbral de significancia fue  $p = 0.05$ .

## RESULTADOS

### Potencial hídrico.

El potencial hídrico pre-amanecer en L. tridentata fue distinto entre los tratamientos ( $F_{(1,4)} = 9.5$ ,  $p = 0.04$ , Fig. 1a). Los individuos solitarios o no asociados presentaron los valores más altos de potencial. Antes del riego, el potencial hídrico pre-amanecer fue menor a -7 MPa (fuera del rango de registro de la cámara de presión). Al segundo día de aplicación del riego, el potencial pre-amanecer fue de -2.94 MPa (error estándar, e.e. = 0.346) en los individuos solitarios y de -3.72 MPa (e.e. = 0.253) en los individuos asociados. El valor más alto de potencial hídrico se obtuvo entre el noveno y décimotercer día, después fue descendiendo conforme se agotaba el perfil de agua. El potencial osmótico de la savia extraída de las hojas también fue distinto entre tratamientos ( $F_{(1,4)} = 18.5$ ,  $p = 0.01$ ) y se comportó de manera similar al potencial hídrico, pero con fluctuaciones menos notables (Fig. 1b). Los valores de

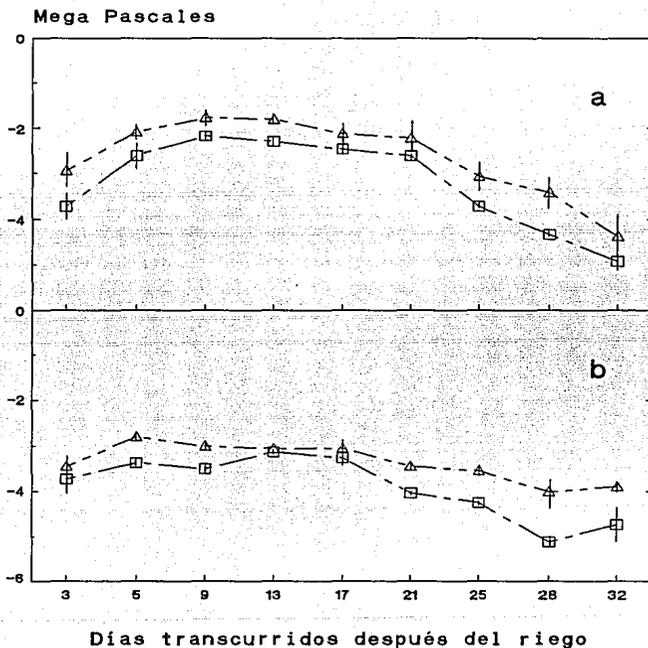


Figura 1. Potencial hídrico (a) y osmótico (b) pre-amanecer de plantas solitarias (---Δ---) y asociadas (---◻---) de L. tridentata. Valores promedio (+/- error estándar,  $n=6$ ).

potencial osmótico siempre fueron más bajos que los de potencial hídrico, excepto en la última fecha de registro (32 días después del riego). Al segundo día posterior al riego, el potencial osmótico fue de -3.45 MPa en promedio (e.e. = 0.288) en los individuos solitarios y de -3.73 MPa (e.e. = 0.385) en las plantas con vecinos. A los 28 días después del riego se presentaron los valores más bajos, con -4.01 MPa (e.e. = 0.377) y -5.11 MPa (e.e. = 0.155) en promedio en el tratamiento con plantas solitarias y con vecinos, respectivamente.

El potencial osmótico de la savia de los cladodios de Q. rastrera no fue distinto entre tratamientos ( $F_{(1,4)} = 7.1$ ,  $p = 0.06$ , Fig. 2). Al segundo día de riego, las parcelas con plantas solitarias tuvieron -0.85 MPa en promedio (e.e. = 0.018) y las plantas con vecinos -0.93 MPa (e.e. = 0.050). Otras plantas de Q. rastrera, sin riego y cercanas a las parcelas experimentales, tuvieron en esa fecha un potencial osmótico significativamente distinto de -1.05 MPa ( $n = 6$ , e.e. = 0.023;  $F_{(2,9)} = 11.6$ ,  $p = 0.003$ ). A los 34 días posteriores al riego, el promedio de las plantas solitarias fue de -0.95 (e.e. = 0.002) y de -0.97 MPa (e.e. = 0.039) en las parcelas con vecinos. Las plantas sin riego tuvieron un potencial osmótico significativamente distinto de -1.26 MPa ( $n = 6$ , e.e. = 0.051;  $F_{(2,9)} = 14.5$ ,  $p = 0.002$ ).

Las plantas de H. mutica asociadas con otras especies presentaron en promedio valores más altos en el potencial hídrico que las plantas solitarias (Fig. 3a). Estas diferencias no fueron significativas para todo el tratamiento ( $F_{(1,4)} = 1.4$ ), pero se observó que la respuesta entre los individuos fue distinta ( $F_{(4,83)} = 10.5$ ,  $p < 0.0001$ ). En ambos tratamientos los valores promedio más altos se presentaron entre el noveno (plantas

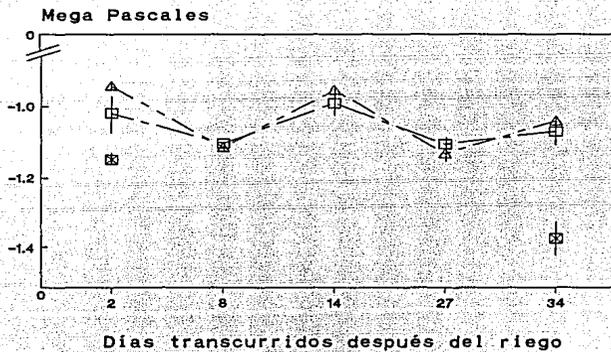


Figura 2. Potencial osmótico matutino de plantas solitarias ( -▲- ) y asociadas ( -■- ), así como de plantas sin riego y cercanas a las parcelas experimentales ( ■ ) de Q. rastrera. Valores promedio (+/- error estándar, n= 6).

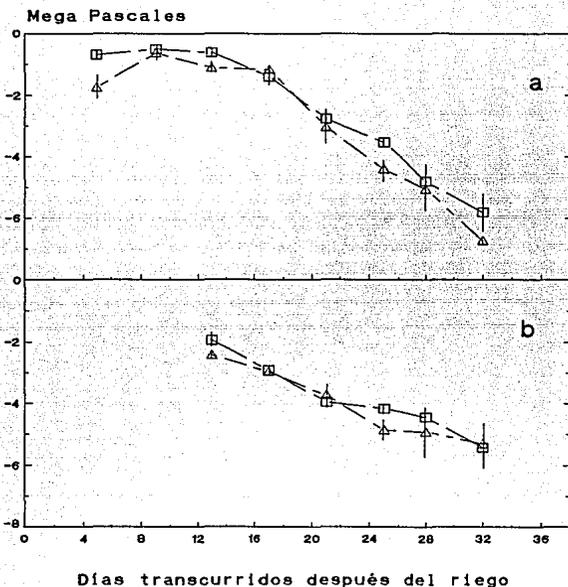


Figura 3. Potencial hídrico (a) y osmótico (b) pre-amanecer de plantas solitarias ( -Δ-) y asociadas ( -◻-) de *H. mutica*. Valores promedio (+/- error estándar,  $n=6$ ).

solitarias: -0.63 MPa, e.e.= 0.162) y décimotercer día (plantas asociadas: -0.60 MPa, e.e.= 0.159) después del riego. Posteriormente, los potenciales hídricos disminuyeron hasta -5.80 MPa (e.e.= 0.600) y -6.71 MPa (e.e.= 0.136) al final del período de registro en los tratamiento con y sin vecinos, respectivamente.

El potencial osmótico pre-amanecer de la savia extraída de las hojas de H. mutica no fue distinto entre tratamientos ( $F_{(1,4)} = 0.3$ ,  $p = 0.6$ ). El primer registro se tomó hasta el décimotercer día porque antes no hubo hojas verdes en cantidad suficiente. Durante el período experimental los valores de potencial osmótico fueron más bajos que los del potencial hídrico, excepto en los dos últimos registros (Fig. 3b).

Al comparar las curvas de potencial hídrico entre L. tridentata y H. mutica a través de un modelo de regresión se observó que tanto la ordenada como el coeficiente asociado al tiempo lineal fueron significativamente distintos ( $p < 0.05$ ), pero no fue así con aquellos asociados al tiempo cuadrático y cúbico (Tabla 1 y 2a). Lo anterior significa que H. mutica alcanzó valores más altos de potencial hídrico que L. tridentata, pero los mantuvo por menos tiempo y que ambas especies sufrieron una caída similar en esos valores. Sin embargo, 34 días después del riego H. mutica presentó secas más de la mitad de sus hojas (Fig. 6c), mientras que L. tridentata es capaz de mantener sus hojas verdes, aún a potenciales hídricos más bajos que los registrados en este experimento (Oechel et al. 1972). Asimismo, dicho análisis muestra que el efecto de los vecinos sobre las dos especies fue distinto (Tabla 2b). En L. tridentata la presencia de vecinos disminuyó significativamente su potencial hídrico, mientras que en H. mutica lo aumentó en dos individuos, pero no fue así en el tercero.

| Fuente                           | G.L. | $\chi^2$ | $r^2$  | p     | significancia |
|----------------------------------|------|----------|--------|-------|---------------|
| Tiempo                           | 1    | 35575    | 0.6758 | 0.000 | **            |
| Tiempo <sup>2</sup>              | 1    | 4429     | 0.0841 | 0.000 | **            |
| Tiempo <sup>3</sup>              | 1    | 469      | 0.0089 | 0.000 | **            |
| Especie                          | 1    | 135      | 0.0026 | 0.441 | n.s.          |
| Tratamiento                      | 1    | 21       | 0.0004 | 0.756 | n.s.          |
| (Tiempo x Especie)               | 1    | 5821     | 0.1106 | 0.020 | *             |
| (Especie x Tratamiento)          | 1    | 1041     | 0.0198 | 0.051 | *             |
| Individuo (Especie, Tratamiento) | 8    | 1610     | 0.0310 | 0.000 | **            |
| Modelo                           | 15   | 49101    | 0.9327 |       |               |
| Residual                         | 176  | 3542     |        |       |               |
| Total                            | 191  | 52643    |        |       |               |

Tabla 1. Análisis de devianza para la comparación de las curvas de potencial hídrico entre L. tridentata y H. mutica. Las interacciones (Tiempo<sup>2</sup> x Especie) y (Tiempo<sup>3</sup> x Especie) no fueron significativas ( $p > 0.05$ ) y no se incluyeron en el modelo. Significancia; \* =  $p < 0.05$ , \*\* =  $p < 0.01$ , n.s. = no significativo.

a)

| Especie                            | Constante | Tiempo    | Tiempo <sup>2</sup> | Tiempo <sup>3</sup> |
|------------------------------------|-----------|-----------|---------------------|---------------------|
| <u>Larrea</u><br><u>tridentata</u> | -37.00 a  | +15.236 a | -3.496 a            | +0.1813 a           |
| <u>Hilaria</u><br><u>mutica</u>    | -18.37 b  | +10.43 b  | -3.496 a            | +0.1813 a           |

b)

| Especie                            | Individuo | Efecto de los vecinos (MPa) | p      | significancia |
|------------------------------------|-----------|-----------------------------|--------|---------------|
| <u>Larrea</u><br><u>tridentata</u> | 1         | -23.8                       | 0.0002 | **            |
|                                    | 2         | -20.5                       | 0.0003 | **            |
|                                    | 3         | -21.1                       | 0.0003 | **            |
| <u>Hilaria</u><br><u>mutica</u>    | 1         | +8.7                        | 0.0008 | **            |
|                                    | 2         | +1.8                        | 0.2833 | n.s.          |
|                                    | 3         | +7.8                        | 0.0014 | **            |

Tabla 2. Valores de los parámetros del modelo de regresión para la comparación de las curvas de potencial hídrico entre L. tridentata y H. mutica. a) Constante y coeficientes asociados al Tiempo; letras distintas indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). b) Coeficientes asociados al efecto de los vecinos sobre los individuos de las dos especies; significancia: \*\*= $p < 0.01$ , n.s.= no significativo.

