



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ESTABLECIMIENTO DE *Prosopis laevigata*
EN ZAPOTITLÁN DE LAS SALINAS, PUEBLA: EFECTO
DE LA DISPERSIÓN POR BURROS Y EL MICROAMBIENTE
BAJO ARBUSTOS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

GUILLERMO SÁNCHEZ DE LA VEGA

DIRECTOR DE TESIS: DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ALVAREZ

MÉXICO, D.F..

SEPTIEMBRE 2005



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta 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.

A MIS PADRES

A MIS HERMANOS

AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis Héctor Godínez, por su apoyo incondicional para realizar este proyecto, por su paciencia durante la redacción final de la tesis y por la amistad que se generó durante todo este tiempo, gracias por todo Héctor. A Rafael Lira, nuestro jefe en la UBIPRO por apoyar este trabajo desde antes de que fuese una realidad.

A mi comité tutorial: Dra. Teresa Valverde y al Dr. Arturo Flores, quienes con sus comentarios y sugerencias durante todo el proyecto enriquecieron y contribuyeron a mejorar esta tesis, además de brindarme su apoyo y amistad. A los integrantes del jurado de examen, Dr. Joel Flores y Dr. Jordan Golubov, por su disposición para formar parte y revisar este trabajo.

Por el trabajo de campo en primer lugar agradezco a la Sra. Lorenza Carrillo y al Sr. Teófilo Mendoza, pues me proporcionaron un lugar donde trabajar sin preocupaciones, además de abrirme las puertas de su casa y de su familia, gracias por todo. Además, me facilitaron todo lo que necesite en Zapotitlán: a la estrella de este proyecto, el buen “sapo”, el burro sin cuya participación este trabajo no sería igual, a su memoria es este trabajo. El buen Filiberto y Alejandro me brindaron una gran ayuda y su amistad durante mis visitas a Zapotitlán, sobre todo mientras esperábamos que el “sapo” hiciera su parte del trabajo.

Durante el desarrollo del experimento recibí el apoyo de varios amigos y compañeros que me acompañaron en mis visitas a Zapotitlán. A Leticia Ramírez por su ayuda desinteresada y su amistad durante el montaje del experimento. A Magali Santillán, Patricia Zarco, Martín Paredes, Patricia Roldán y Marleth Mendoza, por su ayuda en las diferentes visitas a Zapotitlán; Magali Santillán contribuyó además en la tediosa tarea de extraer semillas de las vainas, a pesar de que comúnmente había más bruquidos que semillas...eso es algo que le agradezco especialmente.

A mis amigos y compañeros durante la maestría: Vero, Martín, Manolo, Isabel, Mayra, Rocío, Carlos, Ricardo y todos aquellos que de mi memoria escapan, sin cuya compañía, consejos, apoyo y discusiones de cómo dominar al mundo (o al menos la biología en Zapotitlán), esto hubiera sido diferente. A Isabel Blanckaert, le agradezco especialmente su ayuda desinteresada con la traducción al inglés del resumen, muchas gracias Isa.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	2
1.1 Establecimiento del mezquite (<i>Prosopis L.</i>) en zonas áridas y semiáridas: una revisión.....	5
1.1.1 Germinación de las semillas.....	5
1.1.2 Emergencia y supervivencia de las plántulas.....	9
1.1.3 Perspectivas.....	12
1.2 Justificación y Objetivos.....	13
2. ÁREA Y ESPECIE DE ESTUDIO	15
3. MATERIAL Y MÉTODOS	18
3.1 Estructura de tamaños y características reproductivas.....	18
3.2 Importancia de los burros como dispersores.....	19
3.3 Germinación.....	19
3.3.1 Germinación en campo.....	19
3.3.2 Germinación en laboratorio.....	20
3.4 Supervivencia de plántulas en campo.....	22
3.5 Crecimiento temprano de las plántulas en laboratorio.....	22
4. RESULTADOS	23
4.1 Estructura de tamaños y características reproductivas.....	23
4.2 Importancia de los burros como dispersores.....	25
4.3 Germinación.....	26
4.3.1 Germinación en campo.....	26
4.3.2 Germinación en laboratorio.....	28
4.4 Supervivencia de plántulas en campo.....	29
4.5 Crecimiento temprano de las plántulas en laboratorio.....	31
5. DISCUSIÓN	34
6. BIBLIOGRAFÍA	40

RESUMEN

La germinación de semillas y la supervivencia de las plántulas son dos etapas críticas en la dinámica poblacional de las especies vegetales, particularmente en las especies dominantes, ya que durante estas fases se presenta una alta mortalidad; dichas etapas se ven afectadas por diversos factores físicos, entre los que destacan los que prevalecen en el microambiente donde se desarrolla la semilla, además de factores biológicos como la dispersión endozoocora. En este sentido, el género *Prosopis* ha sido ampliamente estudiado; sin embargo, se sabe poco sobre las condiciones microambientales posteriores a la dispersión endozoocora sobre la germinación. *Prosopis laevigata* es una especie dominante en Zapotitlán de las Salinas y sin embargo, se desconocen las condiciones bajo las cuales se establecen sus plántulas. El presente trabajo determinó el efecto de algunos factores físicos y biológicos sobre la germinación y el establecimiento de *Prosopis laevigata* en Zapotitlán de las Salinas. Los factores analizados fueron la producción de semillas, la dispersión endozoocora de las semillas por burros (*Equus asinus*) y el efecto del microambiente encontrado debajo de árboles perennes y en espacios desprovistos de vegetación sobre la germinación y el establecimiento. Los resultados de la estructura de tamaños de la población sugieren que el establecimiento de individuos jóvenes de *Prosopis laevigata* es un fenómeno poco frecuente. La capacidad reproductiva de los individuos en la población se incrementa con el tamaño. Se encontró que la producción de frutos es independiente del tamaño de los individuos por lo que no hay una relación directa entre ambas variables. La dispersión por burros permite liberar una cantidad importante de semillas, las cuales se encuentran en condiciones de germinar en poco tiempo, embebidas dentro de una excreta lo cual se traduce en una ventaja en cuanto a la disponibilidad de nutrientes, humedad y protección. La presencia de la excreta de burro demostró ser un factor importante en el crecimiento, la producción de biomasa y la supervivencia de las plántulas. Por otro lado, las diferentes condiciones microambientales bajo árboles perennes o en espacios abiertos no mostraron tener un efecto notorio en la emergencia de plántulas, aunque sí en su supervivencia. Estas observaciones sugieren un efecto positivo de los burros y su excreta, en la dispersión y en la emergencia de plántulas de *Prosopis laevigata*, así como su supervivencia bajo arbustos.

ABSTRACT

Seed germination and seedling survival are two critical phases within the population dynamics of plant species. In particular for dominant species, they present high mortality rates. These phases are affected by diverse physical factors, like those defining the micro-environment wherein the seed is developing, as well as biological factors like seed dispersal through endozoochory. Many of these aspects have been thoroughly studied for the genus *Prosopis*. However, little is known about the micro-environmental conditions posterior to endozoochory. Even though *Prosopis laevigata* is a dominant species in Zapotitlán Salinas, the conditions under which seedlings are established are unknown. The present work determined the effect of some physical and biological factors upon germination and establishment of *Prosopis laevigata* in Zapotitlán Salinas. The factors analyzed were: seed production, seed dispersal through endozoochory by donkeys (*Equus asinus*) and the effect of the micro-environment under perennial trees and in open spaces on germination and seedling establishment. Population size structure indicated a low frequency of *Prosopis laevigata* sapling establishment. Reproductive capacity increased with increasing size. Fruit production was independent from size and as such, there was no direct relationship between both variables. Dispersal by donkeys liberated an important amount of seeds which germinated quickly, as they were found soaked within an excrement providing nutrients, humidity and protection. The presence of the donkey's excrement was found to be important during growth, biomass production and survival of the seedlings. On the other hand, the different micro-environmental conditions under perennial trees or in open spaces did not show significant effects on seedling emergence, but there was an effect on survival.

1. INTRODUCCIÓN

El establecimiento es una etapa del ciclo de vida de las plantas que comprende diversos procesos como la dispersión y la germinación de las semillas, así como, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas (Howe y Smallwood, 1982; Chambers y MacMahon, 1994; Kigel, 1995; Scholes y Archer, 1997; Fenner y Kitajima, 1999; Wang y Smith, 2002). En este sentido, una plántula puede considerarse establecida cuando es totalmente independiente de las reservas existentes en la semilla (Fenner, 1985). Los factores que afectan negativamente el establecimiento son numerosos, por lo que en esta etapa del ciclo de vida se presentan las tasas de mortalidad más elevadas (Fenner, 1985; Granados y López, 2001).

En términos generales, los factores que afectan el establecimiento pueden ser físicos y biológicos, (Ross y Harper, 1972; Kigel, 1995; Schupp y Fuentes, 1995). Entre los factores físicos que tienen mayor importancia a este nivel, se encuentran las condiciones de humedad, la intensidad lumínica, la temperatura, los nutrientes y el tipo de suelo, los cuales pueden promover o inhibir la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Fenner y Kitajima, 1999; González-Zertuche *et al.*, 2000; Granados y López, 2001). Estos factores son especialmente importantes en ambientes como las zonas áridas y semiáridas, en donde algunos procesos como el crecimiento y la reproducción individuales están limitados por la falta de condiciones ambientales favorables (Eriksson, 1989; Holmgren y Scheffer, 2001).

Las interacciones positivas y negativas entre los organismos tales como la facilitación, la dispersión y la depredación de las semillas son los principales factores biológicos que afectan la germinación, así como la supervivencia y el crecimiento de las plántulas. En particular, la dispersión biótica de las semillas es resultado de una interacción positiva entre plantas y animales que permite el transporte de las semillas a sitios lejanos de la planta que las produjo. Así, la dispersión por animales es un proceso que determina los sitios en donde las semillas son depositadas, afectando su probabilidad de germinación y supervivencia, por lo que es un proceso de gran importancia para el mantenimiento de las poblaciones en condiciones naturales (Harper, 1977; Herrera, 1995; Schupp, 1995; Traveset, 1998; Rey y Alcántara, 2000; Wang y Smith, 2002).

Es común que diferentes grupos de animales, incluidos aquellos que actúan como dispersores de semillas también pueden actuar como depredadores de las mismas, por lo que pueden tener un efecto positivo o negativo sobre el establecimiento (Janzen, 1969; Fenner, 1985; Schupp y Fuentes, 1995; Van Rheede y Van Rooyen, 1999). Así, la dispersión biótica puede interactuar con los factores físicos regulando los patrones de establecimiento de los individuos (Coughenour, 1991; Archer y Pyke, 1991), por lo que el entendimiento de dicho proceso depende del estudio de ambos tipos de factores.

En las zonas áridas y semiáridas, el establecimiento debe darse en condiciones físicas limitantes, como baja disponibilidad de agua y nutrientes, amplia variación diaria de la temperatura, alta incidencia de radiación solar y amplia variabilidad anual de la precipitación (Kigel, 1995; Gonzalez-Zertuche *et al.*, 2000; Salas *et al.*, 2000), las cuales pueden afectar negativamente el reclutamiento de los individuos a las poblaciones de plantas. No obstante lo anterior, dichas condiciones pueden modificarse por la presencia de parches de vegetación, en donde las copas de los árboles y arbustos modifican el microambiente por debajo de ellas, lo cual se conoce como nodricismo (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Callaway, 1995; Flores y Jurado, 2003) generando así mejores condiciones de suelo, nutrientes, temperatura, luz, humedad y protección contra depredadores (Pyke y Archer, 1991; Cruz *et al.*, 1997; Puigdefábregas y Pugnaire, 1999). La modificación del microambiente bajo la copa de los árboles y arbustos facilita el establecimiento y al mismo tiempo, promueve la coexistencia de diferentes especies de plantas (Callaway, 1995; Flores y Jurado, 2003).

Estudios realizados en zonas áridas y semiáridas han mostrado que la dispersión de las semillas por animales es un proceso común (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Eriksson y Ehrlén, 1992; Schupp, 1993, 1995; Kigel, 1995; Van Rheede y Van Rooyen, 1999; Nathan y Muller-Landau, 2000), en el que participan distintos grupos de animales como hormigas (Davidson y Morton, 1984), roedores (González-Espinosa y Quintana-Ascencio, 1986; McAuliffe, 1990), carnívoros (González-Espinosa y Quintana-Ascencio, 1986; Herrera, 1995), aves (Janzen, 1969; Davidson y Morton, 1984; Gibson y Nobel, 1986; Alcántara *et al.*, 2000), quirópteros (Valiente-Banuet *et al.*, 1996) y ungulados (Janzen, 1969; Lamprey *et al.*, 1974; Miller y Coe, 1993). Algunos de estos grupos, como las aves y los murciélagos, tienen un papel importante en el establecimiento de las plantas debido a la gran diversidad de frutos que consumen, la gran cantidad de semillas que transportan, las distancias que recorren y a la variedad de micrositios en donde depositan las semillas (Vetaas, 1992; Schupp, 1993, 1995; Jordano y Herrera, 1995; Rey y Alcántara, 2000). Sin

embargo, la importancia relativa de otros grupos de animales, como el ganado doméstico, no ha sido entendida con la debida profundidad, a pesar de la existencia de diversos estudios sobre los efectos de estos animales en la dispersión y germinación de las semillas (Solbrig y Cantino, 1975; Janzen, 1981; Janzen *et al.*, 1985; Cantú, 1990; Peinetti *et al.*, 1993; Miller, 1994). Las distintas especies de animales que conforman el ganado doméstico han sido identificadas como dispersores endozócoros, ya que cuando las semillas pasan por su tracto digestivo son escarificadas, permitiendo con ello la absorción de agua y facilitando la germinación (Janzen, 1984; Malo y Suárez, 1995; Jordano y Herrera, 1995; Pakeman *et al.*, 1999; Malo *et al.*, 2000; García-Aguilera *et al.*, 2000; Rey y Alcántara, 2000; Alcántara *et al.*, 2000; Sánchez y Peco, 2002).