### Crecimiento.

El crecimiento entre los individuos solitarios y asociados con otras especies en L. tridentata fue diferente en la longitud total de las ramas terminales y la producción de ramas, de nudos y de hojas (en ese orden:  $F_{(1,4)} = 12.37$ ,  $p = 0.03$ ;  $X^2_{(1)} = 7.96$ ,  $p = 0.05$ ,  $X^2_{(1)} = 7.8$ ,  $p = 0.005$  y  $X^2_{(1)} = 12.04$ ,  $p = 0.005$ , Fig. 4). El crecimiento promedio al final del período de registro en la longitud de las ramas a partir de la yema apical fue de 0.97 cm (e.e. = 0.121), con 0.6 ramas (e.e. = 0.2), 2.3 nudos (e.e. = 0.28) y 6.2 hojas (e.e. = 0.5) en los individuos no asociados. El crecimiento promedio en los individuos asociados en la longitud de las ramas fue de 0.42 cm (e.e. = 0.099), con 0.2 ramas (e.e. = 0.07), 1.3 nudos (e.e. = 0.06) y 4.2 hojas (e.e. = 0.03). La biomasa producida por las ramas no fue distinta entre tratamientos ( $F_{(1,4)} = 2.5$ ,  $p = 0.2$ , Fig. 5a). En los individuos solitarios fue de 0.02 g en promedio (e.e. = 0.006) y de 0.01 g (e.e. = 0.002) en los asociados. El riego en L. tridentata fue suficiente para estimular la producción de flores, ya que ningún individuo cercano no regado lo hizo. Los individuos solitarios produjeron 2.4 flores en promedio por rama (e.e. = 0.72), mientras que los individuos asociados produjeron 1.4 (e.e. = 0.35). Estas diferencias fueron significativas ( $X^2_{(1)} = 7.4$ ,  $p = 0.006$ ).

Las plantas asociadas con vecinos de H. mutica produjeron tallos más largos y mayor biomasa que las plantas solitarias, pero las diferencias no fueron significativas (en ese orden:  $F_{(1,4)} = 1.1$ ,  $p = 0.3$  y  $F_{(1,4)} = 4.0$ ,  $p = 0.1$ , Fig. 6a y 5b). A los 35 días después del riego, la longitud promedio de los tallos de las plantas con vecinos fue de 12.6 cm (e.e. = 2.45) y produjo 0.05 g de peso seco (e.e. = 0.004). En las plantas sin vecinos la longitud fue de 10.2 cm (e.e. = 1.26) y 0.04 g de peso seco (e.e. = 0.006). El número de

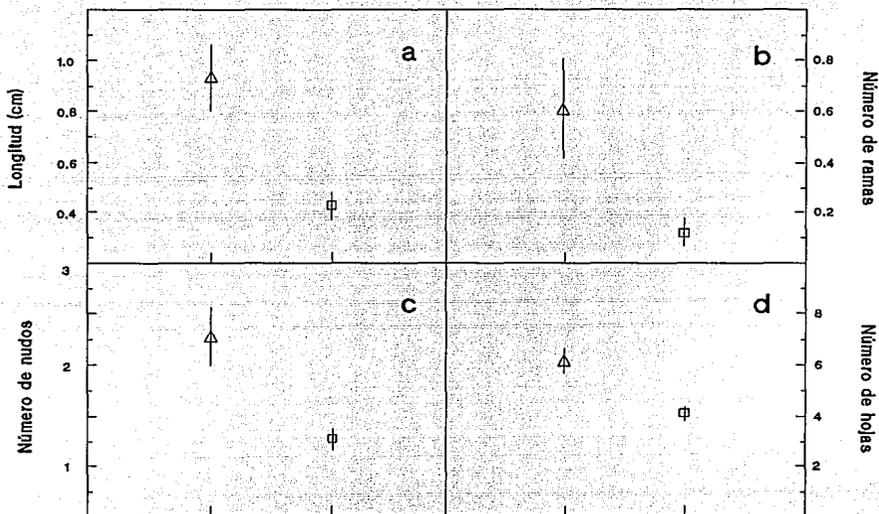


Figura 4. Crecimiento de plantas solitarias (△) y asociadas (□) de *L. tridentata* en ( a ) longitud de rama y ( b ) número de ramas, ( c ) número de nudos y ( d ) número de hojas por rama. Valores promedio (+/- error estándar,  $n = 30$ ).

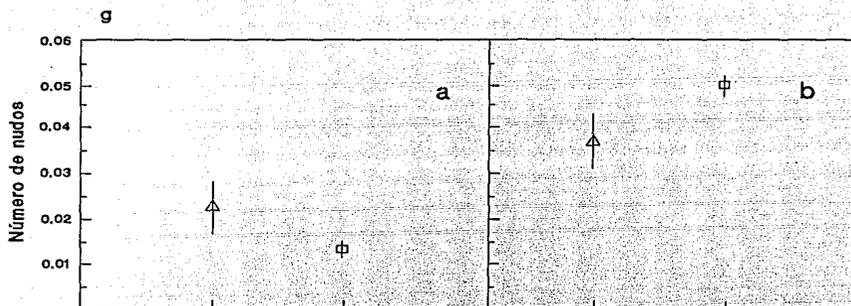


Figura 5. Crecimiento de peso seco (g) en (a) ramas de *L. tridentata* y (b) tallos de *H. mutica* en plantas solitarias ( $\Delta$ ) y asociadas ( $\square$ ). Valores promedio (+/- error estándar;  $n=30$ ).

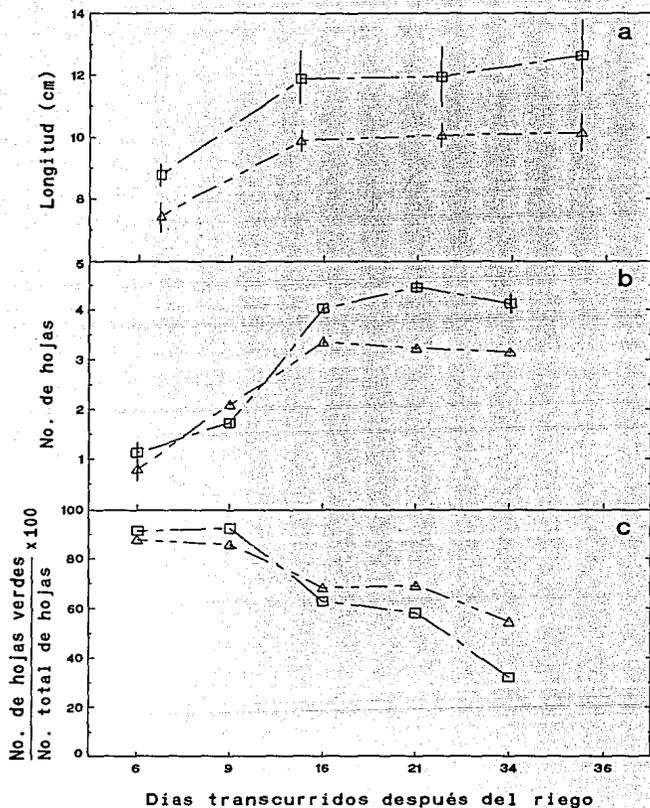


Figura 6. Crecimiento en longitud de tallos (a), número de hojas por tallo (b) y porcentaje de hojas verdes por individuo (c) en plantas solitarias ( --△) y asociadas ( --□) de *H. mutica*. Valores promedio (+/- error estándar,  $n=30$ ).

hojas por tallo producidas en H. mutica fue significativamente mayor en las plantas asociadas ( $\chi^2_{(1)} = 8.6$ ,  $p = 0.003$ , Fig. 6b). El modelo ajustado de crecimiento para el total de las hojas por individuo mostró que el número máximo de hojas producidas fue distinto entre los tratamientos y que además se alcanzó a tiempos distintos (Tabla 3). Las plantas solitarias produjeron menos hojas y alcanzaron su máxima producción en menos tiempo que las plantas asociadas ( $p < 0.001$ ). Hasta los 21 días posteriores al riego, más de la mitad de las hojas de las plantas de H. mutica permanecieron verdes en ambos tratamientos (Fig. 6c). Sin embargo, en ningún registro hubo diferencias significativas entre tratamientos ( $F_{(1,23)} = 0.7$ ,  $p = 0.4$ ), aunque sí en la interacción con el tiempo ( $F_{(4,19)} = 2.9$ ,  $p = 0.05$ ). Las plantas asociadas presentaron los porcentajes más altos de hojas verdes durante los primeros días posteriores al riego, pero la proporción de hojas verdes disminuyó con mayor velocidad que en las plantas solitarias (Tabla 4). A los 34 días después del riego, 54% de las hojas permanecieron verdes en las plantas solitarias y 32% en las plantas con vecinos.

#### Potencial hídrico del suelo.

Para las dos profundidades registradas (0-0.1 y 0.1-0.2 m) no se encontraron diferencias significativas en el potencial hídrico del suelo entre las parcelas con plantas solitarias o asociadas en ninguna fecha de registro ( $F_{(3,32)} = 0.67$ ,  $p = 0.6$  y  $F_{(3,42)} = 0.42$ ,  $p = 0.7$ , respectivamente). El potencial hídrico del suelo en la capa de 0-0.1 m de profundidad presentó altos valores durante el segundo y quinto día después del riego, posteriormente se observó una marcada disminución (Fig. 7 a,b,c y d). En esta capa se presentaron valores inferiores a -10 MPa (fuera del rango de medición de la cámara de

|                              | solitarios      | asociados       | p     | significancia |
|------------------------------|-----------------|-----------------|-------|---------------|
| Ymáx                         | 33.043 (0.6986) | 44.807 (1.5447) | 0.000 | **            |
| a                            | -3.281 (0.1625) | -3.239 (0.1134) | 0.909 | n.s.          |
| b                            | 2.005 (0.0068)  | 1.592 (0.0032)  | 0.000 | **            |
| Devianza del modelo ajustado | 258             | 430             |       |               |
| G.L.                         | 12              | 12              |       |               |
| r <sup>2</sup>               | 0.84            | 0.86            |       |               |

Tabla 3. Valores de los parámetros del modelo logístico de regresión para la comparación del crecimiento en número de hojas totales de los individuos solitarios y asociados de *H. mutica*. Se indica entre paréntesis el error estándar; significancia: \*\* =  $p < 0.01$ , n.s. = no significativo. El modelo logístico es:

No. de hojas =  $Y_{máx} [1 / (1 + \exp - (a+bt))]$ ; en donde,

Ymáx = número de hojas máximo (asintota superior)

a = constante del modelo para  $t = 0$ ; ( $a = \ln (Y_0 / (Y_{máx}-Y_0))$ )

b = tasa de crecimiento logístico inicial

t = tiempo

a)

| Fuente                 | G.L. | X <sup>2</sup> | r <sup>2</sup> | p     | significancia |
|------------------------|------|----------------|----------------|-------|---------------|
| Tiempo                 | 1    | 3790           | 0.6982         | 0.000 | **            |
| Tratamiento            | 1    | 30             | 0.0055         | 0.425 | n.s.          |
| (Tiempo x Tratamiento) | 1    | 509            | 0.0938         | 0.002 | **            |
| Modelo                 | 4    | 4329           | 0.7975         |       |               |
| Residual               | 25   | 1099           |                |       |               |
| Total                  | 28   | 5428           |                |       |               |

b)

| Parámetros                                      | solitarios   | asociados      | p     | significancia |
|---|--------------|----------------|-------|---------------|
| Proporción de hojas verdes al tiempo inicial    | 75.62 (4.02) | 92.25 (4.476)  | 0.010 | *             |
| Tasa de cambio en la proporción de hojas verdes | -5.40 (1.21) | -11.46 (1.308) | 0.002 | **            |

Tabla 4. Análisis de devianza (a) y valores de los parámetros del modelo de regresión lineal (b) para la comparación de la proporción de hojas verdes en individuos solitarios y asociados de H. mutica. Se indica entre paréntesis el error estándar. Significancia: \* =  $p < 0.05$ , \*\* =  $p < 0.01$ , n.s. = no significativo.

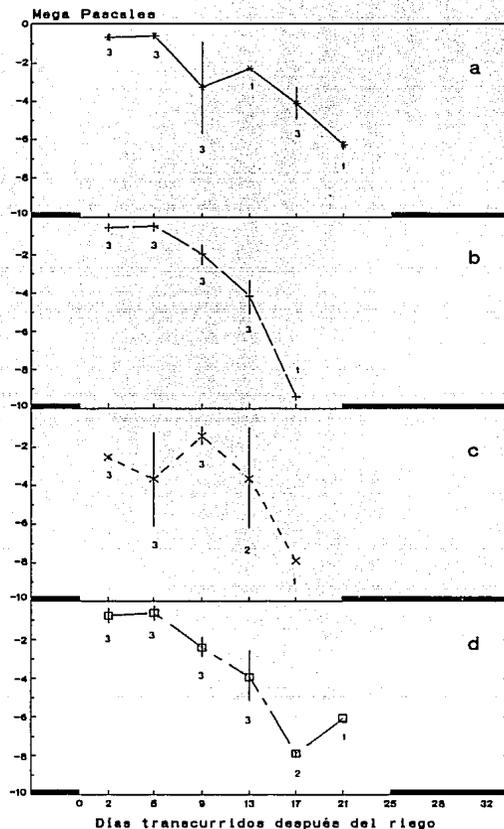


Figura 7. Potencial hídrico del suelo entre 0 y 0.1 m de profundidad para las parcelas con individuos solitarios de *H. mutica* (a), *O. rastrera* (b), *L. tridentata* (c) y de las tres especies (d). Valores promedio (+/- error est.) Se indica el tamaño de muestra; — = menor a -10 Mega Pascals.

muestreo) antes del riego y entre 21 y 25 días después. En la capa de 0.1-0.2 m de profundidad, además de que los potenciales hídricos no fueron diferentes entre tratamientos, tampoco lo fueron en el tiempo ( $F_{(8,42)} = 1.2$ ,  $p = 0.3$ ). En general, en la capa de 0.1-0.2 m los valores promedio de potencial hídrico oscilaron alrededor de -2.9 MPa (Fig. 8 a,b,c y d).

## DISCUSION

Los resultados de este experimento muestran que L. tridentata fue afectada negativamente por sus vecinos, pero H. mutica mostró una tendencia a mejorar en presencia de otras plantas. En O. rastrera no se observaron efectos de los vecinos.

El potencial hídrico y el potencial osmótico de la savia extraída de las hojas fue más negativo en los individuos de L. tridentata con plantas vecinas. Este efecto negativo de los vecinos en L. tridentata probablemente se deba a la competencia por consumo del agua del suelo con plantas de su misma especie o de otras especies, como ocurre en el desierto de Mojave (Fonteyn y Mahall 1981). Por otro lado, los vecinos afectaron positivamente el potencial hídrico de H. mutica. Lo anterior podría explicarse si la cobertura vegetal disminuyese la evaporación del agua del suelo al disminuir la radiación al nivel del suelo (Nobel 1988b) y/o mejorase la infiltración (Elkins et al. 1986). También, si se presenta el efecto de levantamiento hidráulico ("hydraulic lift"), por el cual los arbustos podrían transportar agua de las zonas profundas a las capas del

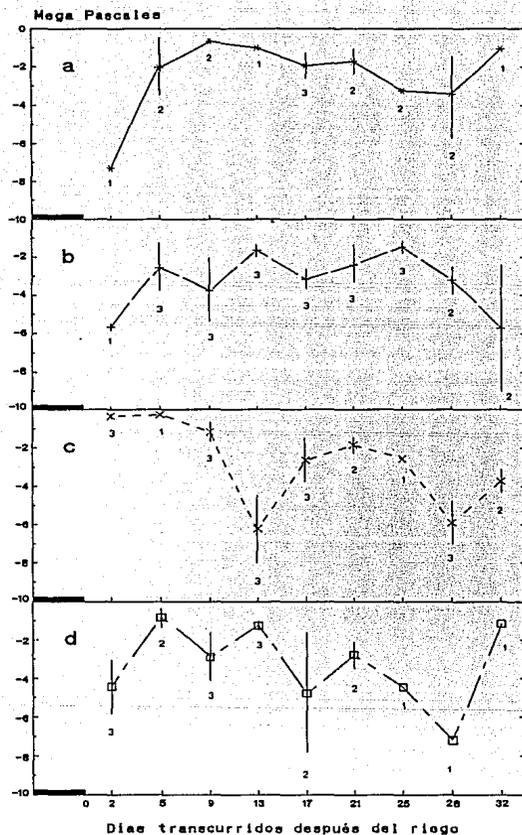


Figura 8. Potencial hídrico del suelo entre 0.1 y 0.2 m de profundidad para las parcelas con individuos solitarios de *H. mutica* (a), *Q. rastrera* (b), *L. tridentata* (c) y de las tres especies (d). Valores promedio (+/- error est.). Se indica el tamaño de muestra; — = menor a -10 Mega Pascales.

suelo más superficiales (Caldwell y Richards 1989, Field y Goulden 1988).

Es probable que O. rastrera haya tomado el agua disponible por el riego al principio del experimento, independientemente de la presencia o ausencia de plantas vecinas, si su superficie de absorción se incrementó rápidamente debido a la producción de raíces o a la rehidratación de las ya existentes, como ocurre en otras suculentas del desierto (Rundel y Nobel 1991). En Agave deserti y en varias especies de Opuntia y otras cactáceas se ha observado la producción de raíces en cuestión de horas después de que el suelo se ha humedecido (Walter y Stadelmann 1974, Nobel 1998b, Rundel y Nobel 1991). La relativa baja respuesta de O. rastrera al riego se debe a su capacidad, así como en otras suculentas, de mantener altos potenciales osmóticos durante la sequía al almacenar agua en sus tejidos (Walter y Stadelmann 1974, Nobel 1988b).

Es posible que en este experimento la estimación del potencial osmótico por el método psicrométrico haya estado sobrestimada, debido a la posible dilución de la savia celular por el agua apoplásmica al eliminar la semipermeabilidad de la membrana con el congelamiento, sobretodo cuando las plantas estuvieron más hidratadas (Medina et al. 1985, Meinzer et al. 1986). Sin embargo, Medina et al. (1985) compararon este método con el de la cámara de presión y encontraron que los valores de potencial osmótico de la savia celular extraída obtenidos con psicrometría fueron consistentemente más bajos que los calculados con la cámara de presión. Los valores de potencial hídrico pre-amanecer en L. tridentata y H. mutica obtenidos por el método de la cámara de presión fueron más altos que los del potencial osmótico de la savia extraída de las hojas estimados por el método psicrométrico (incluyendo las plantas de ambos tratamientos).

Esta relación fue consistente con la esperada entre estos potenciales (Slavik 1974, Nobel 1983). Sin embargo, éste patrón se invirtió en los últimos días de registro, cuando ambos potenciales fueron más bajos. Similarmente, Odening (1970; en Oechel *et al.* 1972) encontró que a potenciales bajos en *L. tridentata*, el potencial osmótico medido con el método psicrométrico fue más alto que el potencial hídrico registrado con la cámara de presión. Walter y Stadelmann (1974) mencionan que condiciones de agobio ("stress") hídrico en las hojas de algunos arbustos esclerófilos pueden causar un potencial hídrico considerablemente más bajo que el potencial osmótico.

Los valores de potencial hídrico en el suelo mostraron mucha variación en las dos profundidades registradas (entre 0-0.1 y entre 0.1-0.2 m). Esto pudo deberse a la heterogeneidad espacial dentro de las parcelas, determinada por la topografía y la estructura del suelo, mismo que presentó algunas galerías subterráneas construídas por larvas de insectos. Es probable que dicha variación haya propiciado que no se encontrasen diferencias significativas entre los tratamientos en ninguna de las dos profundidades. El agua tiende a moverse espontáneamente hacia regiones de menor potencial y por lo tanto los valores de potencial hídrico indican direcciones del movimiento de agua (Nobel 1983). Cuando el potencial hídrico del suelo es más alto que el potencial hídrico de la planta, puede ocurrir movimiento del agua hacia la planta (Sala *et al.* 1981, Nobel 1988b). De acuerdo a los potenciales hídricos registrados de las tres especies, *H. mutica* y *L. tridentata* pudieron absorber el agua del suelo entre 0-0.1 m de profundidad desde el inicio del experimento hasta aproximadamente 25 días después, pero *O. rastrera* solamente entre 5 y 9 días después. A partir del sexto día posterior al

riego, el potencial hídrico del suelo entre 0.1-0.2 m de profundidad mostró valores que sugieren que hubo agua disponible para L. tridentata y H. mutica, pero no para O. rastrera.

El crecimiento en L. tridentata y en H. mutica se comportó más o menos en concordancia con el potencial hídrico de las plantas. En L. tridentata el crecimiento de las ramas terminales en longitud, número de nudos, de ramas, de hojas y de flores fue mayor en los individuos solitarios (que también presentaron valores más altos de potencial hídrico) y se observó la misma tendencia en la producción de biomasa. Asimismo, en H. mutica los individuos asociados con otras plantas (y con más altos potenciales hídricos) tendieron a producir tallos más largos, mayor número de hojas y biomasa. El riego en L. tridentata fue suficiente para disparar la producción de flores en ambos tratamientos. H. mutica solo alcanzó a producir tallos y hojas, y al final del período de registro mostró síntomas de marchitamiento. La respuesta de L. tridentata pudo deberse a su habilidad para permanecer metabólicamente activa y formar nuevos tejidos, aún bajo condiciones muy secas (Oechel et al. 1972). Eventos periódicos de irrigación en individuos de L. tridentata han incrementado el crecimiento vegetativo, pero no han mejorado la producción de frutos (Fisher et al. 1988, Sharifi et al. 1988).

En este estudio se demuestra que tres formas de vida de una comunidad desértica responden de manera diferente a la entrada de agua al sistema, así como la existencia de interacciones negativas y positivas entre plantas vecinas, que disminuyen o mejoran la disponibilidad del agua y el crecimiento de las plantas. Estos procesos biológicos son importantes para entender la sobrevivencia de las especies y la estructura de las

comunidades vegetales que se desarrollan en las regiones caracterizadas por su baja precipitación.

## CAPITULO IV

EFECTOS DE LA REMOCION DE ESPECIES EN TRES FORMAS DE VIDA  
COEXISTENTES EN UN MATORRAL DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE

## RESUMEN

En una comunidad vegetal del Desierto Chihuahuense se realizó un experimento de campo para contrastar la respuesta de tres especies coexistentes (Larrea tridentata, Opuntia rastrera e Hilaria mutica) al tratamiento de remoción de las demás especies de la comunidad vegetal. Estas tres especies presentan formas de vida distintas y por ello es de esperarse la segregación en el uso de los recursos. Alternativamente, debido a la escasez de agua en el suelo en las regiones desérticas, también es de esperarse que la competencia por agua sea muy importante.

Durante una estación de crecimiento se registraron para cada especie el potencial hídrico, el crecimiento vegetativo y la producción de flores o frutos. En la mayoría de los casos no se encontraron diferencias entre tratamientos, excepto para algunas variables. En L. tridentata el potencial hídrico fue más bajo y el número de frutos fue menor en las plantas con remoción de especies. La sobrevivencia de los cladodios terminales y el número de flores producidas en O. rastrera fue menor en los individuos

con remoción. En H. mutica el número de inflorescencias fue mayor en los individuos con remoción.

No se encontraron evidencias de competencia interespecífica y, al menos parcialmente, la remoción de las especies de la comunidad tuvo efectos negativos en L. tridentata y O. rastrera.

Palabras clave: Larrea tridentata, Opuntia rastrera, Hilaria mutica, Efectos de remoción, Relaciones hídricas, Crecimiento, Desierto Chihuahuense.

## INTRODUCCION

Un elemento de gran importancia para las comunidades del desierto es el agua y las plantas han desarrollado una alta diversidad de adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de historia de vida para maximizar su sobrevivencia durante los períodos de sequía (Ehleringer 1985, Nobel 1988b). Se ha señalado que la disponibilidad del agua del suelo es un factor crítico en el establecimiento y el crecimiento de las plantas de zonas áridas (Noy-Meir 1973, Ehleringer 1985, Nobel 1988b), debido a los bajos niveles de precipitación, prolongados períodos de sequía y altas demandas evaporativas de la atmósfera.

La existencia de una gran diversidad de formas de vida vegetales en los desiertos (Shreve 1951, Miranda 1955) ha sido interpretada como reflejo de la diferenciación o

separación de nichos entre las especies y al parecer dicha diferenciación podría reducir la intensidad de la competencia entre ellas (Shreve 1951, Cody 1986). Inclusive, la existencia de la competencia en la regiones áridas y semiáridas ha sido cuestionada por algunos autores (Shreve 1951, Went 1955, Grime 1979). Por otra parte, la escasez de agua en las regiones desérticas sugiere que las plantas deberían competir fuertemente por este recurso (Tilman 1988).

Para probar la existencia de la competencia se diseñó un experimento de campo en el Desierto Chihuahuense, considerando a tres especies coexistentes y distintas en forma de vida. El experimento consistió en observar el comportamiento de un arbusto micrófilo perennifolio Larrea tridentata (DC.) Cov., una suculenta Opuntia rastrera Weber y una gramínea perenne amacollada Hilaria mutica (Buckl.) Benth., en respuesta a la remoción de todas las demás especies de la comunidad vegetal. Las variables de respuesta fueron el estado hídrico de las plantas, su crecimiento vegetativo y la producción de flores o frutos.

Varios estudios han examinado experimentalmente los efectos de la competencia en plantas de zonas áridas y semiáridas (Fowler 1986). Se han involucrado plantas herbáceas (Friedman y Orshan 1974, Robbrecht et al. 1983, Nobel y Franco 1986, Olson y Richards 1989), leñosas (Friedman 1971, Fonteyn y Mahall 1981, Ehleringer 1984, Maning y Barbour 1988) y, como en este experimento, formas de vida distintas (Cable 1969, Sala et al. 1989). En las plantas suculentas los estudios sobre competencia han sido observacionales (Nobel 1988b).