No obstante lo anterior, el consumo de los frutos por el ganado doméstico también puede afectar negativamente a las semillas, resultando en una reducción del número potencial de semillas que pudiesen establecerse como plántulas en la población (Janzen, 1969; Janzen *et al.*, 1985; Fenner, 1985; McAuliffe, 1990; Salas *et al.*, 2000). Así, la línea que divide a un dispersor de un depredador de semillas es poco clara y en realidad muchos animales pueden cumplir ambos roles. En ambos casos, si el depredador es el único dispersor disponible, las semillas depredadas pueden considerarse como un ‘pago’ de las plantas a los animales por los servicios prestados como dispersores de sus semillas (Fenner, 1985).

Diferentes estudios (Vetaas, 1992; Schupp, 1993, 1995; Jordano y Herrera, 1995; Rey y Alcántara, 2000) han comprobado la importancia de estudiar las diferentes etapas del establecimiento para comprender cómo la distribución espacial de las semillas y las características de los microambientes donde son depositadas, afectan el establecimiento. No obstante lo anterior, la mayoría de la información obtenida hasta el momento está relacionada principalmente con el efecto de los dispersores silvestres sobre el establecimiento (Fenner, 1985; Kigel, 1995; Van Rheede y Van Rooyen, 1999). Debido a esto, el papel de los animales domésticos debe ser documentado ampliamente para comprender cómo pueden afectar el establecimiento de especies de plantas dominantes de zonas áridas y semiáridas. Asimismo, es importante estudiar el efecto de los distintos micrositos en donde las semillas pueden ser depositadas por los animales sobre la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas.

1.1 ESTABLECIMIENTO DEL MEZQUITE (*Prosopis* L.) EN ZONAS ÁRIDAS Y SEMIÁRIDAS: UNA REVISIÓN

El género *Prosopis* L. comprende alrededor de 45 especies de árboles y arbustos, los cuales se distribuyen en regiones áridas y semiáridas de América, África y el oeste asiático (Palacios *et al.*, 2000). Las especies que pertenecen a este género se caracterizan por presentar una amplia tolerancia a distintas condiciones ambientales, lo que les ha permitido ocupar grandes extensiones de terreno (Simpson y Solbrig, 1977; Palacios *et al.*, 2000; Van Auken, 2000). En los ecosistemas desérticos, los mezquites tienen gran importancia no sólo porque participan en procesos ecológicos como la productividad primaria y los ciclos de nutrientes al igual que el resto de las plantas, sino también por la gran cantidad y variedad de recursos que ofrecen a distintas poblaciones de animales y al hombre (Signoret, 1970; Frías-Hernández *et al.*, 2000; Golubov *et al.*, 2001).

En esta sección se presenta una revisión de los principales trabajos realizados en los últimos 50 años sobre el establecimiento del género *Prosopis*. Esta revisión incluye principalmente especies americanas y está relacionada con el efecto de diferentes factores físicos y biológicos sobre la germinación y la supervivencia de las plántulas. La revisión consideró revistas como *Ecology*, *Forest Ecology and Management*, *Journal of Arid Environments*, *Journal of Range Management*, *Oikos*, entre otras. Además, se revisaron algunos libros existentes en la literatura en los que se compiló información sobre diversos aspectos biológicos y ecológicos del género. La información recopilada se presenta de manera resumida en la Tabla 1.

1.1.1 Germinación de las semillas

La germinación es el proceso fisiológico que implica la emergencia y desarrollo de aquellas estructuras esenciales que provienen del embrión y que manifiestan la capacidad de la semilla para producir una planta normal bajo condiciones favorables (Moreno, 1984; Camacho, 1992). Este proceso comienza con la imbibición de la semilla y termina cuando emerge la radícula (Taiz y Ziegler, 2002). Existen múltiples factores físicos y biológicos como el agua, la luz, la temperatura y la dispersión de las semillas por animales, los cuales pueden afectar el desarrollo de la germinación, particularmente en las especies de zonas áridas y semiáridas.

Al igual que en muchas otras especies de plantas de zonas desérticas, el agua es el factor limitante para la germinación de las semillas de *Prosopis*. Así, los pulsos de germinación se han asociado a eventos particulares de lluvias intensas, los cuales no ocurren frecuentemente en las regiones donde se distribuyen las diferentes especies de mezquite (Scifres *et al.*, 1971; Mooney *et al.*, 1977, Archer, 1995); no obstante, se han reportado en Texas, eventos de germinación de *P. glandulosa* con pulsos de lluvia menores de 24 mm (Kramp *et al.*, 1998). Por otro lado, en condiciones controladas de saturación de humedad, se ha observado que las semillas más grandes y pesadas tienen porcentajes más altos de germinación, llegando incluso al 90% (Manga y Sen, 1995; Golubov *et al.*, 1999). Debido a que en las zonas áridas las lluvias son escasas e irregulares, los mezquites se han adaptado a estos ambientes extremos a través de una alta variabilidad para tolerar la sequía y los ambientes salinos, ya que elevados porcentajes de germinación pueden ocurrir con potenciales hídricos de -0.41 hasta -1.4 MPa (Cony y Trione, 1998; De Villalobos y Peláez, 2001; Flores y Briones, 2001).

Además del agua, la temperatura es otro factor que puede afectar la germinación de las semillas de *Prosopis*. En el caso de las especies americanas, se ha encontrado que existe un amplio intervalo de temperaturas en el cual puede ocurrir la germinación. Este intervalo varía de $12-30^{\circ}\text{C}$, con un óptimo entre los $25-30^{\circ}\text{C}$, en el que la germinación puede oscilar entre 70-100% (Glendening y Paulsen, 1955; Peacock y McMillan, 1965; Scifres y Brock, 1969; Haas *et al.*, 1973; Solbrig y Cantino, 1975; Cox *et al.*, 1993; Flores y Jurado, 1998; Jurado *et al.*, 2000; De Villalobos y Peláez, 2001; Flores y Briones, 2001). La temperatura se relaciona con la absorción de humedad, ya que se ha comprobado que las semillas de algunas especies se hidratan en tan sólo seis horas cuando están a una temperatura de $29-30^{\circ}\text{C}$ (Scifres y Brock, 1969; Solbrig y Cantino, 1975). Temperaturas mayores de 35°C pueden retardar la imbibición de la semilla y reducir la emergencia de las plántulas (Scifres y Brock, 1969); por el contrario, cuando las temperaturas se ubican por debajo de los 12°C , no se ha registrado la germinación de ninguna especie (Peacock y McMillan, 1965).

Con relación al efecto de la luz, se ha encontrado que la germinación de algunas especies de *Prosopis* no se ve interrumpida por modificaciones en el fotoperíodo ni por el efecto de diferentes intensidades de radiación solar. Peacock y McMillan (1965), observaron que las semillas de *P. laevigata*, *P. glandulosa* y *P. juliflora* provenientes de 26 poblaciones de Estados Unidos y México tuvieron una germinación de 80-100% tanto en condiciones de luz, como en oscuridad completa después de 9 días. Esto sugiere que la

germinación es independiente de las condiciones de luz y que ésta sólo afecta el crecimiento de las plántulas una vez que han emergido (Peacock y McMillan, 1965; Scifres *et al.*, 1973; Bush y Van Auken, 1987; Peinetti *et al.*, 1993; Vilela y Ravetta, 2000; Flores *et al.* 2004).

La profundidad a la que se encuentran enterradas las semillas de mezquite afecta la germinación y su probabilidad de emerger a la superficie, ya que se ha observado en *P. glandulosa* que los porcentajes más altos (70-80%), tanto en condiciones controladas como de campo, se han registrado cuando las semillas están a una profundidad de aproximadamente 0.5-1.0 cm; cuando las semillas se encuentran a una profundidad mayor que 5-6 cm, estas germinan en un 20% pero no pueden emerger, por lo que la mortalidad es elevada (Glendening y Paulsen, 1955; Scifres y Brock, 1972). Por otra parte, se ha observado que las semillas ubicadas en la superficie del suelo pueden iniciar la germinación pero no sobreviven (Scifres y Brock, 1972), debido a que dejan sus raíces expuestas al aire libre (Cox *et al.*, 1993; Flores, 2001). Aparentemente, la germinación y emergencia de plántulas de *Prosopis* no es afectada por los distintos tipos de suelo, ya que estos procesos pueden ocurrir en suelos con texturas tan variadas como arenosa, franco-limosa y arcillo-limosa, las cuales se traducen en diferentes características físicas y químicas (Ueckert *et al.*, 1979; Villagra y Cavagnaro, 2000, 2005).

Uno de los principales factores biológicos que afecta la germinación de las semillas del mezquite es la dispersión por animales. Se considera que el ganado doméstico como las ovejas, vacas y caballos, son agentes dispersores más efectivos que los animales nativos. Esta idea está basada en las altas tasas de invasión de los pastizales por el mezquite durante los últimos 100 años (Brown y Archer, 1987, 1999; Archer, 1995; Scholes y Archer, 1997; Van Auken, 2000) según las cuales, algunas especies de *Prosopis* pueden invadir un área de 20-30 ha en aproximadamente 30 años (Scifres *et al.*, 1971; Gibbens *et al.*, 1992).

Además de llevar a cabo el transporte de las semillas hacia sitios ubicados lejos de la planta que las produjo, el ganado doméstico y la fauna nativa también pueden escarificar y liberar las semillas de cubiertas duras e impermeables como el endocarpo, incrementando así la probabilidad de germinación. En este sentido, experimentos realizados en condiciones controladas con semillas excretadas por ganado vacuno, mostraron que los porcentajes de germinación varían de 60 a 95% en *P. caldenia* (Peinetti *et al.*, 1993), y de 17 a 40% en *P. glandulosa* (Fisher *et al.*, 1959; Haas *et al.*, 1973; Brown y Archer, 1989). En

P. laevigata las semillas excretadas por ganado vacuno tuvieron una germinación de 44%, por ganado caballar 20%, el ganado caprino 46% y por ganado asnar 19%; por el contrario, semillas intactas presentaron porcentajes de germinación menores al 10% (García-Aguilera *et al.*, 2000).

La emergencia de las plántulas en campo es otro aspecto que también puede ser afectado por los animales que se alimentan de los frutos del mezquite. En un estudio realizado en Texas, E.U.A., la emergencia de las plántulas de *Prosopis glandulosa* fue menor (17-30%) cuando las semillas fueron escarificadas por ganado vacuno en comparación con semillas no escarificadas (43-60%). No obstante lo anterior, el porcentaje de emergencia de las plántulas obtenidas a partir de semillas escarificadas por ganado vacuno puede variar dependiendo del sitio en donde son defecadas. Así, la emergencia de plántulas de *P. glandulosa* fue menor a 5% en pastizales conservados, mientras que en pastizales con diferentes grados de perturbación se elevó a 30-40% (Brown y Archer, 1989). Sin embargo, *Prosopis caldenia* registro una baja emergencia (3-8.5%) tanto en sitios con y sin exclusión de ganado vacuno (De Villalobos *et al.*, 2005). Por otra parte, la identidad de los animales consumidores de los frutos también puede afectar la emergencia de las plántulas del mezquite. La emergencia de plántulas de *Prosopis glandulosa* en un sitio localizado en Texas, fue de 3.5 plántulas por excreta para el ganado vacuno (intervalo:1-7), 2.9 para el venado cola blanca (intervalo:1-8) y de 3.3 en el coyote (intervalo:1-12) (Kramp *et al.*, 1998). En Argentina Solbrig y Cantino (1975), encontraron que la emergencia de las plántulas de *Prosopis chilensis* fue de 20-52 % en excreta de cabras y 24-28% en excreta de caballo. En Arizona, la emergencia de *Prosopis velutina* fue de 13% luego de pasar por el tracto digestivo de ovejas y de solo 3% para el ganado vacuno (Cox *et al.*, 1993). Por otro lado, en Nuevo México, se demostró que la dispersión de semillas de *P. glandulosa* por roedores, puede contribuir a la emergencia de plántulas en ausencia de ganado doméstico (Duval *et al.*, 2005).

La información anterior sugiere que el ganado doméstico se puede estar convirtiendo en el principal agente dispersor del mezquite en algunas regiones (Van Auken, 2000). Sin embargo, existen trabajos que difieren en cuanto a la importancia del ganado doméstico como dispersor en comparación con algunas especies de fauna nativa. En este sentido, se ha planteado que el ganado doméstico puede causar un daño considerable a las semillas consumidas, por lo que no juega un papel importante en la dispersión (Cantú, 1990). Asimismo, la cantidad de semillas encontradas en las excretas del ganado doméstico puede ser muy alta, favoreciendo la competencia intraespecífica. No obstante lo anterior, se ha sugerido que las semillas

excretadas por el ganado pueden distribuir su germinación a lo largo de varios meses, aumentando así la probabilidad de ocurrencia de este evento bajo diferentes condiciones ambientales (Peinetti *et al.*, 1993; Kramp *et al.*, 1998).

1.1.2 Emergencia y supervivencia de las plántulas

Los efectos de la lluvia no sólo se reflejan en la germinación, sino también en la supervivencia de las plántulas. Se ha observado que en temporadas de lluvias abundantes, ya sea mensual o anualmente, puede incrementar la probabilidad de establecimiento de algunas especies de *Prosopis* (Scifres *et al.*, 1971; Mooney *et al.*, 1977; Felker *et al.*, 1981; Archer, 1995; Kramp *et al.*, 1998). No obstante lo anterior, la mortalidad de las plántulas comúnmente es elevada, por lo que las estructuras de tamaños de las poblaciones frecuentemente presentan discontinuidades (Haas *et al.*, 1973). Las plántulas pueden iniciar su crecimiento aún en condiciones de elevado estrés hídrico, aunque a largo plazo existen efectos negativos en la supervivencia debido a una baja producción de biomasa (Cony y Trione, 1998; De Villalobos y Peláez, 2001).

Otros factores físicos como la temperatura, la luz y las propiedades del suelo también pueden afectar la supervivencia de las plántulas del mezquite. Con respecto a la temperatura, se ha observado que las plántulas son intolerantes al frío, por lo que no son capaces de sobrevivir a temperaturas menores de 10°C (Peacock y McMillan, 1965). Por otra parte, las plántulas pueden sobrevivir en espacios abiertos (Flores *et al.*, 2004), así como con una radiación solar de entre 47 y 62% (Vilela y Ravetta, 2000). Sin embargo, a largo plazo estas condiciones de sombra reducen gradualmente la producción de biomasa y el contenido de carbohidratos, así como la relación tallo/raíz. Por ello, estos factores disminuyen drásticamente la supervivencia en condiciones de sombra (Scifres *et al.*, 1973; Bush y Van Auken, 1987, 1990; Archer *et al.*, 1988; Cervantes *et al.*, 1998; Vilela y Ravetta, 2000).