## METODOLOGIA

### Area de estudio.

El estudio se realizó en el Laboratorio del Desierto de la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango, localizado en 104° 15' O y 26° 30' N, a 1150 m de altitud. Es una región del Desierto Chihuahuense con comunidades arbustivas micrófilas y pastizales. En el sitio de estudio la asociación vegetal está dominada por gobernadora (Larrea tridentata) y nopal (Opuntia rastrera), con frecuentes individuos de zacate tobozo (Hilaria mutica). Es un sitio con 2 a 6% de pendiente, que acumula material de las porciones superiores. El suelo es de tipo Yermosol háplico según la clasificación FAO-UNESCO, sobre coluviones pedregosos de elementos de tamaño mediano a fino que reposan a mediana profundidad (0.8 a 1.2 m) sobre lutitas (Delhoume 1988). Se trata de una zona con bajos niveles de precipitación (264 mm anuales en promedio), inviernos con algunas heladas y veranos cálidos, períodos prolongados de sequía (8 a 9 meses) y demandas evaporativas altas (Cornet 1988). Las lluvias se presentan principalmente (71%) entre junio y septiembre. El experimento se realizó durante el período de mayo de 1989 a abril de 1990. Durante ese período se registraron, en una estación meteorológica localizada a 500 m del sitio experimental, 35 eventos de lluvia diaria, 27 de ellos menores a 5 mm y solo 4 superiores a 10 mm. La precipitación total durante ese lapso fue de 173 mm; es decir, 91 mm menor que el promedio anual de largo plazo calculado para la zona (Cornet 1988). En los meses de diciembre y enero se presentaron 12 días con temperaturas inferiores a 0°C. Los registros de las variables de respuesta

(ver abajo) se realizaron después de la época de lluvia, de octubre 1989 a abril 1990.

#### Selección de parcelas, individuos y tratamientos.

En el interior de un área de 80 x 37 m, la cual fue excluida al pastoreo de grandes herbívoros 9 años antes y reforzada para excluir liebres y conejos, se delimitaron 12 parcelas rectangulares de 100 m<sup>2</sup>, aleatorizadas en tres bloques con los siguientes tratamientos: (a) 3 parcelas con remoción de todas las especies, excepto L. tridentata; (b) 3 parcelas con remoción de todas las especies, excepto Q. rastrera; (c) 3 parcelas con remoción de todas las especies, excepto H. mutica; y (d) 3 parcelas sin remoción de especies (control).

Los bloques se colocaron en sentido perpendicular a la pendiente del sitio, para evitar que las posibles diferencias en la disponibilidad del agua, debido a la localización de las parcelas, confundiesen los efectos de los tratamientos. Al inicio del experimento las parcelas tuvieron 3.6 individuos en promedio de L. tridentata (rango = 3-7 plantas), 55.5 de Q. rastrera (rango = 38-99) y 19.2 de H. mutica (rango = 10-29). Para cada especie se seleccionaron individuos adultos de dimensiones comparables. Los individuos de L. tridentata tuvieron entre 1.2 y 1.6 m de altura y coberturas de 1.8 a 4.9 m<sup>2</sup>; el número de cladodios en Q. rastrera osciló entre 10 y 42 y las plantas de H. mutica tuvieron entre 0.07 y 0.28 m<sup>2</sup> de cobertura. Toda la biomasa aérea de las especies potencialmente competidoras fue cortada manualmente el 16 de mayo de 1989 y durante el transcurso del experimento, excepto en las parcelas control. Dicha biomasa se dejó sobre el sitio en que fue cortada, para amortiguar el impacto de la lluvia sobre las parcelas y los posibles cambios en el microclima y contenido hídrico del suelo debido a

la remoción de la cobertura vegetal.

Las variables de respuesta registradas fueron el estado hídrico de las plantas, el crecimiento vegetativo y la producción de flores o frutos. Si hubiese competencia entre las plantas por algún recurso del suelo, es de esperarse que los individuos en las parcelas control (sin remoción de la vegetación) tuviesen potenciales hídricos más bajos o mostrasen menor desarrollo en su crecimiento o producción de estructuras reproductivas, comparados con los del tratamiento en que se eliminaron los competidores potenciales (Fonteyn y Mahall 1981, Robberecht et al. 1983, Ehleringer 1984, Aarsen y Epp 1990).

#### Estado hídrico.

El potencial hídrico total es el estado de energía del agua y describe el déficit de agua de la planta (Turner 1981). A su vez, un componente de este potencial, el potencial osmótico de la savia celular, indica los cambios en la hidratación protoplasmática (Walter y Stadelmann 1974).

En L. tridentata y H. mutica se tomaron lecturas de potencial hídrico pre-amanecer. Se empleó la cámara de presión (Modelo 1000, PMS Instruments Co., Corvallis, Oregon, USA), utilizándose dos ramas por individuo de L. tridentata y dos plantas por parcela (12 ramas por tratamiento). En H. mutica se tomaron dos culmos por planta y dos plantas por parcela (12 culmos por tratamiento). Las muestras fueron removidas de las plantas, se cubrieron con una bolsa de plástico e inmediatamente se introdujeron en la cámara de presión (Turner 1981). En O. rastrera se midió el potencial osmótico matutino de la savia extraída de los cladodios (entre 9:00 y 10:00 h). Se utilizó la técnica psicrométrica (Turner 1981), con un Microvoltímetro HR-33T y dos

cámaras de muestreo C-52 (Wescor, Inc., Logan, Utah, USA), previamente calibradas contra soluciones de NaCl. Se tomaron dos muestras de tejido por individuo, de dos individuos por parcela (12 cladodios por tratamiento), provenientes de dos cladodios terminales con cara este-oeste. La muestra se obtuvo con un sacabocado de aluminio que se incluyó junto con el tejido en nitrógeno líquido, inmediatamente después de su extracción. Posteriormente, la muestra se llevó a un contenedor de plástico de volumen un poco mayor y se maceró y homogeneizó dentro del mismo. Con el contenido se saturó un disco de papel filtro que se introdujo a la cámara de muestreo.

#### Crecimiento.

En L. tridentata se seleccionaron 3 individuos por parcela y en cada uno se marcaron 10 ramas al décimo nudo a partir de la yema apical (90 ramas por tratamiento), repartidas más o menos equidistantemente en la copa. En cada rama se registró: a) el crecimiento en longitud a partir de la yema apical, b) el número de ramas secundarias y c) el número de nudos de la rama principal y ramas secundarias. En O. rastrera se seleccionaron 10 plantas por parcela (30 por tratamiento). En cada planta se registró: a) la sobrevivencia de cladodios terminales, catalogándolos en cladodios en pie o caídos al suelo, vivos, muertos y semimuertos, b) el número total de cladodios producidos y c) el área total por individuo de los cladodios producidos (registrando el diámetro menor y mayor para ajustar al área de una elipse). En H. mutica se seleccionaron 5 plantas por parcela (15 por tratamiento). En cada planta se registró: a) el número total de culmos producidos, b) el número de yemas axilares del rizoma que produjeron culmos, de 10 yemas marcadas por planta (150 yemas por tratamiento).

### Producción de flores y frutos.

En L. tridentata se registró el número de frutos producidos de 10 ramas por individuo (90 ramas por tratamiento), marcadas en el décimo nudo a partir de la yema apical al inicio del experimento. En O. rastrera se registró el número total de flores por individuo producidas en 10 plantas por parcela (30 plantas por tratamiento). En H. mutica se registró el número total de inflorescencias producidas por planta (15 plantas por tratamiento).

### Análisis estadístico.

En L. tridentata y O. rastrera el patrón estacional del potencial hídrico fue analizado con un modelo mixto de ANOVA anidado con bloques aleatorizados, con el tratamiento de remoción (A), fecha de registro (B) y bloque (C) como efectos fijos y el individuo como factor aleatorio (D), anidado dentro de las combinaciones del tratamiento de remoción y fecha de registro (Lindmann 1992). Lo mismo se hizo para el análisis de la longitud L. tridentata. En H. mutica no fue posible obtener lecturas de potencial hídrico para todos los individuos en la última fecha de registro, por lo que se utilizó un modelo similar al anterior, pero no anidado en el individuo y se analizó el potencial hídrico promedio de las dos lecturas por individuo.

El resto de las variables fueron analizadas con un modelo log-lineal, utilizando el paquete estadístico GLIM (Healy 1988), con la excepción del área de los cladodios producida por individuo en O. rastrera, en donde se utilizó un modelo de ANOVA, con el tratamiento y bloque como efectos principales. Para la sobrevivencia de los cladodios terminales por individuo de O. rastrera se realizó un análisis de los residuales

estandarizados, y no fue posible analizar el efecto del bloque. EL error estándar señalado en las figuras del texto se calculó como la raíz cuadrada del cociente de la varianza de los individuos y el número de estos. El umbral de significancia estadística en todos los análisis fue  $p = 0.05$ .

## RESULTADOS

El efecto del bloque fue significativo ( $p < 0.05$ ) para casi todas las variables analizadas, con excepción del potencial osmótico en O. rastrera y de la proporción de yemas caulinares que produjeron renuevos en H. mutica. El diseño experimental utilizado permitió separar en el modelo la variabilidad experimental debida al arreglo espacial de las repeticiones de los tratamientos.

### Estado hídrico.

Se encontró una marcada disminución estacional en el potencial hídrico pre-amanecer en L. tridentata. Los valores más altos se presentaron al inicio del experimento (durante el fin de la época de lluvias) y decrecieron conforme avanzó la sequía (Fig. 1). La remoción de todas las especies produjo un decremento mayor y significativo ( $F_{(1,10)} = 6.9$ ,  $p = 0.02$ ) en el potencial hídrico de L. tridentata. En el primer registro, el potencial hídrico promedio fue de  $-3.14$  MPa (error estándar, e.e. =  $0.159$ ) en el tratamiento con remoción y de  $-2.85$  MPa (e.e. =  $0.175$ ) en las parcelas control.

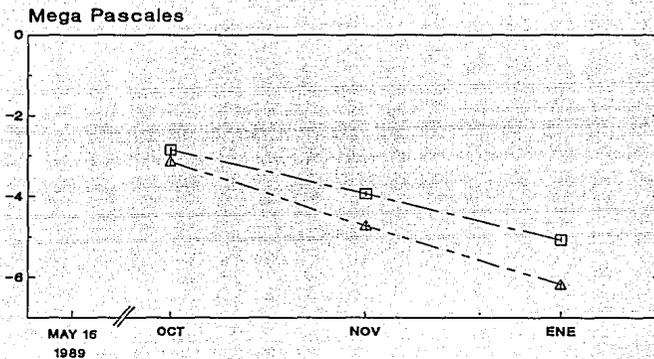


Figura 1. Potencial hídrico pre-amanecer en plantas de *L. tridentata* con remoción de especies ( -  $\Delta$  - ) y control ( -  $\square$  - ). Valores promedio (+/- error estándar,  $n=12$ ). Se indica la fecha de remoción.

Con el tiempo las diferencias entre los tratamientos se incrementaron, los valores promedio en la última fecha de registro fueron de -6.18 MPa (e.e. = 0.361) y -5.07 MPa (e.e. = 0.131) en las parcelas con remoción y control, respectivamente.

En todas las fechas de registro el potencial osmótico matutino de la savia extraída de Q. rastrera no fue significativamente diferente en el control y el tratamiento de remoción de especies ( $F_{(1,10)} = 0.4$ ,  $p = 0.06$ ). Similar al comportamiento de L. tridentata, se presentó un patrón estacional en el potencial osmótico de los cladodios de Q. rastrera (Fig. 2), con los valores promedio más altos al inicio del experimento (-0.74 y -0.79 MPa en los tratamientos de remoción y control) y un decrecimiento con el avance de la sequía (-1.14 y -1.26 MPa, después de 6 meses).

Como en las otras especies, el potencial hídrico pre-amanecer de los culmos en H. mutica fue más alto al inicio del experimento, pero no fue significativamente diferente entre el control y el tratamiento de remoción de especies ( $F_{(1,16)} = 0.5$ ,  $p = 0.5$ , Fig. 3).

#### Crecimiento.

En el crecimiento en la longitud total y en el número de nudos y de ramas producido en L. tridentata (Fig. 4a,b y c) no se encontraron diferencias significativas entre el control y el tratamiento de remoción de especies ( $F_{(1,16)} = 0.00007$ ,  $p = 0.9$ ,  $X^2_{(1)} = 3.2$ ,  $p = 0.07$  y  $X^2_{(1)} = 0.56$ ,  $p = 0.4$ , respectivamente). Al final del período de registro, en los dos tratamientos el crecimiento promedio en la longitud de las ramas a partir de la yema apical fue mayor a 4 cm, con más de 8 nudos y 2.7 ramas secundarias.