Estudios de campo y laboratorio han encontrado que el establecimiento de *Prosopis* puede ocurrir en suelos con diferentes características físicas y químicas (Ueckert *et al.*, 1979; Villagra y Cavagnaro, 2000, 2005). Asimismo, se ha observado una alta emergencia de plántulas (82-86%) en suelos provenientes de sitios con baja densidad o ausencia de mezquites (Ueckert *et al.*, 1979). Por otro lado, se ha visto que las plántulas son capaces de rebrotar después de algún daño, ya sea mecánico o por condiciones

TABLA 1. Trabajos encontrados en la literatura ecológica durante los últimos 50 años, relacionados con la germinación, dispersión endozócora y establecimiento de *Prosopis sp.* en distintas localidades.

ESPECIE	PROCESO	FACTOR DE ESTUDIO	CONDICIONES	LOCALIDAD	REFERENCIA
<i>Prosopis velutina</i>	Germinación	Temperatura, humedad, suelo, herbivoría	Campo / Invernadero	Norte y Sudamérica	Glendening y Paulsen, 1955
<i>Prosopis laevigata</i> , <i>P. glandulosa</i> , <i>P. juliflora</i>	Germinación	Temperatura	Invernadero	Hidalgo, México	Peacock y Mcmillan, 1965
<i>Prosopis juliflora</i>	Germinación	Temperatura, humedad	Invernadero	Texas, E.U.A.	Scifres y Brock, 1969
<i>Prosopis glandulosa</i>	Germinación	Profundidad de la semilla en Suelo	Campo	Texas, E.U.A.	Scifres y Brock, 1972
<i>Prosopis chilensis</i> , <i>P. flexuosa</i> , <i>P. velutina</i>	Germinación	Temperatura, humedad	Invernadero	Argentina; Arizona, E.U.A.	Solbrig y Cantino, 1975
<i>Prosopis glandulosa</i>	Germinación	Suelo, herbivoría, competencia	Campo / Invernadero	Texas, E.U.A.	Ueckert <i>et al.</i> , 1979
<i>P. africana</i> , <i>P. nigra</i> , <i>P. alba</i> , <i>P. articulata</i> , <i>P. chilensis</i> , <i>P. juliflora</i> , <i>P. huntzei</i> , <i>P. laevigata</i> , <i>P. pallida</i> , <i>P. ruscifolia</i> , <i>P. tamarugo</i> , <i>P. velutina</i>	Germinación	Humedad	Campo / Invernadero	África, Norte y Sudamérica	Felker <i>et al.</i> , 1981
<i>Prosopis glandulosa</i>	Germinación, crecimiento	Sombra, competencia	Campo	Texas, E.U.A.	Bush y Van Auken, 1990
<i>Prosopis velutina</i>	Germinación, crecimiento	Temperatura, suelo, roedores, dispersión por ganado, fuego	Campo	Arizona, E.U.A.	Cox <i>et al.</i> , 1993
<i>Prosopis cineraria</i>	Germinación	morfometría de la semilla	Invernadero	India	Manga y Sen, 1995
<i>Prosopis glandulosa</i>	Germinación	Masa de la semilla	Invernadero	Chihuahua, México	Golubov <i>et al.</i> , 1999
<i>Prosopis laevigata</i>	Germinación	Temperatura	Invernadero	Nuevo León, México	Jurado <i>et al.</i> , 2000
<i>P. chilensis</i> , <i>P. flexuosa</i>	Germinación	Estrés hídrico y salino	Invernadero	Argentina	Cony y Trione, 1998
<i>Prosopis laevigata</i>	Germinación	Estrés hídrico y temperatura	laboratorio	Tehuacan, México	Flores y Briones, 2001
<i>Prosopis caldenia</i>	Germinación	Temperatura, estrés hídrico, precipitación	Invernadero	Argentina	De Villalobos y Paláez, 2001
<i>Prosopis laevigata</i>	Germinación, supervivencia	Exposición solar, depredación	Campo	Tehuacan, México	Flores <i>et al.</i> , 2004
<i>Prosopis argentina</i> , <i>P. alpatlaco</i>	Germinación, crecimiento	Tipo de suelo, salinidad	Campo, invernadero	Argentina	Villagra y Cavagnaro, 2005
<i>Prosopis caldenia</i>	Germinación, supervivencia	Competencia con herbáceas, excreta, compactación de suelo, tipo de riego	Campo	Argentina	De Villalobos <i>et al.</i> , 2005
<i>Prosopis glandulosa</i>	Germinación, supervivencia	Influencia de roedores y microambiente	Campo	Nuevo Mexico, E.U.A.	Duval <i>et al.</i> , 2005
<i>Prosopis glandulosa</i>	Crecimiento	Rebrotamiento	Invernadero	Texas, E.U.A.	Scifres y Hahn, 1971
<i>Prosopis glandulosa</i>	Crecimiento	Luz	Campo, Invernadero	Texas, E.U.A.	Bush y Van Auken, 1987
<i>Prosopis glandulosa</i>	Crecimiento	Rebrotamiento	Invernadero	S.O. E.U.A.	Wright <i>et al.</i> , 1976
<i>Prosopis glandulosa</i>	Crecimiento	Competencia con pastos, época de siembra	Campo	Texas, E.U.A.	Bush y Van Auken, 1995
<i>Prosopis glandulosa</i>	Crecimiento	Competencia e interferencia radicular con pastos	Campo	Texas, E.U.A.	Bush y Van Auken, 1997
<i>Prosopis caldenia</i>	Crecimiento	Conservación del sitio, competición, riego	Campo	Argentina	Distel <i>et al.</i> , 1996
<i>Prosopis juliflora</i>	Crecimiento	Biomasa	Invernadero	México	Cervantes <i>et al.</i> , 1998
<i>Prosopis argentina</i> , <i>P. alpatlaco</i>	Crecimiento	Tipo de suelo	Invernadero	Argentina	Villagra y Cavagnaro, 2000
<i>P. alba</i> , <i>P. chilensis</i> , <i>P. flexuosa</i> , <i>P. glandulosa</i>	Crecimiento	Luz	Invernadero	Argentina	Vilela y Ravetta, 2000
<i>Prosopis glandulosa</i>	Crecimiento	Herbivoría por conejos	Campo	Mapimí, México	Martínez y López-Portillo, 2003
<i>Prosopis juliflora</i>	Establecimiento	Herbivoría	Campo	Arizona, E.U.A.	Paulsen, 1950
<i>Prosopis glandulosa</i>	Establecimiento	Precipitación, herbivoría, competencia	Campo	Texas, E.U.A.	Scifres <i>et al.</i> , 1971
<i>Prosopis glandulosa</i>	Establecimiento, dispersión	Precipitación, escarificación biológica, luz	Campo	Texas, E.U.A.	Haas <i>et al.</i> , 1973
<i>Prosopis juliflora</i>	Establecimiento	Luz	Campo	Texas, E.U.A.	Scifres <i>et al.</i> , 1973

TABLA 1. (Continuación) Trabajos encontrados en la literatura ecológica durante los últimos 50 años, relacionados con la germinación, dispersión endozócora y establecimiento de *Prosopis sp.* en distintas localidades.

ESPECIE	PROCESO	FACTOR DE ESTUDIO	CONDICIONES	LOCALIDAD	REFERENCIA
<i>Prosopis sp.</i>	Establecimiento	Precipitación	Campo	Norte y Sudamérica	Mooney <i>et al.</i> , 1977
<i>Prosopis juliflora</i> , <i>Acacia farnesiana</i>	Establecimiento	Herbivoría	Campo	Texas, E.U.A.	Meyer y Bovey, 1982
<i>Prosopis sp.</i>	Establecimiento	Luz	Campo	S.O. E.U.A.	Archer <i>et al.</i> , 1988
<i>Prosopis sp.</i>	Establecimiento	Escarificación biológica, Competencia	Campo	S.O. E.U.A.	Brown y Archer, 1989
<i>Prosopis sp.</i>	Establecimiento, dispersión	Precipitación, competencia	Campo	S.O. E.U.A.	Archer, 1995
<i>Prosopis glandulosa</i>	Establecimiento	Escarificación biológica, Competencia	Campo	Texas, E.U.A.	Brown y Archer, 1999
<i>Prosopis glandulosa</i>	Establecimiento	Herbivoría	Campo	Arizona, E.U.A.	Valone y Thornbull, 2001
<i>Prosopis glandulosa</i>	Dispersión	Escarificación biológica	Campo	Texas, E.U.A.	Fisher, 1959
<i>Prosopis glandulosa</i>	Dispersión	Escarificación por ganado y fauna silvestre	Campo	Texas, E.U.A.	Kramp <i>et al.</i> , 1998
<i>Prosopis sp.</i>	Dispersión	Invasión pastizales	Campo	S.O. E.U.A.	Brown y Archer, 1987
<i>Prosopis laevigata</i>	Dispersión	Escarificación biológica	Invernadero	Nuevo León, México	Cantú, 1990
<i>Prosopis sp.</i>	Dispersión	Invasión pastizales	Campo	Nuevo México, E.U.A.	Gibbens <i>et al.</i> , 1992
<i>Prosopis caldenia</i>	Dispersión	Luz, viabilidad, escarificación biológica	Campo / Invernadero	Argentina	Peinetti <i>et al.</i> , 1993
<i>Prosopis laevigata</i>	Dispersión	Escarificación biológica	Invernadero	Guanajuato, México	García-Aguilera <i>et al.</i> , 2000
<i>Prosopis flexuosa</i>	Dispersión	Escarificación biológica	Campo	Argentina	Villagra <i>et al.</i> , 2002

ambientales adversas (Scifres y Hahn, 1971; Wright *et al.*, 1976), así como por herbivoría, lo cual provoca un cambio en la arquitectura de la planta, que se vuelve más compacta y cerrada (Martínez y López-Portillo, 2003).

Además de los factores físicos, existen interacciones biológicas entre las plántulas de mezquite y otros organismos las cuales pueden afectar su supervivencia. Observaciones de largo plazo, en la escala de décadas, han comprobado que la exclusión de herbívoros nativos y ganado doméstico disminuye las tasas de establecimiento de nuevos individuos de mezquite, ya que la herbivoría por lagomorfos, roedores y ganado disminuye hasta en 100% el número de individuos existentes (Paulsen, 1950; Glendening y Paulsen, 1955; Scifres *et al.*, 1971; Ueckert *et al.*, 1979; Meyer y Bovey, 1982; Valone y Thornhill, 2001; Martínez y López-Portillo, 2003). No obstante lo anterior, el consumo de pastos por el ganado doméstico reduce la competencia entre estos y las plántulas de *Prosopis*, incrementando la supervivencia de los individuos jóvenes (Bush y Van Auken, 1995; De Villalobos *et al.*, 2005; Glendening y Paulsen, 1955; Meyer y Bovey, 1982; Brown y Archer, 1989; Archer, 1995;). Sin embargo, estudios recientes muestran que la competencia con herbáceas no es un factor que pueda afectar el establecimiento de *Prosopis* (Brown y Archer, 1989, 1999; Distel *et al.* 1996; Van Auken y Bush, 1997), ya que el incremento en su abundancia y en su área de distribución durante el último siglo ha sido asociado con la presencia del ganado doméstico (Scholes y Archer, 1997; Brown y Archer, 1999; Van Auken, 2000).

1.1.3 Perspectivas

Los trabajos revisados sugieren que el establecimiento de las plántulas de *Prosopis* es afectado por diversos factores físicos y biológicos. Debido a lo anterior, la comprensión del establecimiento de *Prosopis* depende del análisis detallado y simultáneo de varios de estos factores. Por ejemplo, es posible evaluar el efecto del microambiente generado por diversas especies de árboles y arbustos perennes sobre la germinación y la supervivencia, así como también los posibles efectos derivados de animales herbívoros y dispersores de las semillas. Es importante mencionar que los estudios sobre diversos aspectos ecológicos del mezquite en nuestro país, son comparativamente más escasos que los realizados en el suroeste de los Estados Unidos y Sudamérica. Ante esta situación, es necesario profundizar en el conocimiento de las especies mexicanas de mezquite a través de la realización de estudios ecológicos.

1.2 JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

Prosopis laevigata es una especie de mezquite que constituye un elemento dominante de la vegetación del Valle de Zapotitlán, una zona semiárida del centro de México. En esta región, *P. laevigata* crece en las partes bajas del valle, en donde domina ampliamente dando lugar a un tipo de vegetación particular conocido como selva baja espinosa perennifolia o mezquital (Miranda y Hernández, 1963; Rzedowski, 1988; Oliveros, 2000). Estudios realizados recientemente han mostrado que el establecimiento de plántulas de *P. laevigata* es escaso, ya que no existen individuos de tamaño pequeño (< 0.5 m de altura, Oliveros, 2000; < 1 m³, Roldán, 2004). Observaciones preliminares de campo sugieren que el mezquite produce inflorescencias cada año, las cuales son visitadas y polinizadas por insectos, dando como resultado la formación de frutos y semillas. Los frutos pueden ser consumidos por mamíferos silvestres como la zorra y el coyote (Zarco, en proceso), aunque los principales consumidores son distintas especies de ganado doméstico como el caballo, el burro y el chivo. No obstante la información anterior, actualmente se desconocen ciertas características reproductivas del mezquite en el Valle de Zapotitlán así como el efecto de los animales domésticos sobre la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas. En particular, se desconoce el tamaño a partir del cual los individuos pueden reproducirse, el número promedio de semillas y frutos producidos por individuo y si existe alguna relación entre el tamaño y la capacidad reproductiva de los individuos. Asimismo, se desconoce la cantidad de semillas consumidas por el ganado doméstico y si las semillas consumidas son depredadas o bien, germinan fácilmente en comparación con las que no fueron ingeridas. Además, se ignora si la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas son afectadas por la forma en la que las semillas ingeridas son defecadas así como por las distintas condiciones microambientales en donde son depositadas por el ganado. Así, se desconoce si el excremento del ganado doméstico puede inhibir o promover la germinación y/o la supervivencia de las plántulas. De manera similar, se desconoce si las excretas defecadas bajo árboles y arbustos o en espacios desprovistos de vegetación también varían en estos procesos.

Considerando lo anterior, el presente trabajo determinó el efecto de algunos factores físicos y biológicos sobre el establecimiento de *Prosopis laevigata* en Zapotitlán de las Salinas. Particularmente los factores analizados fueron la producción de semillas, la dispersión de las semillas por burros (*Equus asinus*) y el efecto del microambiente encontrado debajo de árboles perennes y en espacios desprovistos de vegetación sobre la germinación y la supervivencia de las plántulas. De todas las especies de animales que consumen los frutos del mezquite solamente se decidió analizar el efecto del burro, debido a que en Zapotitlán de las Salinas éstos animales son más abundantes que el caballo por lo que su efecto sobre el mezquite probablemente sea mayor. De manera similar, el proceso de alimentación de los animales con frutos de mezquite para obtener semillas y realizar experimentos es relativamente más

sencillo en el burro, en comparación con el chivo. El efecto de los mamíferos silvestres sobre la germinación de las semillas de *P. laevigata* está siendo analizado actualmente por Zarco (en proceso). De esta forma, en este trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

OBJETIVO GENERAL

- Determinar el efecto de la dispersión por burros y el microambiente existente bajo *Prosopis laevigata* y *Cercidium praecox* sobre la germinación de semillas y la supervivencia de plántulas de *Prosopis laevigata* en la región de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, para conocer la importancia de estos factores sobre la dinámica del establecimiento en sus poblaciones naturales.

Objetivos Particulares

1. Describir la estructura de tamaños de la población de *Prosopis laevigata*.
2. Cuantificar la producción de frutos y semillas de individuos de *Prosopis laevigata*.
3. Determinar la relación entre la producción de semillas y el tamaño de las plantas.
4. Evaluar el efecto de la dispersión endozoócora por burros sobre la germinación de las semillas.
5. Analizar el efecto del microambiente bajo las copas de *Prosopis laevigata*, *Cercidium praecox* y en espacios abiertos sobre la germinación y la supervivencia de las plántulas de *Prosopis laevigata*.

2. ÁREA Y ESPECIE DE ESTUDIO

El Valle de Zapotitlán de las Salinas, se ubica en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán, en el estado de Puebla. Limita al noreste con la Sierra Madre Oriental, la Sierra de Zongolica y Tecamachalco, al noroeste con el cerro Tlacotepec y al suroeste con la Sierra de Zapotitlán y la Sierra Mixteca (Ramírez, 1996). El clima del Valle de Zapotitlán es seco con lluvias en verano, con dos máximos en junio y en septiembre. La precipitación y la temperatura media anual oscilan entre los 375 - 450 mm y entre los 18 - 23° C, respectivamente (García, 1988; Valiente, 1991).

Específicamente este trabajo se realizó en las terrazas aluviales del río "El Salado", ubicadas entre los 18° 16' 59'' y 18° 20' 11'' N y entre los 97° 26' 51'' y 97° 30' 13'' O. Las terrazas tienen una extensión aproximada de 29 km² (Fig. 1) y presentan suelos profundos, pedregosos y halomórficos, derivados principalmente de evaporitas cálcicas, por lo que son muy abundantes las sales como los carbonatos. El principal tipo de suelo es el fluvisol cálcico (García, 1991).

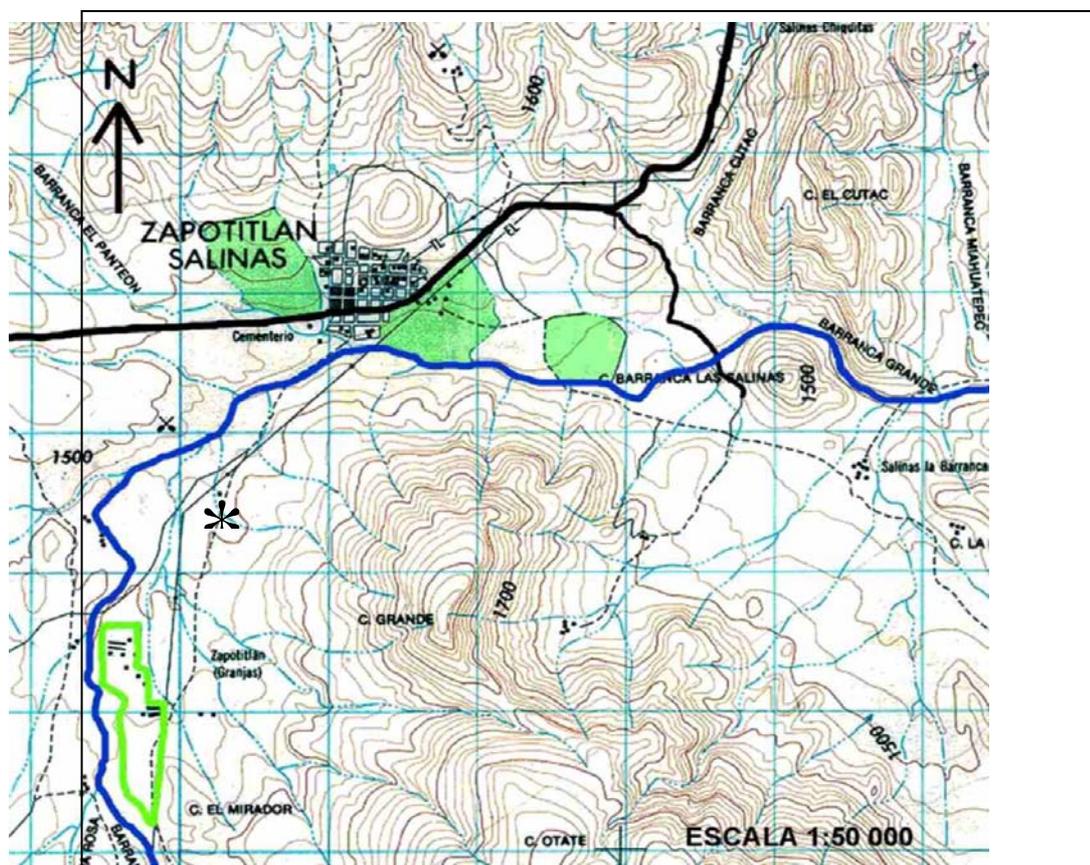


Figura 1. Localización de la región de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. El asterisco se refiere a la terraza aluvial en donde se realizó el trabajo.

La vegetación es selva baja espinosa perennifolia (Miranda y Hernández, 1963), dominada por árboles como *Prosopis laevigata* y *Cercidium praecox*. El estrato arbustivo lo componen *Celtis pallida*, *Castela tortuosa*, *Maytenus phyllantoides*, y algunas cactáceas como *Stenocereus pruinosus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Opuntia pilifera*, *Pachycereus hollianus*, *Pachycereus marginatus* y *Peniocereus viperinus*. En el estrato herbáceo se desarrollan *Verbesina sp.*, *Talinum paniculatum*, *Portulaca mexicana* y algunas plantas rosetófilas como *Hecthia podantha*, *Agave marmorata* y *Agave macroacantha* (Osorio *et al.*, 1996; Oliveros, 2000).

Los mezquites pertenecen a la familia *Leguminosae*, subfamilia *Mimosoideae* y al genero *Prosopis*, el cual incluye cerca de 40 especies (Frías-Hernández *et al.*, 2000). *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. Ex Wild) M.C. Johnst. es una especie endémica de México, presenta una amplia distribución dentro de las zonas áridas y semiáridas de nuestro país; esta especie puede crecer en forma arbustiva o arbórea y puede alcanzar de 6 a 8 metros de altura, es una especie freatofita, con raíces pivotantes, laterales grandes y profundas de más de 4 metros de profundidad (Signoret, 1970; Simpson y Solbrig, 1977; Frías-Hernández *et al.*, 2000).

Sus hojas son glabras, bipinnadas, con un pecíolo de 0.3 a 2.5 cm. de longitud y pinnas de 2.5 a 12 cm. Pinnulas de 15 a 44, aunque generalmente de 20 a 30 por pinna; linear oblongas, obtusas, glabras, de 2.5 a 15 mm de longitud y de 1.1 a 3mm de ancho, de un color verde oscuro. Las flores son bisexuales, actinomorfas (5 sepalos, 5 petalos, 10 estambres), ovario supero, unilocular, unicarpelar; están dispuestas en espigas de 4 a 10 cm de longitud, presentando una coloración verde amarillenta. Las flores son amarillas, y son polinizadas por insectos generalistas, principalmente abejas (Signoret, 1970; Cruz, 1996).

Los frutos son vainas indehiscentes, pardo amarillentas de 7 a 18 cm de longitud y de 0.7 a 1.4 cm de ancho, pueden ser lineares, rectas o ligeramente curvadas; amarillas o con manchas violáceas. Presentan una pulpa dulce con un alto contenido de azúcar y almidón, debido a esta característica, los frutos son ampliamente consumidos por animales silvestres y domésticos (Signoret, 1970; Cantú, 1990 Simpson y Solbrig, 1977; Cruz, 1996). Las semillas tienen cotiledones carnosos y un endospermo de gran tamaño, son de forma ovoide, de color castaño claro y con testas lisas y duras. La floración y la

fructificación se presentan de marzo a agosto (Signoret, 1970; Cantú, 1990 Simpson y Solbrig, 1977; Cruz, 1996; Frías-Hernández *et al.*, 2000).

Distintas especies de insectos pueden depredar las semillas, principalmente brúquidos del género *Algarobius* (Kingsolver, 1986), los cuales pueden causar un daño de más del 50%, pudiendo llegar inclusive hasta el 100% (Salas *et al.*, 2000; Roldan, 2004). La dispersión es endozócora por mamíferos y aves (Signoret, 1970; Simpson y Solbrig 1977; Cantú, 1990), pero también puede ocurrir dispersión por hormigas (Milesi y López de Casenave, 2004). Al igual que en otras regiones, en el valle de Zapotitlán, *P. laevigata* tiene una gran importancia ecológica debido a que su copa modifica las condiciones microambientales, facilitando el establecimiento de diversas especies de plantas, es decir funcionando como nodriza (Cruz *et al.*, 1997). Además de lo anterior, es ampliamente utilizada como especie maderable para hacer leña, carbón y cercas vivas. Los frutos se utilizan como forraje y son comercializados local y regionalmente (Signoret, 1970; Frías-Hernández *et al.*, 2000).



Figura 2. *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. Ex Wild) M.C. Johnst. (Tomado de Signoret, 1970).

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 ESTRUCTURA DE TAMAÑOS Y CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS DE LA POBLACIÓN DE *P. laevigata*.

Para determinar la estructura de tamaños de la población de *Prosopis laevigata* se utilizaron cinco cuadros de 500 m² (50x10 m), en los que se midió la altura y dos diámetros máximos perpendiculares de la copa de todos los individuos encontrados. Con estos datos se calculó el volumen de cada individuo a partir de la fórmula de un cono invertido: $V = 1/3 \pi r^2 h$, en donde V = volumen, r = radio y h = altura, modificándola a la siguiente forma: $V = 1/3 \pi (r_1 r_2) h$; donde para obtener el radio al cuadrado, se utilizaron los diámetros perpendiculares de la copa de cada individuo. Con base en el volumen, los individuos fueron clasificados en las siguientes categorías de tamaño: < 0.5 m³, 0.5 – 1 m³, 1 - 5 m³, 5 - 10 m³, 10 - 30 m³, 30 - 60 m³, 60 - 90 m³, 90 - 120 m³, 120 - 150 m³ y 150 - 180 m³.

Con respecto a las características reproductivas, se realizaron muestreos para estimar el número de frutos producido por los individuos. Para esto, se determinó el número de ramas principales de cada individuo en los cinco cuadrantes de 500 m². Una rama principal se consideró como aquella que surgía desde la base y su diámetro era comparativamente mayor que el resto de las ramas. Posteriormente, se seleccionó aleatoriamente una rama principal para contar el número de frutos. La estimación del número de frutos por individuo se hizo multiplicando el número de frutos de la rama seleccionada por el número de ramas principales que presentaba el individuo. A partir del número de individuos reproductivos en cada una de las distintas categorías de tamaño, se estimó la probabilidad de reproducción dividiendo el número de individuos reproductivos entre el número de individuos de la categoría. Dado que solo se producen frutos una vez al año, este conteo se realizó durante la época de fructificación en el mes de junio de 2003.

Además de lo anterior, se determinó si existía una relación entre el tamaño de los individuos y el número de frutos, para lo cual se realizó una regresión lineal. El volumen y el número de frutos por individuo fueron previamente transformados mediante el logaritmo natural para cumplir con los supuestos de la regresión.

3.2 IMPORTANCIA DE LOS BURROS COMO DISPERSORES

Para determinar la importancia que tienen los burros como dispersores de las semillas de *Prosopis laevigata*, se trazaron cinco transectos de 500 m² (50x10 m), durante el mes de junio de 2003, en los cuales se contó: 1) el número de individuos reproductivos, 2) el número promedio de frutos por individuo, 3) el número de excretas de burro y 4) el número promedio de semillas por excreta. Con esta información se determinó la cantidad de semillas de *Prosopis laevigata* existentes en un área de 500 m² y la fracción de éstas que podría ser consumida por los burros.

Para estimar el porcentaje de semillas dañadas por los burros durante la ingesta de frutos, se cuantificó en 10 excretas colectadas en julio de 2003, la proporción de semillas con daño y/o los fragmentos de endocarpos. Una semilla se consideró dañada cuando presentaba daño físico evidente en el embrión y/o sólo estaban presentes fragmentos del endocarpo. A partir del número total de semillas con y sin daño de cada una de las excretas, se obtuvo el porcentaje promedio de daño.