La proporción de los cladodios terminales vivos, muertos o semimuertos que

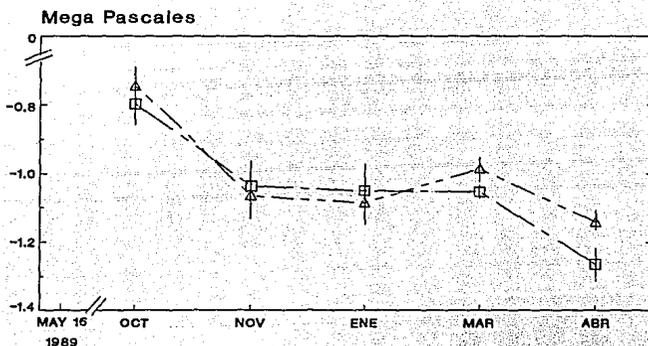


Figura 2. Potencial osmótico matutino en plantas de Q. rastrera con remoción de especies (---△) y control (-□-). Valores promedio (+/- error estándar;  $n=12$ ). Se indica la fecha de remoción.

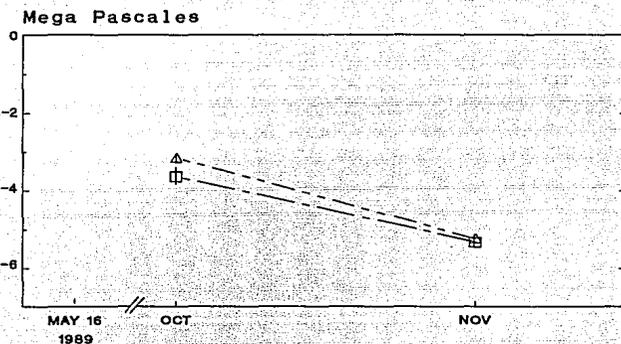


Figura 3. Potencial hídrico pre-amanecer en plantas de *H. mutica* con remoción de especies ( -△-) y control ( -□-). Valores promedio (+/- error estándar, n= 12). Se indica la fecha de remoción.

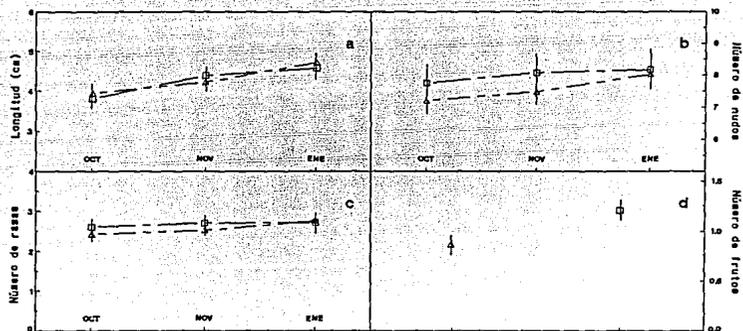


Figura 4. Crecimiento en longitud de rama (a), número de nudos (b), número de ramas (c) y número de frutos (d) en plantas de *L. tridentata* con remoción de especies (---) y control (—). Valores promedio (+/- error estándar,  $n=90$ ).

permanecieron en pie o cayeron al suelo fue significativamente distinta entre los tratamientos (Tabla 1). En el primer registro hubo más cladodios caídos vivos y menos cladodios caídos semimuertos que los esperados en el control ( $p < 0.01$ ). En el tercer registro hubo menos cladodios caídos vivos, más cladodios caídos muertos y más cladodios caídos semimuertos que los esperados en el tratamiento con remoción de especies ( $p < 0.01$ ). El número de cladodios promedio producido por planta en Q. rastrera fue de 3.5 (e.e. = 0.82) en el tratamiento con remoción de especies y de 4.0 (e.e. = 0.89) en el control (Fig. 5a), pero éstas diferencias no fueron significativas ( $\chi^2_{(1)} = 1.1, p = 0.3$ ). En el tamaño de los cladodios las diferencias tampoco fueron significativas entre los tratamientos ( $F_{(1,40)} = 2.7, p = 0.1$ ). El área total de los cladodios producida en promedio por individuo fue de 969 cm<sup>2</sup> (e.e. = 222) en el tratamiento con remoción y de 1609 cm<sup>2</sup> (e.e. = 342) en el control (Fig. 5b).

El número de culmos promedio producido por planta en H. mutica fue de 69.2 (e.e. = 19.18) en el tratamiento con remoción de especies y de 65.8 (e.e. = 10.61) en el control (Fig. 6a). En ambos tratamientos algunas plantas no produjeron culmos. Estas diferencias no fueron significativas entre tratamientos ( $\chi^2_{(1)} = 1.3, p = 0.2$ ). Asimismo, en ambos tratamientos una alta proporción de las yemas marcadas no produjeron culmos y no hubo diferencias significativas ( $\chi^2_{(1)} = 0.9, p = 0.3$ ). En el tratamiento con remoción de especies, 14% de las yemas produjeron renuevos y 21% en el control (Fig. 6c).

#### Producción de flores y frutos.

En L. tridentata el número de frutos producidos fue significativamente mayor en el tratamiento sin remoción de especies ( $\chi^2_{(1)} = 5.5, p = 0.02$ ). Se produjeron en

|                         |          | En pie                     |                        |                        | Caído                    |                          |                          |
|-------------------------|----------|----------------------------|------------------------|------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
|                         |          | vivo                       | muerto                 | semimuerto             | vivo                     | muerto                   | semimuerto               |
| 2<br>N<br>O<br>V<br>89  | Remoción | 204 / 196<br>(0.535) n.s.  | 3 / 4<br>(-0.640) n.s. | 5 / 5<br>(0.012) n.s.  | 32 / 34<br>(-0.344) n.s. | 10 / 13<br>(-0.946) n.s. | 15 / 16<br>(-0.182) n.s. |
|                         | Control  | 214 / 212<br>(0.149) n.s.  | 4 / 5<br>(-0.310) n.s. | 5 / 5<br>(-0.156) n.s. | 56 / 37<br>(3.194) **    | 10 / 14<br>(-1.188) n.s. | 1 / 17<br>(-3.874) **    |
| 19<br>E<br>N<br>E<br>90 | Remoción | 194 / 196<br>(-0.178) n.s. | 3 / 4<br>(-0.640) n.s. | 4 / 5<br>(-0.436) n.s. | 39 / 34<br>(0.856) n.s.  | 13 / 13<br>(-0.129) n.s. | 16 / 16<br>(0.071) n.s.  |
|                         | Control  | 209 / 212<br>(-0.195) n.s. | 7 / 5<br>(1.079) n.s.  | 7 / 5<br>(0.708) n.s.  | 46 / 37<br>(1.542) n.s.  | 10 / 14<br>(-1.188) n.s. | 11 / 17<br>(-1.445) n.s. |
| 31<br>M<br>A<br>Y<br>90 | Remoción | 196 / 196<br>(-0.035) n.s. | 3 / 4<br>(-0.640) n.s. | 2 / 5<br>(-1.333) n.s. | 12 / 34<br>(-3.744) **   | 25 / 13<br>(3.412) **    | 30 / 16<br>(3.602) **    |
|                         | Control  | 208 / 212<br>(-0.264) n.s. | 7 / 5<br>(1.079) n.s.  | 8 / 5<br>(1.140) n.s.  | 27 / 37<br>(-1.596) n.s. | 15 / 14<br>(0.124) n.s.  | 25 / 17<br>(1.956) +     |

Tabla 1. Análisis de los residuales estandarizados para la proporción de cladodios terminales de *Q. lastrera* que permanecieron en pie o cayeron al suelo para el tratamiento de remoción de especies ( $n=269$ ) y control ( $n=290$ ).

Se indica el valor observado / esperado y entre paréntesis el valor del residual; n.s.= no significativo, \*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.01$ .

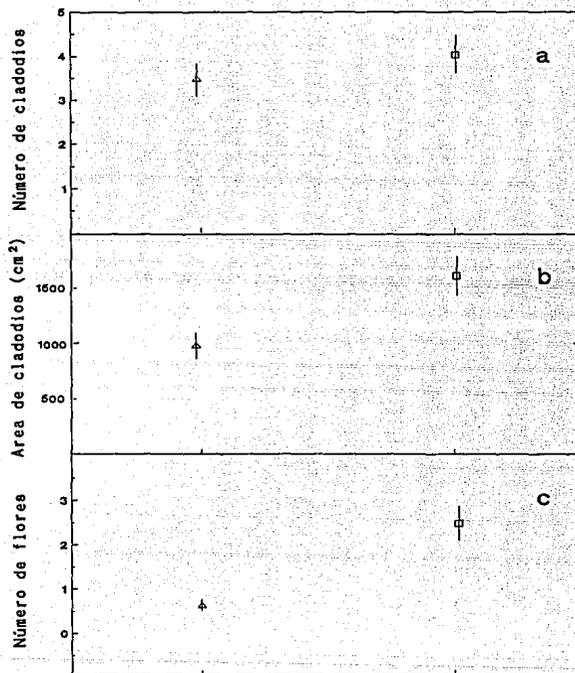


Figura 5. Crecimiento en número de cladodios (a), área total de los cladodios producidos (b) y número de flores producidas (c) en plantas de *O. rastrera* con remoción de especies (△) y control (□). Valores promedio (+/- error estándar,  $n=30$ ).

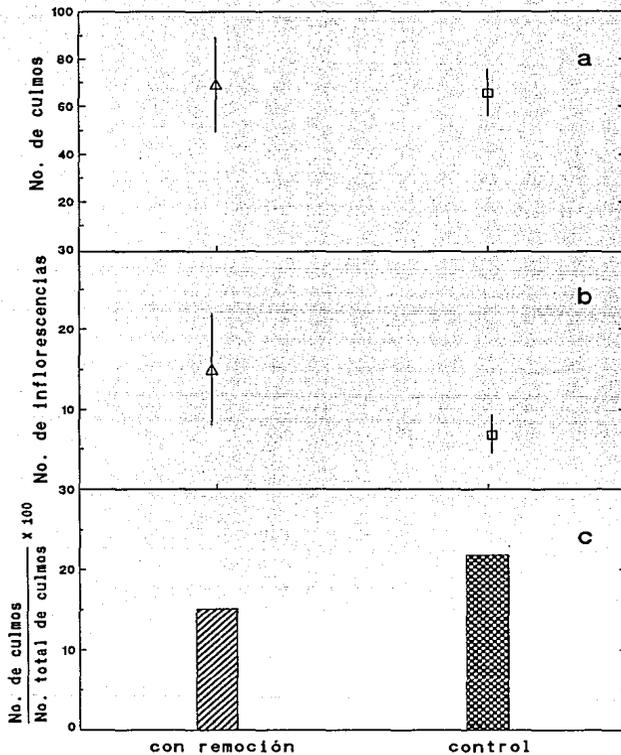


Figura 6. Número de culmos (a) y de inflorescencias (b) producidos por planta y porcentaje de culmos por planta que produjeron renuevo (c) en plantas de *H. mutica* con remoción de especies (Δ) y control (□). Valores promedio (+/- error estándar,  $n=15$ ).

promedio 0.87 frutos por rama (e.e. = 0.21, Fig. 4d) en el tratamiento con remoción de especies y 1.22 (e.e. = 0.19) en las parcelas control. El número de plantas que produjeron flores y el número de flores producidas por planta en Q. rastrera fue bajo en ambos tratamientos. En el tratamiento con remoción de especies sólo una cuarta parte (26.6%) de las plantas produjo al menos una flor y en el control solo la mitad de la población (50%). El número de flores producidas por planta fue significativamente mayor en el control ( $\chi^2_{(1)} = 34$ ,  $p < 0.000001$ , Fig. 5c). En las parcelas con este tratamiento se produjeron 2.5 flores en promedio por planta (e.e. = 0.79) y 0.65 (e.e. = 0.26) en el tratamiento con remoción de especies. Para este último análisis se eliminó el registro de una planta atípica en la producción de flores en el tratamiento con remoción de especies (produjo 34 flores contra 19 en total del resto del tratamiento).

Las inflorescencias producidas por planta en H. mutica fueron pocas en ambos tratamientos y varias plantas no produjeron ninguna. Sin embargo, el número de inflorescencias producidas en el tratamiento con remoción de especies fue significativamente mayor ( $\chi^2_{(1)} = 42$ ,  $p < 0.000001$ ). Las inflorescencias producidas por planta fueron 14.7 en promedio (e.e. = 7.1) en el tratamiento con remoción de especies y 7.0 (e.e. = 2.6) en el control (Fig. 6b).

## DISCUSION

La remoción de especies potencialmente competidoras nunca resultó positiva para L. tridentata y O. rastrera, y solamente ocurrió lo contrario para H. mutica en una de las variables registradas. Además, para L. tridentata y O. rastrera la exclusión de las plantas tuvo efectos negativos. En la primer especie la remoción causó potenciales hídricos más bajos y menor producción de frutos y en O. rastrera menor sobrevivencia de los cladodios y producción de flores. En H. mutica la remoción causó mayor producción de inflorescencias.