3.3 GERMINACIÓN

3.3.1 Germinación en campo

A finales de junio y principios de julio de 2003, se realizó un experimento en campo para evaluar el efecto del paso de las semillas de *Prosopis laevigata* por el tracto digestivo de los burros, la presencia de las excretas de estos animales y la sombra bajo distintas especies de arbustos sobre su germinación. El diseño experimental empleado fue un factorial de 2 x 2 x 3, en donde el primer factor consideró dos niveles que fueron: semillas que pasaron por el tracto digestivo del burro y semillas provenientes directamente de la vaina. El segundo factor consideró dos niveles: la presencia de excreta y la ausencia de excreta de burro; el tercer factor contó con tres niveles: debajo de *P. laevigata*, debajo de *Cercidium praecox* y en espacios abiertos (Tabla 2). Para cada tratamiento, la unidad experimental constó de 30 semillas y se realizaron cinco repeticiones. Todos los tratamientos se protegieron contra posibles depredadores (vertebrados y hormigas), colocando una jaula hecha de malla de gallinero. Esta jaula se fijó al suelo con clavos y se colocó en su base una resina natural y una cinta adhesiva reforzada. Para obtener las semillas que pasaron por el tracto digestivo del burro, este fue alimentado únicamente con paja durante tres días. Después de este tiempo, el burro fue alimentado con vainas de mezquite, para posteriormente recolectar las semillas excretadas. Las semillas

excretadas con algún daño aparente como coloración oscura o perforaciones hechas por brúquidos fueron descartadas. En los tratamientos con excreta, las semillas se colocaron dentro de 100 g de excreta fresca.

Tabla 2. Diseño experimental empleado para evaluar la germinación de *P. laevigata* en condiciones de campo.

MICROAMBIENTE	Sombra de <i>Prosopis laevigata</i>		Sombra de <i>Cercidium praecox</i>		Espacio Abierto	
	Con excreta	Sin excreta	Con excreta	Sin excreta	Con excreta	Sin excreta
SEMILLAS PROVENIENTES DE:						
Tracto digestivo del Burro	5 Repeticiones 30 semillas c/u					
	5 Repeticiones 30 semillas c/u					
Directo de la Vaina	5 Repeticiones 30 semillas c/u					

Los tratamientos fueron revisados cada 10 días durante toda la época de lluvias hasta noviembre de 2003 para contar el número de plántulas emergidas. La evaluación estadística del efecto de los tratamientos sobre la germinación se realizó con un análisis de varianza. Los datos fueron previamente transformados mediante el arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción, para cumplir con los supuestos de la prueba estadística.

3.3.2 Germinación en laboratorio

Para complementar la información obtenida en campo, se realizó un experimento en condiciones controladas para evaluar el efecto de la excreta y el paso por el tracto digestivo de los burros sobre la germinación. El diseño experimental fue un factorial de 2 x 2 en donde el primer factor fue el origen de las semillas con dos niveles: semillas que pasaron por el tracto digestivo de los burros y semillas extraídas de las vainas. El segundo factor consideró dos niveles que fueron: con excreta y sin excreta de

burros (Tabla 3). La unidad experimental consistió de una charola de plástico con suelo del sitio de estudio y 50 semillas de *P. laevigata*. Las semillas que pasaron por el tracto digestivo fueron obtenidas junto con las semillas utilizadas en el experimento de campo. En los tratamientos con excreta, las semillas se colocaron dentro de 100 g de excreta fresca. Para cada tratamiento se realizaron cinco repeticiones, las cuales se colocaron en un invernadero (temperatura máxima: 42 ± 5 °C y mínima 10 ± 3.5 °C), en donde fueron regadas con 200 ml de agua cada tres días. El experimento fue revisado diariamente para contar el número de plántulas emergidas. La evaluación estadística del efecto de los tratamientos sobre la germinación se realizó con un análisis de varianza. Los datos fueron previamente transformados mediante el arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción, para cumplir con los supuestos de la prueba estadística.

Tabla 3. Diseño experimental empleado para evaluar la germinación de *Prosopis laevigata* en condiciones controladas.

	Con excreta	Sin excreta
Burro	5 Repeticiones 50 semillas c/u	5 Repeticiones 50 semillas c/u
Vaina	5 Repeticiones 50 semillas c/u	5 Repeticiones 50 semillas c/u

Para evaluar la velocidad de germinación en cada uno de los cuatro tratamientos, se utilizó un modelo logístico: $Y = C / 1 + a e^{bt}$, en donde Y = número de semillas germinadas, C= número máximo de semillas germinadas, b= velocidad de germinación, a= constante y t= tiempo. Este modelo fue ajustado mediante regresiones no lineales empleando el programa estadístico SYSTAT (1992). Para determinar si existían diferencias significativas entre la velocidad de germinación de cada uno de los tratamientos, se estimaron los intervalos de confianza al 95%.

3.4 SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS EN CAMPO

Para evaluar la supervivencia de las plántulas se utilizó el mismo diseño experimental montado para analizar la germinación en campo (Tabla 2). Las plántulas emergidas en los distintos tratamientos a lo largo de la época de lluvias fueron censadas cada 10 a 15 días para registrar el número de sobrevivientes. Los datos de supervivencia se analizaron estadísticamente mediante la prueba Logrank de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1980), para determinar si existían diferencias en la supervivencia de plántulas de los distintos tratamientos.

3.5 CRECIMIENTO TEMPRANO DE LAS PLÁNTULAS EN LABORATORIO

Para evaluar el crecimiento temprano de las plántulas, se utilizó el mismo experimento empleado para analizar la germinación en laboratorio (Tabla 3). Las plántulas emergidas en los distintos tratamientos se mantuvieron en las mismas condiciones de invernadero en las que ocurrió la germinación. Después del segundo mes de iniciado el experimento se midió la altura del tallo principal y se contó el número de hojas de las plántulas cada 10 días, durante dos meses. Al cabo de este tiempo, las plántulas de los distintos tratamientos fueron cosechadas para obtener el peso seco de toda la planta, incluida la raíz. Los datos se analizaron con un análisis de varianza de medidas repetidas, para evaluar el efecto de la excreta y el origen de las semillas sobre la altura final y el número de hojas de las plántulas. Para evaluar el efecto de los tratamientos sobre el peso seco se utilizó un análisis de varianza.

4. RESULTADOS

4.1 ESTRUCTURA DE TAMAÑOS Y CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS DE LA POBLACIÓN DE *P. laevigata*.

La estructura de tamaños de la población *Prosopis laevigata* en Zapotitlán Salinas, mostró que la proporción de individuos $<10 \text{ m}^3$ es baja (9%), particularmente aquellos que son menores a 0.5 m^3 (1%) y que podrían representar los individuos recientemente establecidos. La mayor proporción de los individuos (72.6%), se ubicó en el intervalo de tamaños que va de 10 m^3 a 120 m^3 . Por otro lado, los individuos mayores a 120 m^3 (18%) también fueron poco numerosos. Estos resultados sugieren que el establecimiento de nuevos individuos en la población de *P. laevigata* es bajo (Fig. 2).

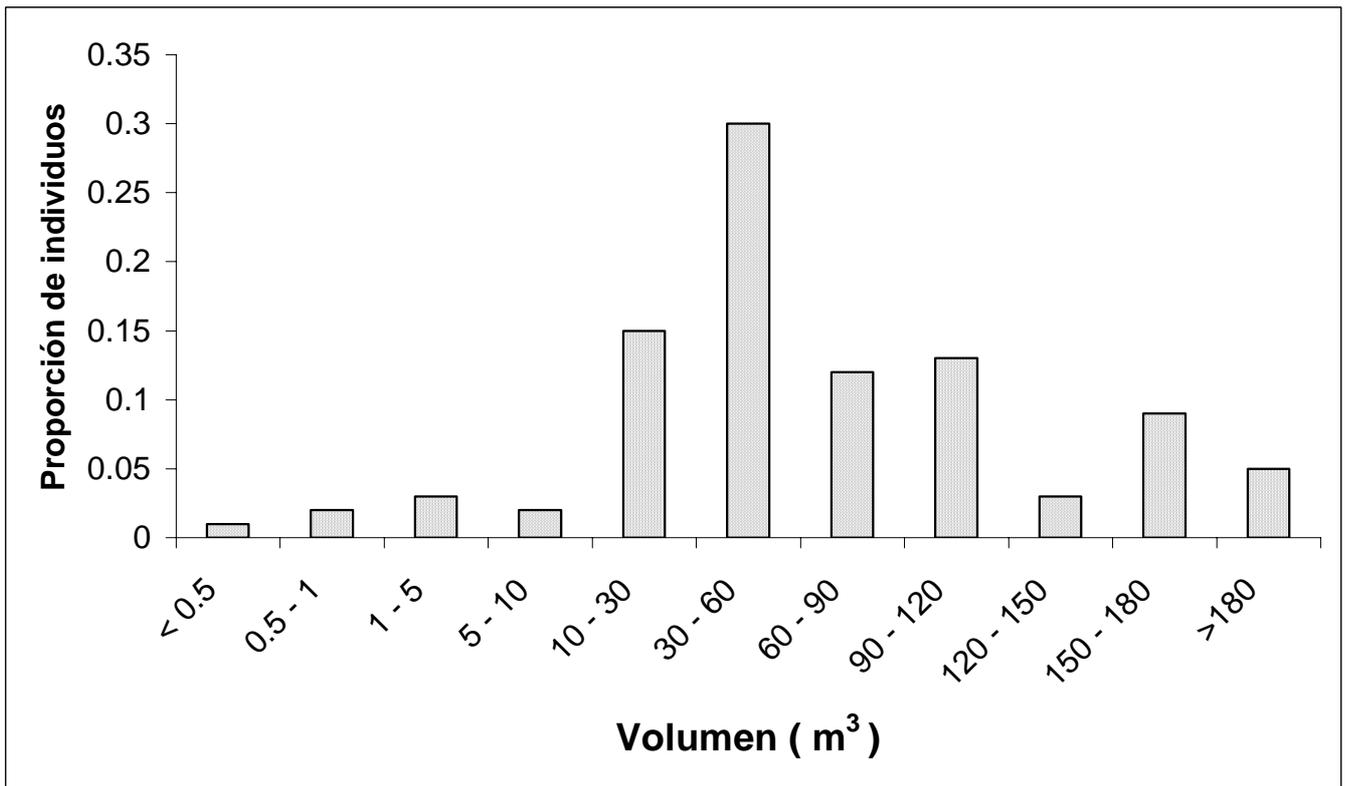


Figura 3. Estructura de tamaños de *Prosopis laevigata* en Zapotitlán Salinas, Puebla. El número total de individuos muestreados fue de 88.

Con respecto a la probabilidad de reproducción, se encontró que durante el año 2003, los individuos más pequeños que mostraron reproducción fueron de las categorías de tamaño a partir de los 10 m³, con una probabilidad de aproximadamente 0.4. A partir de este tamaño, la probabilidad de reproducción se incrementó hasta alcanzar un valor promedio de 0.72 para las categorías superiores a 30 m³ (Fig. 3).

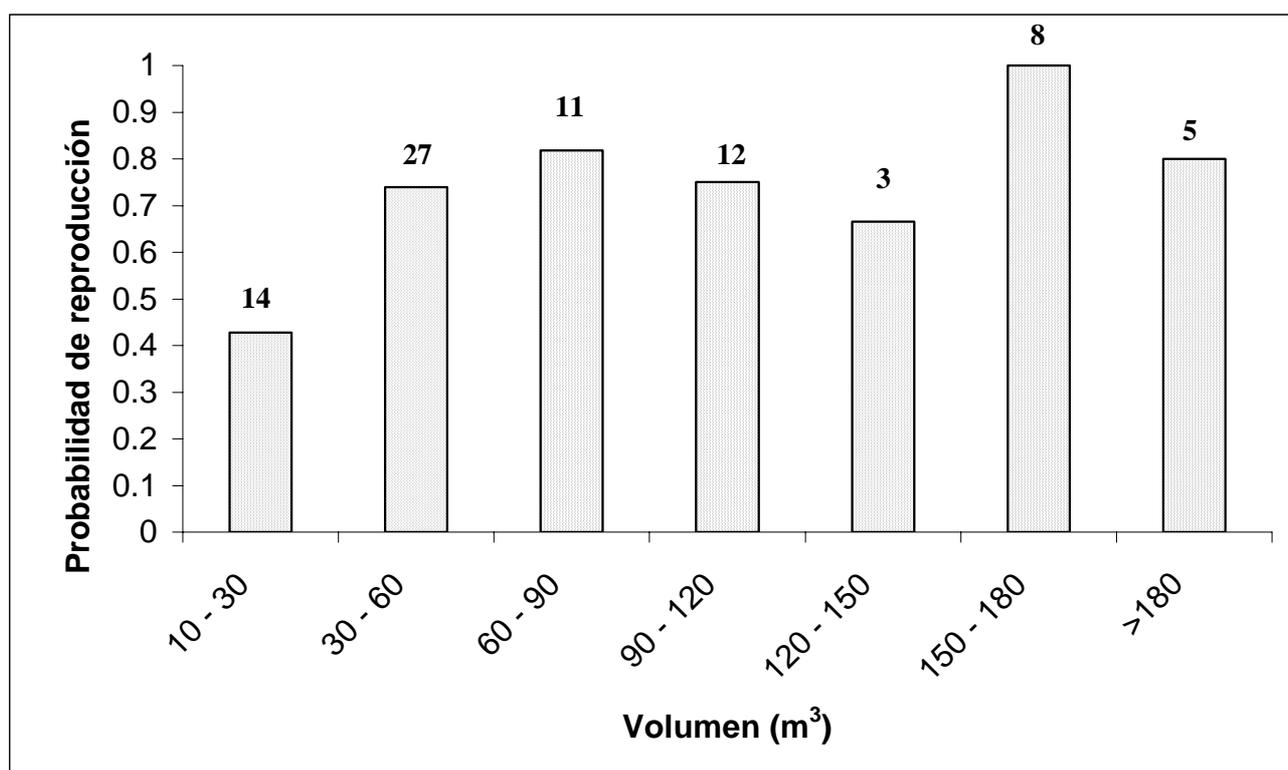


Figura 4. Probabilidad de reproducción de los individuos de *Prosopis laevigata* de distintas categorías de tamaño. El número total de individuos reproductivos fue de 58. Se indica el número de individuos por categoría arriba de cada columna.