Comúnmente se ha asociado la coexistencia de las especies en una comunidad con la diferenciación de nichos (Fitter 1987). Se ha mencionado que diferencias en la forma de vida de las plantas permiten la segregación entre las especies en la utilización de los recursos (Shreve 1951, Kemp 1983, Cody 1986, Sala et al. 1989). En el Desierto Chihuahuense, Kemp (1983) encontró grupos de especies diferentes en forma de vida y mecanismo fotosintético, adaptados para crecer en distintos tiempos del año, sugiriendo segregación en el uso del agua. Sala et al. (1989) en la estepa patagónica argentina, encontraron que la remoción de los arbustos no alteró la producción de las gramíneas, ni mejoró su estado hídrico. En cambio, la remoción de pastos produjo un pequeño incremento en la producción de los arbustos e incrementos en el agua profunda del suelo y en el potencial hídrico.

Los resultados de este experimento sugieren que las especies se reparten los recursos, ya que las tres formas de vida no fueron eficientes en el uso de los recursos

potencialmente liberados por la remoción de otras especies; particularmente en el uso del agua del suelo, que es el recurso probablemente más limitante en los desiertos (Ehleringer 1985, Nobel 1988b). Las tres especies poseen distintas adaptaciones morfológicas y fisiológicas al agobio ("stress") hídrico y son capaces de resistir la sequía. L. tridentata es un arbusto micrófilo perennifolio, que mantiene altas tasas fotosintéticas a bajos potenciales hídricos (Odening *et al.* 1974) y sostiene una presión de turgor constante sobre un amplio rango de potenciales hídricos (Meinzer *et al.* 1986). O. rastrera es una suculenta con la capacidad de almacenar agua en sus tejidos durante la época seca y mantener altos potenciales hídricos, debido a su alta resistencia cuticular y estomática, y al metabolismo CAM. H. mutica es una gramínea con rizomas de entrenudos cortos que forma macollos. En el sitio de estudio generalmente presenta hojas verdes durante la época caliente y lluviosa del año. En condiciones de baja disponibilidad de agua, H. mutica puede tolerar la sequía debido a su rizoma resistente a la desecación.

El efecto negativo en el estado hídrico registrado en L. tridentata por la remoción de especies, pudo deberse a una disminución en la cantidad de agua del suelo capturada por la vegetación y conducida hacia el centro de las plantas por escorrentía caulinar. En el norte del Desierto Chihuahuense, Elkins *et al.* (1986) encontraron con lluvias simuladas, que las parcelas con cubierta vegetal tuvieron las tasas más altas de infiltración y los menores volúmenes de escorrentía en el suelo, al compararlas con parcelas con menos de 5% de cobertura. Otra causa que podría explicar el efecto negativo de la remoción podría ser el aumento del agobio ("stress") en las plantas

debido al microclima, al aumentar la temperatura, los vientos y la evaporación del agua con la eliminación de la cobertura vegetal (Franco y Nobel 1989, Aguiar *et al.* 1992). En este experimento se trataron de evitar dichos cambios al dejar sobre el suelo a la biomasa de las especies removidas, pero tal vez sólo se logró amortiguarlos parcialmente.

En el mismo sitio experimental, pero cuando el agua fue forzada a entrar en el suelo en un área restringida, sí se observaron efectos competitivos entre las plantas (ver Capítulo III). Sometidos a un solo evento de riego, equivalente a 30 mm de lluvia, los individuos de *L. tridentata* sin vecinos cercanos tuvieron mejores niveles hídricos y crecieron más que otros con plantas vecinas (aunque también se observó un probable efecto positivo de los vecinos en los individuos de *H. mutica*). Sin embargo, cuando los vecinos fueron eliminados (en este experimento) y se dejó a las plantas a la libre captura del agua de lluvia y con la presencia de escorrentía superficial, no se observaron efectos competitivos y la presencia de plantas vecinas resultó positiva.

El método experimental de remoción de la vegetación es el que ha tenido mayor éxito en la demostración de la existencia de la competencia en las zonas áridas y semiáridas (Fowler 1986). Mientras que en la mayoría de este tipo de experimentos se han encontrado evidencias de competencia entre las especies, en algunos no ha sido el caso y se han detectado efectos benéficos entre las plantas, tal y como sucedió en este experimento (Aarssen y Epp 1990).

## CAPITULO V

### CONCLUSIONES GENERALES

Diversos argumentos teóricos y las evidencias de tipo descriptivo y experimental, han originado en la literatura ecológica dos planteamientos aparentemente contradictorios acerca de la importancia de la competencia entre las especies vegetales de las comunidades áridas y semiáridas del mundo. Uno de estos planteamientos señala que la competencia entre las plantas de los ambientes desérticos puede no existir o ser relativamente débil, debido al medio ambiente "estresante" y a los bajos niveles de los recursos (Shreve 1951, Went 1955, Connell 1975, Grime 1979, Gulmon *et al.* 1979, Cody 1986). Esta idea ha existido desde el siglo pasado. En el "Origen de las especies..", Darwin (1859) señalaba que en los organismos que habitan ambientes extremos, la lucha por la existencia es casi exclusivamente contra los "elementos", no entre los diferentes organismos (citado en Oksanen 1990). El otro planteamiento indica que la competencia entre las plantas, principalmente por el agua del suelo, puede ser frecuente y de gran relevancia en la estructuración de las comunidades vegetales, debido a que es un factor crítico en el establecimiento y crecimiento de las plantas y a los bajos niveles de precipitación característicos de las regiones desérticas (Noy-Meir 1973, Fonteyn y Mahall 1981, Robberecht *et al.* 1983, Ehleringer 1984 y 1985, Fowler 1986, Nobel 1988b).

En un sitio del Desierto Chihuahuense en donde coexisten tres especies perennes relativamente abundantes y distintas en su forma de vida (Larrea tridentata, Opuntia rastrera e Hilaria mutica), el análisis de sus relaciones espaciales permitió inferir que algunos de los patrones encontrados podrían ser el resultado de interacciones competitivas entre las plantas. Dos experimentos de campo mostraron que la competencia puede o no ocurrir en estos ambientes. En un experimento de remoción de especies, en donde se dejó a las plantas a la libre captura del agua de lluvia, y con la presencia de escorrentía superficial, no se encontraron evidencias de competencia entre las especies e incluso la presencia de vecinos fue benéfica. Sin embargo, cuando se simuló un evento de lluvia relativamente alto y se forzó a entrar al agua en el suelo, entonces sí se observaron efectos competitivos.

El agua es el recurso más limitante para la productividad en los desiertos (Ehleringer 1985, Nobel 1988b) y su fluctuación temporal y estacional en el sitio puede modificar las interacciones entre las especies (Weins 1977 y 1986, Fonteyn y Mahall 1981, Grant 1986, Chesson 1986, Schmitt y Holbrook 1986, Aguiar et al. 1992). En estos ambientes, la precipitación no sólo se caracteriza por su baja cantidad, sino por tener una alta variabilidad anual, estacional y local (Noy-Meir 1973). La disponibilidad del agua para la planta no depende solamente de la distribución de la precipitación, sino también de la exposición y topografía del sitio y de las propiedades de almacenamiento del suelo (Fitter y Hay 1987). Estos factores al combinarse producen una gran heterogeneidad espacial y temporal en la disponibilidad del agua en las zonas desérticas. Se ha hipotetizado que esta fuerte variación en la limitación de la humedad en los

suelos ha permitido la coexistencia de la gran diversidad de formas de crecimiento de las comunidades desérticas (Rundel y Nobel 1991).

En la Fig. 1 se muestra la distribución de la lluvia durante 9 años de registro, en una estación meteorológica situada a 500 m de distancia del sitio de estudio, en la que se observa la gran fluctuación anual y estacional en la cantidad de la lluvia. Lo anterior determina que en la zona existan temporadas caracterizadas por altas y bajas entradas de agua al sistema. Durante el período de la fase experimental de este trabajo (mayo 1989 - abril 1990), se registró una precipitación total de 173 mm; es decir, fue un año relativamente seco, al compararlo con el promedio anual de largo plazo de 264 mm para la región (Cornet 1988).

Además de que la fluctuación de la cantidad de humedad del suelo está determinada por factores abióticos, los resultados del experimento de riego nos muestran que el estado hídrico y el crecimiento de las plantas pueden ser modificados por la presencia de plantas vecinas. En una de las especies estudiadas, los individuos con vecinos (a diferencia de los individuos solitarios) mostraron valores de potencial hídrico más bajos y menor crecimiento, mientras que en otra especie los vecinos tuvieron un efecto benéfico, aunque menos marcado. Las plantas en los desiertos pueden modificar la cantidad de agua del suelo disponible para otras especies, bajando el nivel del recurso al consumirlo (Fonteyn y Mahall 1981, Ehleringer 1984, Robberecht *et al.* 1983, Manning y Barbour 1988); o a través de efectos positivos debido a la reducción de la temperatura y evaporación bajo la copa de las plantas (Franco y Nobel 1989), al coleccionar agua de lluvia en su base (Glover y Gwynne 1962), al aumentar la infiltración y disminuir la

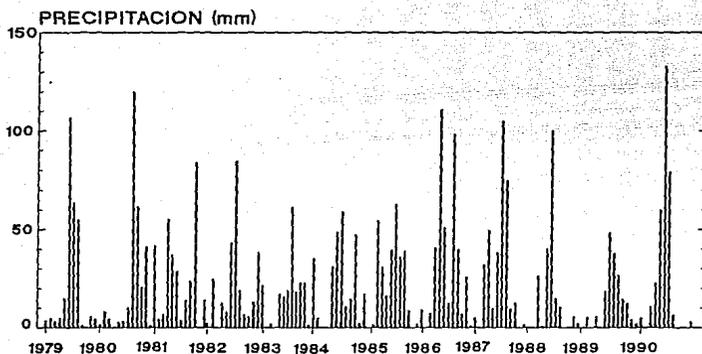


Figura 1. Distribución de la precipitación mensual durante el período 1979 – 1990 en la estación meteorológica del Laboratorio del Desierto, Mapimí Durango.

escorrentía (Elkins *et al.* 1986) o al transportar agua de las zonas profundas a las capas del suelo más superficiales (Caldwell y Richards 1989, Field y Goulden 1988). Asimismo, las plantas vecinas pueden aumentar el contenido de nutrientes del suelo debido a la acumulación de materia orgánica bajo los arbustos (García Moya y McKell 1970).

Se ha postulado que en las plantas existen fuertes compromisos entre la habilidad para tolerar bajos suplementos de los recursos y la habilidad para crecer rápidamente y explotar los recursos (Grime 1979, Chapin 1980, Goldberg 1990). De acuerdo a esta hipótesis, en las comunidades áridas y semiáridas, gran parte de la energía de las plantas perennes debe destinarse hacia las adaptaciones que les permiten resistir la sequía y el sobrecalentamiento de sus tejidos por las altas temperaturas y hacia la conservación de los recursos, principalmente agua. Sin embargo, en los años en que las precipitaciones son más abundantes, las plantas pueden ser capaces de crecer y competir con mayor eficacia por los recursos. Lo anterior explicaría que en el sitio de estudio se hayan observado correlaciones positivas entre las distancias y tamaños de plantas vecinas, posiblemente como resultado de que la competencia ha ocurrido (en períodos de mayor abundancia del recurso), y de que se hayan observado efectos competitivos cuando la cantidad del agua del suelo se elevó artificialmente. Este último resultado apoya la predicción de Grime (1979) de que la intensidad de la competencia en la vegetación debe incrementarse conforme aumente la fertilidad del habitat (Taylor *et al.* 1990, Ditommaso y Aarsen 1991).

Por otra parte, los resultados del experimento de remoción de las especies potencialmente competidoras, sugieren que las especies están segregadas en el uso de

los recursos y que no existe desplazamiento competitivo entre ellas (Fitter 1987).

Durante una estación de crecimiento los individuos en la parcelas en que se removieron las especies no mostraron potenciales hídricos más altos, ni mejoraron su crecimiento o producción de estructuras reproductivas. Como ya se mencionó, el experimento de remoción de especies se llevó al cabo durante un período relativamente más seco que el promedio para la zona. Por lo tanto, durante ese período se esperaría que las especies sobrelleven la época adversa a través de la conservación y uso eficiente del agua, asignando la energía disponible a los mecanismos de resistencia (Grime 1979), y que la competencia sea de baja intensidad. Además, las especies estudiadas son distintas en forma de vida, hecho que puede ser interpretado como reflejo de la separación o diferenciación de nichos que podría reducir la intensidad de la competencia entre ellas (Shreve 1951, Kemp 1983, Cody 1986, Sala *et al.* 1989).

Las diferencias encontradas en el sistema radicular de las tres especies y en el potencial hídrico de sus tejidos determinan que posean distintas estrategias en la absorción del agua y nos muestran bajo que circunstancias son competidores potenciales por este recurso. Cada planta consume el agua del suelo hasta cierta profundidad máxima, debido a la extensión de su sistema radicular y a la resistencia de la raíz (Sala *et al.* 1981, Fitter y Hay 1987, Rundel y Nobel 1991). La entrada de agua a la planta está regulada por el gradiente de potencial hídrico entre la planta y el suelo (Fitter y Hay 1987) y para que este proceso ocurra, el potencial hídrico de la planta debe ser más bajo que el del suelo (Nobel 1983, Fitter y Hay 1987). En el sitio de estudio, O. rastrera distribuye sus raíces principalmente en los primeros 0.15 m de profundidad, por

lo que puede absorber solamente el agua de la capa superior del suelo y debido a su alto potencial osmótico (-1.2 MPa en promedio, después de 6 meses del inicio de la sequía), sólo es capaz de tomar agua cuando el suelo se encuentra relativamente húmedo. Esta situación es similar a otras especies de suculentas del desierto. Después de 4 meses de sequía, varias de estas plantas pueden tomar agua cuando el potencial hídrico del suelo está aproximadamente sobre -1 MPa (Nobel 1988b). Como otras plantas CAM, Q. rastrera evade el agobio ("stress") hídrico a través del almacenamiento interno de agua y permitiendo pérdidas mínimas durante la noche, cuando abre los estomas. Asimismo, tal vez Q. rastrera utilice con eficiencia los eventos de precipitación, debido a la rápida producción de raíces y restablecimiento de las ya existentes, como se ha observado en otras cactáceas (Rundel y Nobel 1991). Por la distribución vertical de sus raíces (entre 0 y 0.75 m de profundidad) y el potencial hídrico de sus hojas, H. mutica es potencialmente capaz de absorber el agua del suelo superficial no disponible para Q. rastrera, así como de otras capas más profundas, pero hasta cierto límite. Durante el experimento de riego presentado en este trabajo, más de la mitad de las hojas de las plantas de H. mutica estuvieron marchitas cuando el potencial hídrico pre-amanecer fue de -6.3 MPa, de tal manera que esta especie sólo puede absorber agua cuando el potencial hídrico del suelo se encuentre sobre aproximadamente -6 MPa. Como respuesta al agobio hídrico, H. mutica manifiesta enrollamiento de sus limbos y es capaz de sobrellevar la sequía debido a que posee un rizoma resistente a la desecación. La capacidad de L. tridentata de tolerar muy bajos potenciales hídricos y tener raíces laterales y profundas, le permite absorber agua del suelo no disponible para otras

especies, tanto en las capas superiores del suelo como a mayores profundidades. Los valores de potencial hídrico más bajos observados para *L. tridentata* fueron de -7 MPa, pero en otros trabajos se han registrado valores aún más bajos, de alrededor de -11 MPa (Barbour *et al.* 1977). *L. tridentata* es capaz de sostener una presión de turgor constante sobre un amplio rango de potenciales hídricos, que le permite crecer durante la sequía y le otorga la posibilidad de formar nuevas raíces que exploten el agua del suelo en otros estratos y de mantener hojas fotosintéticamente activas (Odening *et al.* 1974, Meinzer *et al.* 1986).

Debido a lo anterior, la competencia por agua entre las tres especies puede presentarse solamente en los estratos del suelo en donde las plantas poseen raíces (entre 0 y 0.15 m de profundidad), si existiese traslape horizontal en sus sistemas radiculares y cuando el potencial hídrico del suelo sea relativamente alto. Lo anterior sugiere que a medida que el contenido de agua del suelo decrece, también la competencia entre las tres especies debe decrecer. Esta predicción resulta paradójica debido a que la limitación por recursos es esencial para que ocurra la competencia (Keddy 1989). Estas predicciones se ven apoyadas por los resultados experimentales, pues se detectaron efectos competitivos cuando se elevó artificialmente el contenido de agua del suelo, pero no cuando se dejó a las plantas a la libre captura del agua de lluvia, durante un período relativamente más seco que el promedio para la zona.

Sin embargo, la competencia por recursos entre las plantas no es el único factor importante en la competencia (Keddy 1989). Las tasas de crecimiento y la sobrevivencia de las poblaciones también están determinadas por la eficiencia con que las plantas usan

y conservan los recursos (Chapin 1980). Berendse *et al.* (1987, en Keddy 1989) encontraron que la conservación de nutrientes (por translocación) en dos especies de pastizales típicamente infértiles, fue el factor principal para explicar la dominancia competitiva de una de ellas.

En las comunidades desérticas existen varios procesos no discutidos aquí, que podrían modificar las relaciones competitivas entre las plantas, tales como la herbivoría y otras relaciones de tipo positivo, como las de facilitación y asociaciones micorrízicas ¿ Cuándo, cómo y con qué frecuencia la competencia y los procesos arriba señalados interactúan para determinar la estructura y dinámica de la comunidad ? Es aceptado que la herbivoría puede influir en la competencia entre las plantas al modificar las habilidades relativas para adquirir los recursos limitantes o incluso eliminando a una planta competidora (Crawley 1983, Louda *et al.* 1990). Aunque existen pocos estudios, los procesos positivos en la comunidad pueden modificar las habilidades competitivas de las especies (Aguilar *et al.* 1992), al facilitar el establecimiento y la sobrevivencia de las plantas (Franco y Nobel 1989) o aumentando la superficie de absorción radicular (Allen 1991). Además, se han documentado mecanismos alternativos en las comunidades, denominados competencia aparente, que indirectamente pueden producir interacciones negativas recíprocas entre los organismos (Holt 1984, Connell 1990). La competencia aparente puede darse por la interacción indirecta vía un enemigo natural compartido (Parker y Root 1981, Holt 1984) y por la interacción indirecta vía otras especies en el mismo nivel trófico o sistemas mixtos mutualista-competitivos (Connell 1990).

En esta tesis se dan evidencias de que la competencia entre las plantas

(principalmente por consumo del agua del suelo) puede modificar el crecimiento individual y puede jugar un papel importante en la estructuración de una comunidad desértica, pero su importancia puede ser distinta entre las especies y depender de la distribución espacial y temporal de los recursos. También se encontró que en la comunidad vegetal existen procesos positivos o de facilitación (que al parecer disminuyen el rigor del microclima) que podrían modificar los efectos de las interacciones negativas. Por otra parte, se dan evidencias de que las especies poseen diferentes estrategias en la adquisición y uso de los recursos del suelo (expresadas como diferencias en los sistemas radiculares y uso del agua) que pueden favorecer su coexistencia.

Para entender mejor como y cuando ocurre la competencia y como las especies evitan hacerlo en las comunidades desérticas, es necesario alcanzar un entendimiento más fino de las adaptaciones de las plantas, la dinámica de los recursos y los mecanismos de la competencia en un medio ambiente climáticamente extremo. La estructura de las comunidades vegetales es el resultado de una gran variedad de procesos y para evaluar la fuerza o el grado relativo con que la competencia determina la estructuración de las comunidades, es necesario conocer la importancia de otros factores biológicos, tales como la herbivoría y los de facilitación entre las especies, y los factores determinados por el clima y la geomorfología, en una matriz compleja de interacciones entre ellos.

## BIBLIOGRAFIA

- Aarssen, L. y G.A. Epp. 1990. Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. J. Veg. Sci. 1: 13-30
- Acevedo, E., I. Badilla y P.S. Nobel 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, Opuntia ficus-indica. Plant Physiol. 72: 775-780.
- Aguiar, M.R., A. Soriano y O.E. Sala. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. Functional Ecology 6: 66-70
- Allen, M.F. 1991. The Ecology of Mycorrhize. Cambridge University Press. 184 pp
- Barbour, M.G., G. Cunningham, W.C. Oechel y S.A. Bamberg. 1977. Growth and development, form and function. En: Creosote Bush. Biology and Chemistry of Larrea in the New World Deserts. (T.J. Marby, J.H. Hunziker y D.R. DiFeo, Jr., Editores). U.S./IBP Synthesis Series 6. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. 48-91 pp.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Sinauer Assoc., Inc. 876 pp.
- Bender, E.A., T.J. Case y M.E. Gilpin. 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. Ecology. 65(1): 1-13
- Berendese, F. 1981. Competition between plant populations with different rooting depths II. Plot experiments. Oecologia (Berl.) 48: 334-341
- Böhm, W. 1979. Methods of Studying Root Systems. Springer-Verlag. Berlin. 188 pp.

- Cable, D.R. 1969. Competition in the semidesert grass-shrub type as influenced by root systems, growth habitats, and soil moisture extraction. Ecology 50 (1): 27-38
- Caldwell, M.M. 1990. Competition between root systems in natural communities. En: Root Development and Function (P.J. Gregory, J.V. Lake y D.A. Rose, Editores). Society for Experimental Biology. Seminar Series 30. Cambridge University Press: 167-185
- Caldwell, M.M. y J.H. Richards. 1983. Competing root systems: morphology and models of absorption. En: On the Economy of Plant Form and Function (T.J. Givinish, Editor). Cambridge University Press: 251-273
- Caldwell, M.M. y Richards, J.H. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves affectiveness of water uptake by deep roots. Oecologia (Berl.) 79: 1-5
- Campbell, B.D., J.P. Grime, J.M.L. Mackey y A. Jalili. 1991. The quest for a mechanistic understanding of resource competition in plant communities: the role of experiments. Functional Ecology 5: 241-253
- Chapin, F.S. III. 1980. The mineral nutrition in wild plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 233-260
- Chesson, P.L. 1986. Environmental variation and the coexistence of species. En: Community Ecology (J. Diamond y T.J. Case, Editores). Harper and Row, Publishers, Inc. pp: 240-256
- Cody, M.L. 1986. Structural niches in plant communities. En: Community Ecology (J. Diamond y T.J. Case, Editores). Harper and Row, New York. pp: 381-405
- Connell, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a

- model and evidence from field experiments. En: Ecology and Evolution of Communities. (M.L. Cody y J.L. Diamond, Editores). Belknap Press. pp: 460-490.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35: 131-138
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interespecific competition: evidence from field experiments. Amer. Nat. 122: 661-696.
- Connell, J.H. 1990. Apparent versus "real" competition in plants. En: Perspectives on Plant Competition (J.B. Grace y D. Tilman, Editores). Academic Press, Inc. pp: 9-26
- Cornet, A. 1988. Principales características climáticas. Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. (C. Montaña, Editor), pp. 45-76. Instituto de Ecología, México.
- Cornet, A., E. Rivera y R. Ruiz de Esparza. 1984. Observaciones sobre la fenología de algunas especies leñosas y herbáceas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango, México. Memorias IX Congreso Mexicano de Botánica. Soc. Bot. Méx.
- Crawley, M.J. 1983. Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions. University of California Press.
- Crawley, M.J. 1986. The structure of plant communities. En: Plant Ecology. (M.J. Crawley, Editor). Blackwell Sci. Publ. pp. 1-50.
- Davis, S.D. y H.A. Mooney. 1985. Comparative water relations of adjacent California shrub and grassland communities. Oecologia (Berl.) 66: 522-529
- Delhoume, J.P. 1988. Distribution spatiale des sols le long d'une toposéquence

- representative. En: Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. (C. Montaña, Editor). Instituto de Ecología. México. pp: 135-165.
- Diamond, J. 1986. Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. En: Community Ecology. (J. Diamond y T.J. Case, Editores). Harper and Row. pp: 3-22
- DiTomaso, A. y L.W. Aarssen. 1991. Effect of nutrient level on competition intensity in the field for three coexisting grass species. J. Veg. Sci. 2: 513-522
- Ebert, T.A. y G.S. McMaster. 1981. Regular pattern of desert shrubs: A sampling artefact? J. Ecol. 69: 559-564
- Ehleringer, J.R. 1984. Intraspecific competitive effects on water relations, growth, and reproduction in Encelia farinosa. Oecologia 63: 153-158.
- Ehleringer, J.R. 1985. Annuals and perennials of warm deserts. En: Physiological Ecology of North American Plant Communities. (B.F. Chabot y H.A. Mooney, Editores). Chapman and Hall. pp: 162-180.
- Elkins, N.Z., G.V. Sabol, T.J. Ward y W.G. Whitford. 1986. The influence of subterranean termites on the hydrological characteristics of a Chihuahuan Desert ecosystem. Oecologia (Berl.) 68: 521-528
- Everitt, B.S. 1977. The Analysis of Contingency Tables. Chapman and Hall. Ltd. London. 128 pp.
- Field, C.B. y M.L. Goulden. 1988. Hydraulic lift: broadening the sphere of plant-environment interactions. TREE 3(8): 189-190