La regresión entre el tamaño del individuo y el número de frutos producidos mostró que al menos para el año en que se realizó el estudio, no existe una relación significativa ($F=1.05$; g.l.=1, 58; $p=0.3089$; $r^2=0.017$) entre estas variables (Fig. 4).

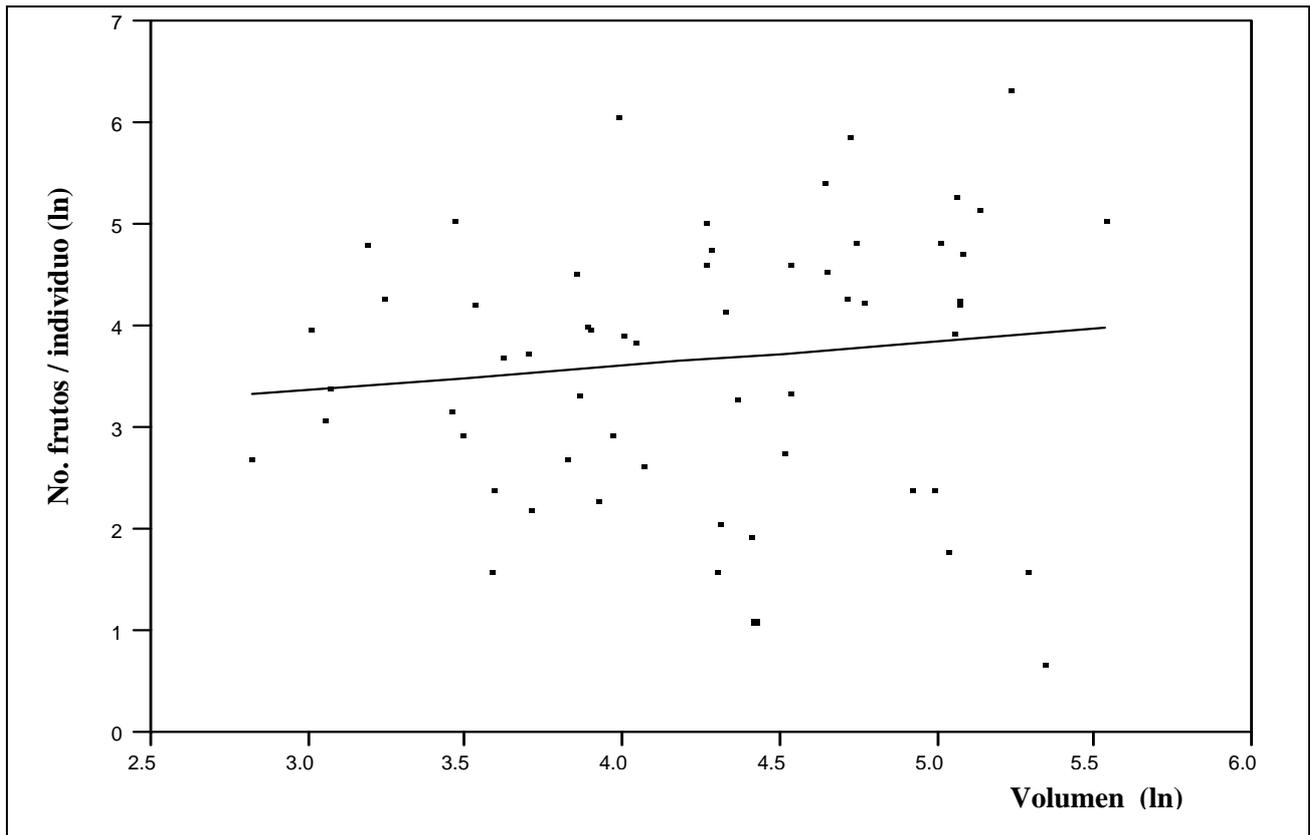


Figura 5. Relación entre el logaritmo natural del volumen y el logaritmo natural del número de frutos producidos por los individuos de *Prosopis laevigata* en Zapotitlán Salinas, Puebla. Sólo se incluyen los individuo reproductivos (n=58).

4. 2 IMPORTANCIA DE LOS BURROS COMO DISPERSORES

De acuerdo con las estimaciones realizadas, en un área de 500 m² existían en un momento dado (durante la época de producción de frutos), alrededor de 16,000 semillas de *Prosopis laevigata*. De este total, a finales del mes de mayo, momento en que se llevó a cabo la colecta de excretas, aproximadamente el 22% (3,234) de las semillas habrían sido consumidas y dispersadas por los burros (Fig. 5). En lo que respecta al porcentaje de semillas dañadas por los burros, se encontró que el $28 \pm 2.5\%$ de las semillas son depredadas ó dañadas durante su paso por el tracto digestivo del burro.

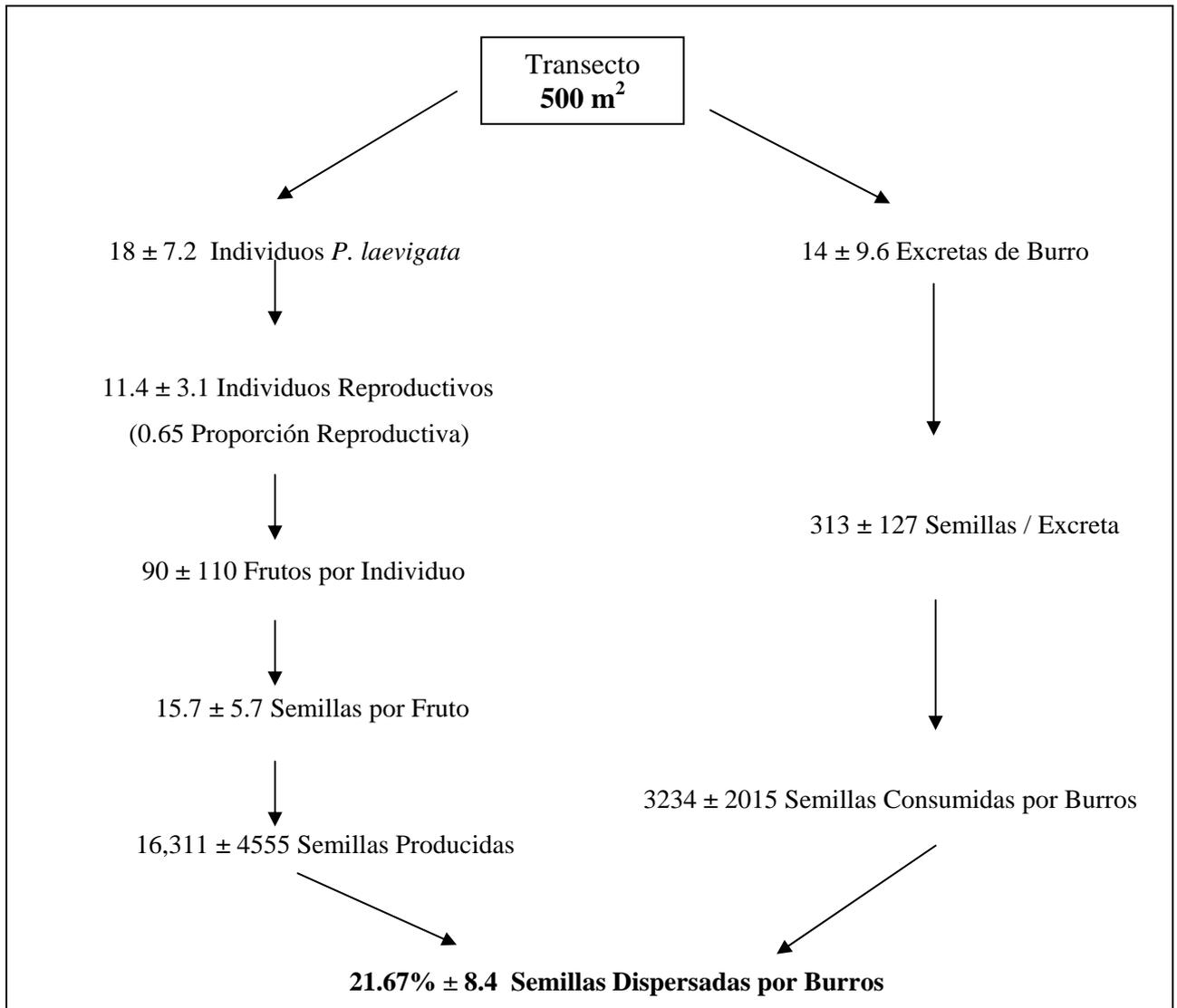


Figura 6. Relación entre la producción de frutos y la dispersión de las semillas de *Prosopis laevigata* llevada a cabo por burros en Zapotitlán Salinas, Puebla. Los datos representan la media \pm error estándar y fueron calculados con base en cinco transectos de 500 m².

4.3 GERMINACIÓN

4.3.1 Germinación en campo

Debido a problemas logísticos durante el montaje del experimento, no fue posible evaluar el efecto del paso por el tracto digestivo sobre la germinación de las semillas, ya que los resultados obtenidos de semillas que pasaron por el tracto digestivo de los burros no pudieron compararse con los obtenidos con semillas extraídas directamente de la vaina. Por esta razón, el efecto de la excreta de los burros y del microambiente sobre la germinación de las semillas se evaluó por separado para cada uno de estos tratamientos. En general, la emergencia de *Prosopis laevigata* fue baja en todos los tratamientos,

asimismo dicha emergencia se distribuyó en tres cohortes entre los meses de junio a noviembre del 2003. En el caso de las semillas que pasaron por el tracto digestivo de los burros, los resultados mostraron que hubo un efecto significativo de la presencia de la excreta sobre la germinación ($F=5.76$; g.l.=1, 24; $p=0.024$), pero no de las condiciones microambientales encontradas bajo arbustos y en espacios abiertos ($F=1.28$; g.l.=2, 24; $p=0.29$). Sin embargo, la interacción de ambos factores fue significativa ($F=3.74$; g.l.=1, 24; $p=0.038$). Las semillas que pasaron por el tracto digestivo de los burros presentaron una mayor germinación cuando se encontraban dentro de la excreta y en espacios abiertos, en comparación con el resto de los tratamientos (Tabla 4).

Por otra parte, el análisis de las semillas extraídas directamente de la vaina mostró que la excreta tuvo un efecto significativo sobre la germinación ($F=37.66$; g.l.=1, 24; $p<0.0001$), mientras que ni el microambiente ($F=1.19$; g.l.=2, 24; $p=0.32$) ni la interacción de estos factores fueron significativas ($F=0.37$; g.l.=2, 24; $p=0.68$). Las semillas extraídas de la vaina germinaron de manera similar cuando fueron colocadas dentro de la excreta, independientemente de las condiciones microambientales encontradas bajo *P. laevigata*, *C. praecox* y en espacios desprovistos de vegetación (Tabla 4).

Tabla 4. Número promedio de plántulas emergidas (\pm error estándar) de *Prosopis laevigata* en los distintos tratamientos.

MICROAMBIENTE	Sombra de <i>Prosopis laevigata</i>		Sombra de <i>Cercidium praecox</i>		Espacio Abierto	
	Con excreta	Sin excreta	Con excreta	Sin excreta	Con excreta	Sin excreta
SEMILLAS PROVENIENTES DE:						
Tracto digestivo del Burro	0.2 \pm 0.2	0.2 \pm 0.2	1.0 \pm 0.31	0	2.0 \pm 0.83	0
Directo de la Vaina	3.4 \pm 0.86	0	3.6 \pm 0.92	0.6 \pm 0.39	2.4 \pm 0.51	0

4.3.2 Germinación en laboratorio

Los resultados mostraron que la germinación fue similar entre los diferentes tratamientos ya que no existió un efecto significativo del origen de la semilla ($F=0.56$ g.l.=1, 16; $p=0.464$), la presencia de la excreta ($F=0.117$; g.l.=1, 16; $p=0.735$), ni tampoco de la interacción entre ambos factores ($F=0.047$ g.l.=1, 16; $p=0.829$) sobre el porcentaje final de semillas germinadas. Las semillas en todos los tratamientos comenzaron a germinar 24 horas después de iniciado el experimento, alcanzando el máximo de germinación (ca. 45%) después de 45 días (Fig. 6).

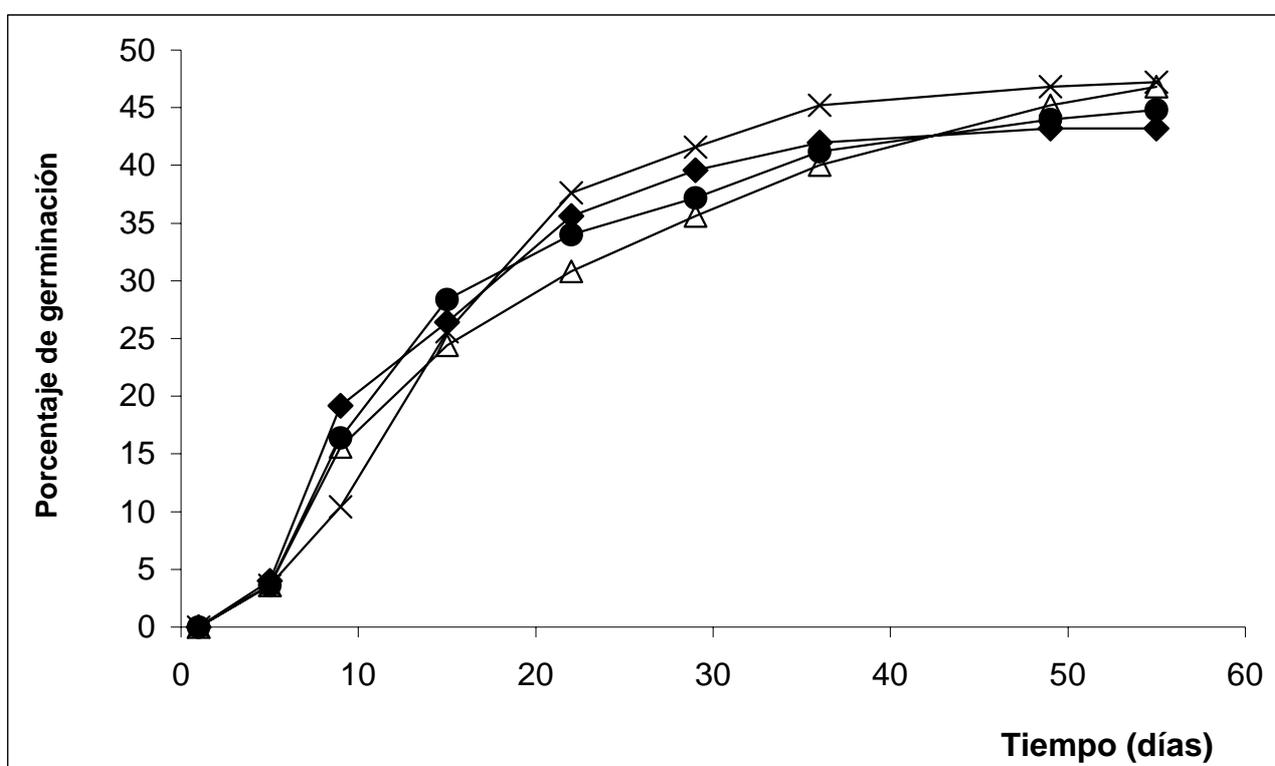


Figura 7. Porcentaje de germinación de las semillas de *Prosopis laevigata* en cuatro diferentes tratamientos: Semillas extraídas de vaina con excreta (●) y sin excreta (X); semillas que pasaron por el tracto digestivo de los burros con excreta (△) y sin excreta (◆).