- Fisher, F.M., J.C. Zak, G.L. Cunningham y W.G. Whitford. 1988. Water and nitrogen effects on growth and allocation patterns of creosotebush in the northern Chihuahuan Desert. *J. Range Manage.* 41(5): 387-391
- Fitter, A.H. 1986. Spatial and temporal patterns of root activity in a species-rich alluvial grassland. *Oecologia (Berl.)* 69: 594-599
- Fitter, A.H. 1987. Spatial and temporal separation of activity in plant communities: prerequisite or consequence of coexistence ? *En: Organization of Communities. Past and Present.* (J.H.R. Gee y P.S. Giller, Editores). Blackwell Sci. Publ. pp: 119-139.
- Fitter, A.H. y K.M. Hay. 1987. *Environmental Physiology of Plants*. 2a. Edic. Academic Press. 423 pp.
- Fonteyn, P.J. y Mahall, B.E. 1981. An experimental analysis of structure in a desert plant community. *J. Ecol.* 69: 883-896.
- Fowler, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 17: 89-110
- Franco, A.C. y P.S. Nobel. 1989. Effect of nurse plant on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecol.* 77: 870-886
- Franco, A.C. y P.S. Nobel. 1990. Influences of root distribution and growth on predicted water uptake and interspecific competition. *Oecologia* 82: 151-157
- Friedman, J. 1971. The effect of competition by adult *Zygophyllum dumosum* Boiss. on seedlings of *Artemisia herba-alba* Asso in the Negev Desert of Israel. *J. Ecol.* 59: 775-782

- Friedman, J. y G. Orshan. 1974. Allopatric distribution of two varieties of Medicago laciniata (L.) Mill. in the Negev Desert. J. Ecol. 62: 107-114
- García Moya, E. y C.M. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert wash plant community. Ecology 51: 81-88
- Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press. 286 pp.
- Glover, P.E. y Gwynne, M.D. 1962. Light rainfall and plant survival in E. Africa II. Dry grassland vegetation. J. Ecol. 50: 199-206
- Goldberg, D.E. 1990. Components of resource competition in plant communities. En: Perspectives on Plant Competition (J.B. Grace y D. Tilman, Editores). Academic Press, Inc. pp: 27-49
- Gordon, D.R., J.M. Welker, J.W. Menke y K.J. Rice. 1989. Competition for soil water between annual plants and blue oak (Quercus douglasii) seedlings. Oecologia (Berl.) 79: 533-541
- Grant, P.R. 1986. Interspecific competition in fluctuating environments. En: Community Ecology (J. Diamond y T.J. Case, Editores). Harper and Row, Publishers, Inc. pp: 173-191
- Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. J. Ecol. 67: 755-779
- Grime, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley and Sons. 222 pp.
- Gulmon, S.L., P.W. Rundel, J.R. Ehleringer y H.A. Mooney. 1979. Spatial relationships and competition in a Chilean desert cactus. Oecologia (Berl.) 44: 40-43
- Healy, M.J.R. 1988. Glim: An Introduction. Clarendon Press. Oxford. 130 pp.

- Holt, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. Amer. Nat. 142(3): 377-406
- Huante, P. E. Rincón y M. Gavito. 1992. Root system analysis of seedlings tree species from a tropical dry forest in Mexico. Trees (en prensa). 6 pp.
- Hulbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecol. Monogr. 54: 187-211.
- Keddy, P.A. 1989. Competition. Population and Community Biology Series. Chapman and Hall. 202 pp.
- Kemp, P.R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan Desert plants in relation to the timing of water availability. J. Ecol. 71: 427-436.
- Lamont, B.B. y S.M. Bergl. 1991. Water relations, shoot and root architecture, and phenology of three co-occurring *Bankasia* species: no evidence for niche differentiation in the pattern of water use. Oikos 60: 291-298
- Lindmann, H. 1992. Analysis of Variance in Experimental Design. Springer-Verlag. New York, Inc. 531 pp
- Louda, S.M., K.H. Keeler y R.D. Holt. 1990. Herbivore influences in plant performance and competitive interactions. En: Perspectives on Plant Competition (J.B. Grace y D. Tilman, Editores). Academic Press, Inc. pp: 414-444
- Ludwig, J.A. 1975. Distributional adaptations of root systems in desert environments. En: The Belowground Ecosystem: A Synthesis of Plant-Associated Processes (J.K. Marshall, Editor). Range Sci. Dept., Colorado State Univ., Fort Collins, Colo. pp.: 85-91

- MacArthur, R.H. 1972. Geographical Ecology. Harper and Row, New York
- Manning, S.J. y M.G. Barbour. 1988. Root system, spatial patterns, and competition for soil moisture between two desert subshrubs. Amer. J. Bot. 75(6): 885-893
- McAulife, J.R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonora Desert cacti. Oecologia 65: 82-85.
- McAulife, J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. Amer. Nat. 131: 459-490.
- Medina, E., E. Olivares y D. Marin. 1985. Eco-physiological adaptations in the use of water and nutrients by woody plants of arid and semi-arid tropical regions. Medio Ambiente 7(2): 91-102
- Meinzer, F.C., P.W. Rundel, M.R. Sharifi y E.T. Nilsen. 1986. Turgor and osmotic relations of the desert shrub Larrea tridentata. Pl. Cell and Environ. 9: 467-475
- Melgoza, G., R.S. Nowak y R.J. Tausch. 1990. Soil water exploitation after fire: competition between Bromus tectorum (cheatgrass) and two native species. Oecologia (Berl.) 83: 7-13
- Miranda, F. 1955. Formas de vida vegetales y el problema de la delimitación de las zonas áridas de México. En: Mesas Redondas sobre Problemas de las Zonas Áridas de México. Edic. Inst. Mex. Rec. Nat. Renov. México, D.F. pp: 85-119.
- Nobel, P.S. 1981. Spacing and transpiration of various sized clumps of a desert grass, Hilaria rigida. J. Ecol. 69: 735-742
- Nobel, P.S. 1983. Biophysical Plant Physiology and Ecology. W.H. Freeman and Co. New York. 608 pp.

- Nobel, P.S. 1985. PAR, water and temperature limitations on the productivity of cultivated Agave fourcroydes (henequen) J. Appl. Ecol. 22: 157-173.
- Nobel, P.S. 1988a. Productivity of desert succulents. En: Arid Lands. Today and Tomorrow (E.E. Whitehead, C.F. Hutchinson, B.N. Timmerman y R.G. Varady, Editores). Westview/Belhaven Press. pp: 137-148
- Nobel, P.S. 1988b. Environmental Biology of Agaves and Cacti. Cambridge University Press. 270 pp.
- Nobel, P.S. y A.C. Franco. 1986. Annual root growth and intraspecific competition for a desert bunchgrass. J. Ecol. 74: 1119-1126
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environments and producers. Ann. Rev. Ecol. Sys. 5:25-51
- Odening, W.R., B.R. Strain y W.C. Oechel. 1974. The effect of decreasing water potential on net CO<sub>2</sub> exchange of intact desert shrubs. Ecology 55: 1086-1095
- Oechel, W.C., B.R. Strain y W.R. Odening. 1972. Tissue water potential, photosynthesis, <sup>14</sup>C-labeled photosynthate utilization, and growth in the desert shrub Larrea divaricata Cav. Ecol. Monographs 42(2): 127-141
- Oksanen, L. 1990. Predation, herbivory, and plant strategies along gradients of primary productivity. En: Perspectives on Plant Competition (J.B. Grace y D. Tilman, Editores). Academic Press, Inc. pp: 445-474
- Olson, B.E. y J.H. Richards. 1989. Crested wheatgrass growth and replacement following fertilization, thinning, and neighbor plant removal. J. Range Manage. 42(2): 93-97
- Parker, M.A. y R.B. Root. 1981. Insect herbivores limit habitat distribution of a native

- composite, Machaeranthera canescens. Ecology 62(5): 1390-1392
- Parrish, J.A.D. y F.A. Bazzaz. 1976. Underground niche separation in successional plants. Ecology 57: 1281-1288
- Phillips, D.L. y J.A. MacMahon. 1981. Competition and spacing patterns in desert shrubs. J. Ecol. 69: 97-115
- Pielou, E.C. 1961. Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest-neighbour relationships. J. Ecol. 49: 255-269
- Pielou, E.C. 1962. The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. J. Ecol. 50: 357-367
- Pielou, E.C. 1983. Population and Community Ecology. Principles and Methods. Gordon and Breach Science Publishers. 424 pp.
- Robberecht, R., B.E. Mahall y P.S. Nobel. 1983. Experimental removal of intraspecific competitors - effects on water relations and productivity of a desert bunchgrass, Hilaria rigida. Oecologia (Berl.) 60: 21-24.
- Rundel, P.W. y P.S. Nobel. 1991. Structure and function in desert root systems. En: Plant Root Growth. An Ecological Perspective (D. Atkinson, Editor). Blackwell Scientific Publications: 349-378
- Sala, O.E., W.K. Laurenroth, W.J. Parton y M.J. Trlica. 1981. Water status of soil and vegetation in a shortgrass steppe. Oecologia (Berl.) 60: 21-24
- Sala, O.E. y W.K. Laurenroth. 1985. Root profiles and the ecological effect of light rainshowers in arid and semiarid regions. Am. Midl. Nat. 114(2): 406-408
- Sala, O.E., R.A. Golluscio, W.K. Laurenroth y A. Soriano. 1989. Resource partitioning

between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. Oecologia (Berl.) 81: 501-505

Schmitt, R.J. y S.J. Holbrook. 1986. Seasonally fluctuating resources and temporal variability of interspecific competition. Oecologia (Berl.). 69: 1-11

Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interespecific competition. Amer. Nat. 122: 240-285.

Schulter, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. Ecology 65 (3): 998-1005

Sharifi, M.R., F.C. Meinzer, E.T. Nilsen, P.W. Rundel, R.A. Virginia, W.M. Jarrel, D.J. Herman y P.C. Clark. 1988. Effect of manipulation of water and nitrogen supplies on the quantitative phenology of Larrea tridentata (creosote bush) in the Sonoran desert of California. Amer. J. Bot. 75(8): 1163-1174

Shreve, F. 1951. Vegetation of the Sonoran Desert. Carnegie Inst. Washington Publ. 591. 1-192 pp.

Slavik, B. 1974. Methods of Studying Plant Water Relations. Ecological Studies 9. Springer-Verlag. 449 pp.

Taylor, D.R., L.W. Aarssen y C. Loehle. 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templete for plant life history strategies. Oikos 58: 239-250

Tilman, D. 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton University Press. 355 pp.

Tilman, D. 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: The elements of a

- predictive theory of competition. En: Perspectives on Plant Competition (J.B. Grace y D. Tilman, Editores). Academic Press, Inc. pp: 117-141
- Turner, N.C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. Plant and Soil 58: 339-366
- Turner, N.C. y Kramer, P.J. 1980. Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. John Wiley and Sons. 482 pp.
- Underwood, T. 1986. The analysis of competition by field experiments. En: Community Ecology. Pattern and Process (J. Kikkawa y D.J. Andersson, Editores). Blackwell Scientific Publ.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite y J.A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus Neobuxbaumia tetetzo and the nurse shrub Mimosa luisana. J. Veg. Sci. 2: 11-14
- Vandermeer, J. 1980. Saguaros and nurse trees: a new hypothesis to account for population fluctuations. Southwest. Nat. 25: 357-360.
- Walter, H. y E. Stadelmann. 1974. A new approach to the water relations of desert plants. En: Desert Biology (G.W. Brown, Editor). Vol. II. Academic Press. New York and London. 213-309 pp.
- Weins, J.A. 1977. On competition and variable environments. Am. Sc. 65: 590-597
- Weins, J.A. 1986. Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. En: Community Ecology (J. Diamond y T.J. Case, Editores). Harper and Row, Publishers, Inc. pp: 154-172
- Welden, C.W., W.L. Slauson y R.T. Ward. 1988. Competition and abiotic stress among trees and shrubs in northwest Colorado. Ecology 69(5): 1566-1577

- Went, F.W. 1955. The ecology of desert plants. Sci. Am. 192: 68-75.
- Wilson, S.D. 1991. Variation in competition in eucalypt forests: the importance of standardization in pattern analysis. J. Veg. Sci. 2: 577-586
- Yeaton, R.I. 1978. A cyclical relationship between Larrea tridentata and Opuntia leptocaulis in northern Chihuahuan Desert. J. Ecol. 65: 587-595.
- Yeaton, R.I. y M.L. Cody. 1976. Competition and spacing and plant communities: The northern Mohave desert. J. Ecol. 64: 689-696
- Yeaton, R.I., J. Travis y E. Gillinsky. 1977. Competition and spacing in plant communities: The Arizona upland association. J. Ecol. 65: 587-595
- Yeaton, R.I. y A. Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the Acacia schaffneri - Opuntia streptacantha association, Southern Chihuahuan desert, Mexico. J. Ecol. 74: 211-217
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. 2a Edic. Prentice Hall, Inc. 718 pp.