No obstante lo anterior, la velocidad de germinación fue diferente entre los tratamientos. Las semillas extraídas de la vaina y sin excreta, presentaron la mayor velocidad de germinación (0.329, 0.306-0.351; intervalo de confianza al 95%), seguidas por las semillas que pasaron por el tracto digestivo de los burros y sin excreta (0.254, 0.241-0.268) y por último por las semillas extraídas de la

vaina y con excreta (0.244, 0.233-0.255). Las semillas que pasaron por el tracto digestivo de los burros y con excreta, tuvieron la menor velocidad (0.182, 0.172-0.192).

4.4 SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS EN CAMPO

Durante los meses de junio a noviembre del 2003, los eventos de lluvia desencadenaron la germinación y emergencia de tan sólo tres cohortes de plántulas de *Prosopis laevigata* (Fig. 7). De estas cohortes, solamente fue posible registrar la supervivencia en la primera y la tercera debido al bajo número de plántulas existente en la segunda. Las plántulas de la primera cohorte, emergieron en el mes de julio en los tratamientos con semillas directamente extraídas de las vainas, con excreta y en las tres diferentes condiciones de sombra. Sin embargo, de estas plántulas solamente sobrevivieron por 7 (en espacios abiertos y debajo de *Cercidium praecox*) y 14 días (debajo de *Prosopis laevigata*), por lo que no fue posible realizar ninguna prueba estadística para analizar los datos de manera confiable.

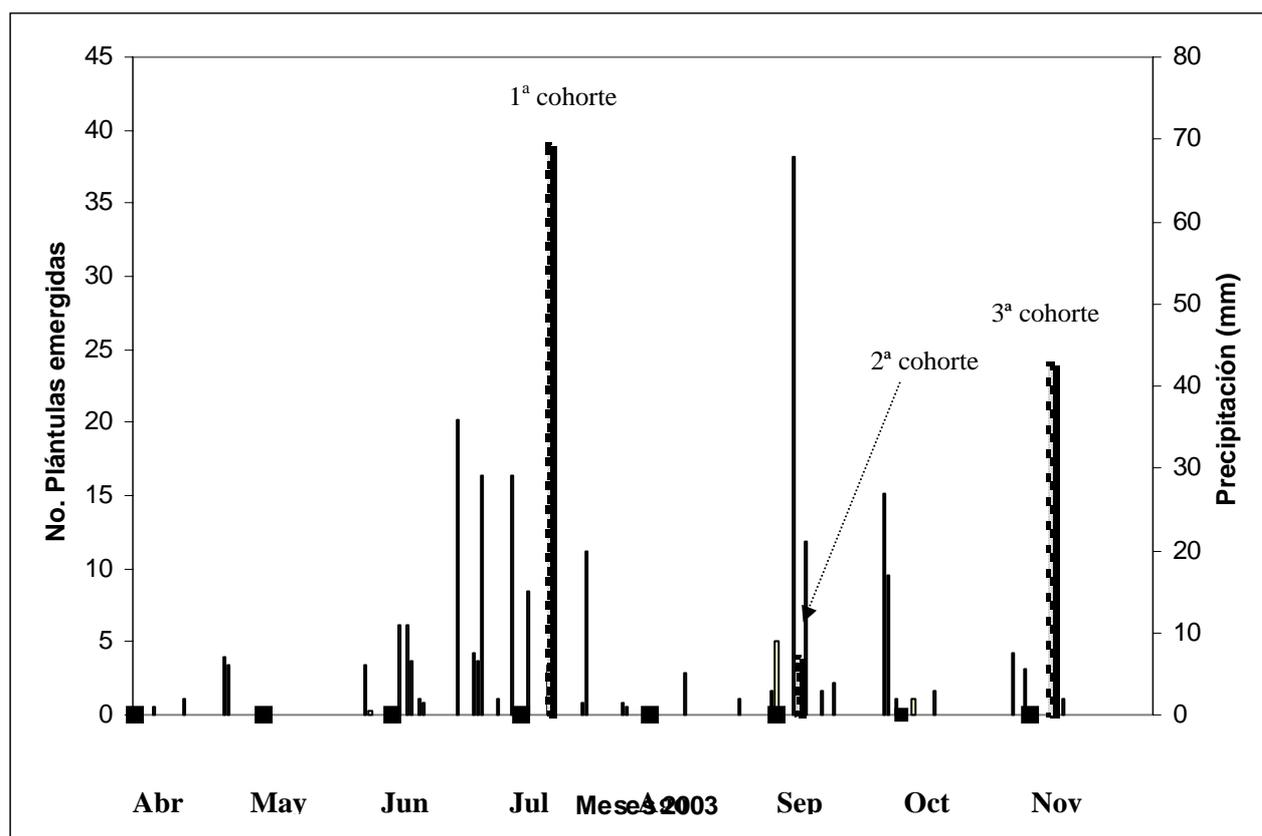


Figura 8. Precipitación diaria durante el año 2003 en Zapotitlán Salinas. Las columnas punteadas marcan eventos de germinación.

Con respecto a la tercera cohorte, las plántulas emergieron en el mes de noviembre en cinco tratamientos distintos, en los que la supervivencia de las plántulas fue diferente. Así, las plántulas provenientes de semillas extraídas de vainas, sin excreta y bajo *Cercidium praecox*, así como aquellas que provenían de semillas que pasaron por el tracto digestivo de los burros y que se colocaron bajo *Prosopis* sobrevivieron por un periodo de 10 días. Por su parte, las plántulas que emergieron de semillas extraídas de vainas, colocadas con excreta y en espacios abiertos permanecieron vivas durante 50 días. Las plántulas originadas de semillas que pasaron por el tracto digestivo de los burros, colocadas con excreta tanto en espacios abiertos como debajo de *Cercidium praecox* tuvieron la mayor supervivencia, ya que después de 130 días de haber emergido aún permanecían vivas (Fig. 8). La comparación estadística de estos dos últimos tratamientos mostró que la supervivencia de las plántulas fue mayor debajo de *C. praecox* que en espacios desprovistos de vegetación (LR= 4.71; G.L.=1, P=0.03).

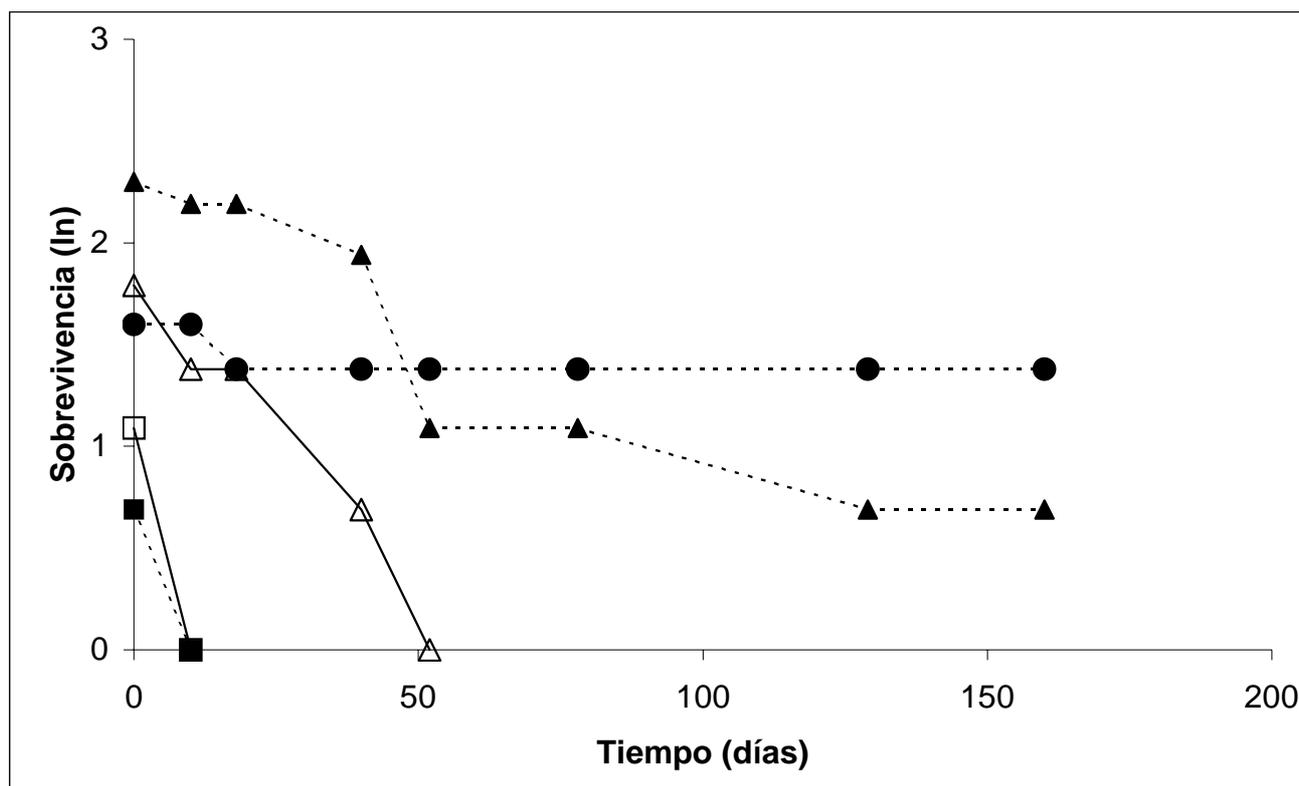


Figura 9. Curvas de supervivencia de plántulas de *Prosopis laevigata* en cinco diferentes tratamientos. Plántulas provenientes de semillas extraídas directamente de la vaina (línea continua); con excreta y en espacio abierto (Δ), sin excreta y debajo de *Cercidium praecox* (\square). Semillas que pasaron por el tracto digestivo del burro (línea punteada); sin excreta y debajo *P. laevigata* (\blacksquare), con excreta y en espacio abierto (\blacktriangle), con excreta y debajo de *Cercidium praecox* (\bullet).

4.5 CRECIMIENTO TEMPRANO DE PLÁNTULAS EN LABORATORIO

Los resultados del ANOVA de medidas repetidas mostraron que el crecimiento de las plántulas, tanto en altura del tallo principal como en número de hojas, fue diferente dependiendo del origen de la semilla y la presencia o ausencia de excreta (Tablas 5 y 6). El análisis de la altura del tallo mostró que la única interacción significativa fue tiempo por excreta, lo que indica que las plántulas que crecieron en excreta de burro presentaron una altura mayor que aquellas que crecieron únicamente en el suelo, independientemente del origen de las semillas (Fig. 9).

Tabla 5. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para evaluar el efecto del paso por el tracto digestivo del burro y la presencia de excreta sobre la altura final del tallo principal de las plántulas de *P. laevigata*. Los asteriscos muestran los resultados significativos.

FACTOR	g. l.	F	P
Entre factores			
Burro	1, 162	0.33	0.56
Excreta	1, 162	490.6	<0.0001*
Burro x Excreta	1, 162	7.27	0.0077*
Error	164		
Total	167		
Dentro de factores			
Tiempo x Burro	4, 159	0.25	0.90
Tiempo x Excreta	4, 159	12.71	<0.0001*
Tiempo x Burro x Excreta	4, 159	0.232	0.92
Error	164		
Total	167		

Con respecto al número de hojas, la interacción tiempo por burro fue significativa ya que las plántulas provenientes de semillas directamente extraídas de la vaina presentaron una producción de hojas relativamente constante, mientras que las plántulas originadas de semillas que pasaron por el tracto digestivo produjeron hojas de manera irregular (Fig. 10).

Tabla 6. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para evaluar la presencia de excreta y el efecto del paso por el tracto digestivo de los burros sobre la producción de hojas en plántulas de *P. laevigata*. Los asteriscos muestran los resultados significativos.

FACTOR	g. l.	F	p
Entre factores			
Burro	1, 162	2.49	0.116
Excreta	1, 162	24.33	<0.0001*
Burro x Excreta	1, 162	4.31	0.039*
Error	164		
Total	167		
Dentro de factores			
Tiempo x Burro	4, 159	4.03	0.0039*
Tiempo x Excreta	4, 159	1.61	0.1732
Tiempo x Burro x Excreta	4, 159	0.26	0.90
Error	164		
Total	167		

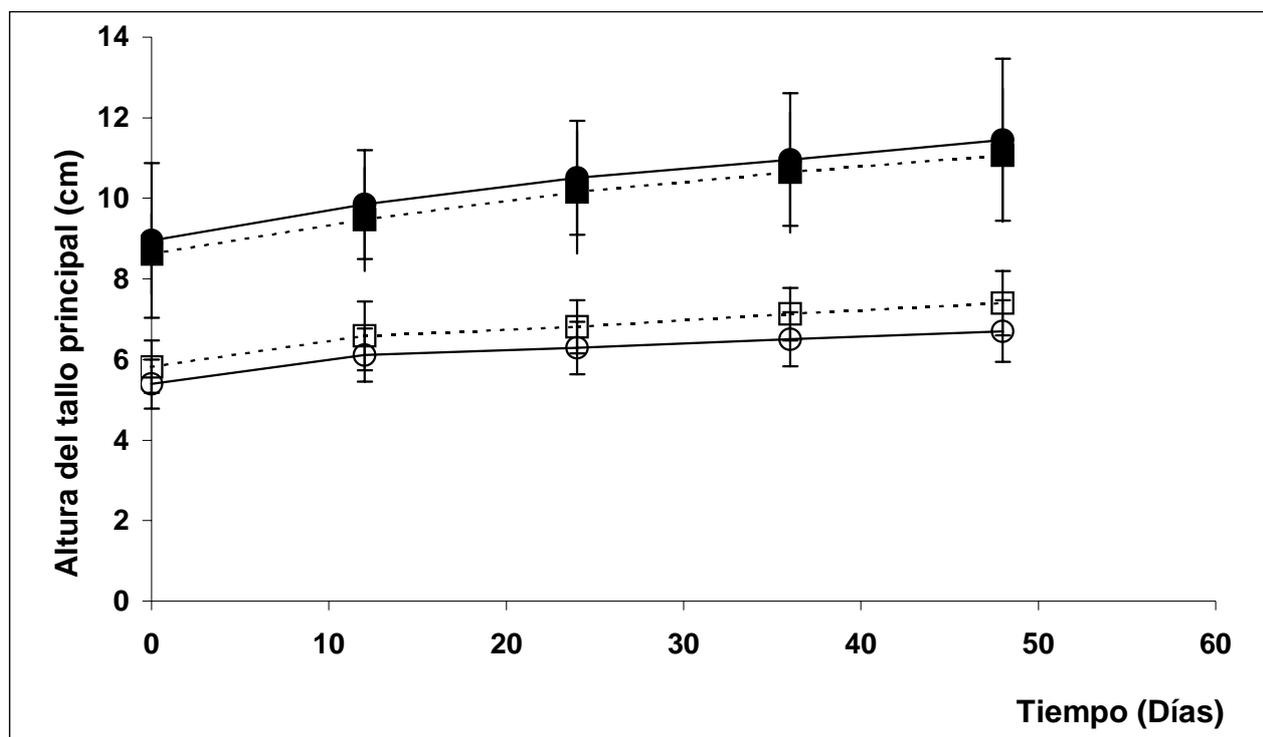


Figura 10. Crecimiento (Media \pm Error estándar) de las plántulas de *P. laevigata* bajo distintos tratamientos: plántulas provenientes de semillas que pasaron por el tracto digestivo del burro (línea punteada), con excreta (■) y sin excreta (□), plántulas provenientes de semillas extraídas directamente de la vaina (línea continua), con excreta (●) y sin excreta (○).

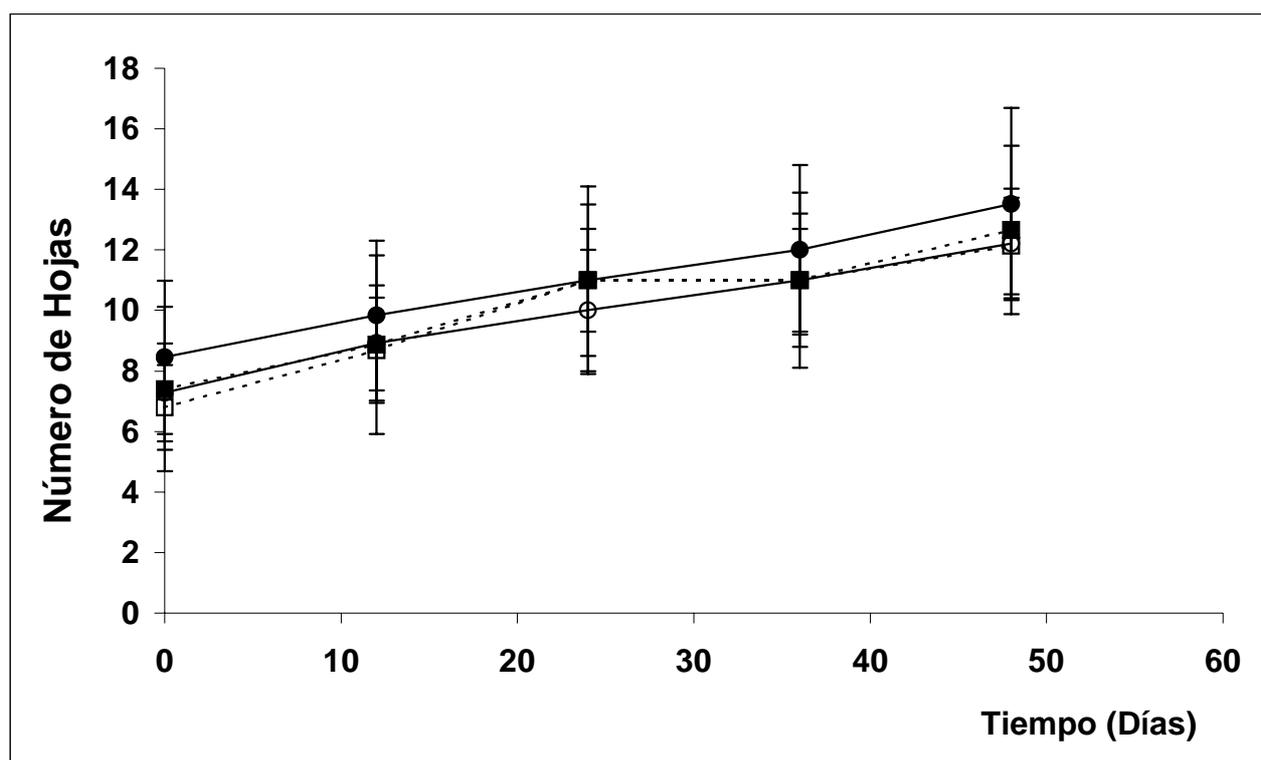


Figura 11. Número de hojas (Media \pm Error estándar) de las plántulas de *P. laevigata* bajo distintos tratamientos. Plántulas provenientes de semillas que pasaron por el tracto digestivo del burro (línea punteada), con excreta (■) y sin excreta (□), plántulas provenientes de semillas extraídas directamente de la vaina (línea continua), con excreta (●) y sin excreta (○).

El análisis de los resultados relacionados con el peso seco de las plántulas mostró que no existió un efecto significativo del origen de la semilla ($F=0.105$ g.l.=1, 163; $p=0.7463$), la presencia de la excreta ($F=0.117$; g.l.=1, 163; $p=0.735$), pero la interacción de la presencia de la excreta y el origen de la semilla sí fue significativa ($F= 7.65$; g.l.=1, 163; $p=0.0063$). Las plántulas provenientes de semillas extraídas directamente de la vaina y con excreta tuvieron la mayor producción de biomasa ($0.213 \text{ g} \pm 0.017$), seguidas de las plántulas originadas de semillas que pasaron por el tracto digestivo del burro, con excreta ($0.191 \text{ g} \pm 0.054$) y sin excreta ($0.148 \text{ g} \pm 0.058$). Las plántulas con la menor producción de biomasa fueron aquellas que provenían de semillas extraídas de la vaina y sin excreta ($0.120 \text{ g} \pm 0.042$).

5. DISCUSIÓN

En este trabajo se analizó el efecto la dispersión por burros y el microambiente bajo árboles perennes y en espacios abiertos sobre el establecimiento de *P. laevigata*. Para esto, se analizaron algunas características reproductivas del mezquite y se realizaron experimentos de germinación de las semillas, así como de supervivencia y crecimiento temprano de las plántulas, tanto en campo como en laboratorio.

Los resultados obtenidos muestran que en la población estudiada existen pocos individuos menores de 0.5 m^3 , lo cual indica que dentro del área de estudio, los eventos de establecimiento de *P. laevigata* son poco frecuentes y ocurren en intervalos de tiempo variables, en los que las condiciones ambientales son más favorables y disminuye la mortalidad de las plántulas. Esta situación ha sido descrita para diferentes especies de *Prosopis* y arbustos perennes de zonas áridas (Simpson *et al.*, 1977; Kigel, 1995), las cuales presentan estructuras de tamaños que reflejan cohortes numerosas establecidas en años favorables.

El análisis de la relación entre el tamaño de los individuos y su capacidad mostró que durante el año de estudio, los individuos mostraron reproducción a partir de los 10 m^3 . Haas *et al.* (1973) reportaron que los individuos de *P. glandulosa* no son reproductivos sino hasta alcanzar los tres años de edad. La probabilidad de reproducción fue mayor para las siguientes categorías de tamaño, aunque no se encontró una relación significativa entre la producción de frutos y el volumen. La ausencia de relación entre el tamaño y la producción de frutos es similar a la que Villanueva (1993) encontró para *P. laevigata* en San Luis Potosí, en donde la relación entre la producción de frutos con la cobertura ($r = 0.02$) y la altura ($r = 0.32$) no fue significativa. Asimismo, el mismo autor reportó una producción de más de 30,000 semillas por individuo en promedio, número superior al que se encontró en este trabajo (14,000). Esta diferencia puede deberse a la aparición de lluvias tempranas durante abril de 2003, las cuales provocaron que muchos mezquites perdieran una gran cantidad de flores, afectando la producción de frutos. El efecto de las lluvias tempranas sobre la producción de frutos de *P. laevigata* ya ha sido analizado anteriormente en Nuevo León, encontrándose el mismo efecto negativo (Cantú, 1990).

De acuerdo con los datos obtenidos en campo, los burros pueden considerarse dispersores importantes del mezquite, ya que son capaces de movilizar más del 20% del total de semillas producidas. Además, dado que los frutos de esta especie son indehiscentes, los burros representan una de las pocas oportunidades para que las semillas puedan ser liberadas en el corto plazo. La abundancia de otros mamíferos silvestres en la región de estudio, como ungulados y carnívoros, probablemente sea muy baja debido a las actividades humanas, por lo que su contribución en el establecimiento del mezquite puede ser menor en comparación con los burros. Estudios realizados con *P. glandulosa* en Texas, indican que carnívoros como el coyote (*Canis latrans*) dispersan cantidades menores de semillas que el ganado vacuno, las cuales tienen una emergencia y supervivencia de plántulas baja (Kramp *et al.*, 1998). De esta manera, la importancia relativa de los burros como dispersores en Zapotitlán, está determinada por el acceso continuo y casi exclusivo a los mezquites, en donde su abundancia es notable debido a que son animales de trabajo. Además, recorren distancias de varios kilómetros por día, efectuando la dispersión de las semillas a sitios ubicados lejos de la planta que las produjo. No obstante lo anterior, los burros pueden depredar cerca del 28% de las semillas que consumen. De esta forma, es posible afirmar que la dispersión de las semillas por burros, representa un cierto 'costo' para los mezquites. Por otro lado, estudios realizados por Cantú, (1990) con *P. laevigata* en Nuevo León, muestran que el 97% de las semillas que pasan por el tracto digestivo de ganado caprino son dañadas, por lo que considera que este ganado no juega un papel importante en la dispersión de las semillas.

Además del consumo de los frutos, el transporte y liberación de las semillas, los resultados obtenidos sugieren que los burros también pueden tener un efecto positivo sobre su germinación. En el experimento en campo, la emergencia de las plántulas fue significativamente mayor en los tratamientos con excreta, tanto para semillas extraídas de la vaina como para aquellas que pasaron por el tracto digestivo del burro. Resultados similares han sido reportados para *P. glandulosa* en Texas (Brown y Archer, 1989), en donde se ha sugerido que la excreta es el único medio para la germinación de las semillas. La excreta de los burros puede proporcionar condiciones adecuadas de humedad y temperatura y disminuir la depredación postdispersión de las semillas (Janzen, 1969; Janzen *et al.*, 1985; Haas *et al.*, 1973; Solbrig y Cantino, 1975; Pyke y Archer, 1991; Peinetti *et al.*, 1993). En nuestro caso, la situación anterior puede estar ocurriendo, ya que al final de la época de lluvias se recuperaron las semillas de los tratamientos con excreta (192) y sin excreta (109), para evaluar su germinación con riego a saturación. El porcentaje de germinación encontrado fue de 78%

y 70% para las semillas que estuvieron con excreta y sin excreta, respectivamente. Estas observaciones sugieren que el comportamiento germinativo de ambos tipos de semillas es similar, por lo que las diferencias observadas en campo se debieron únicamente a la presencia de la excreta. Sin embargo, el efecto positivo de la presencia de la excreta depende también de la cantidad y periodicidad de la precipitación, puesto que cuando hay suficiente humedad, como se apreció en la germinación en condiciones de laboratorio, el efecto de la excreta tiende a desaparecer.

En cuanto a la velocidad de germinación, las semillas que pasaron por el tracto digestivo del burro germinaron en una menor velocidad que el resto, esto se puede atribuir a que el paso por el tracto digestivo genere un cierto retraso en la germinación, tal como se ha reportado anteriormente para otras especies de mezquite consumidas por ganado vacuno (Peinetti *et al.*, 1993).

El dosel de muchas especies de leguminosas puede modificar de forma notoria condiciones microambientales de humedad, luz y temperatura bajo su copa, generando condiciones favorables para el desarrollo de muchas especies de plantas (Tiedemann y Klemmedson, 1977; Belski 1994; Callaway, 1995; Cruz *et al.*, 1997; Flores y Jurado, 2003). Dichas modificaciones microambientales han sido reportadas particularmente para especies nodrizas como *Mimosa* y *Prosopis* en Zapotitlán, Puebla (Valiente y Escurra, 1991; Jiménez, 2003; Flores *et al.*, 2004), es por ello que se hubiera esperado que bajo la copa de *Cercidium praecox* y *Prosopis laevigata* estas condiciones tuvieran efectos significativos en la germinación, sin embargo, el efecto de las condiciones encontradas bajo árboles perennes y en espacios abiertos sobre la germinación de las semillas no fue evidente. La emergencia de las plántulas fue similar debajo de arbustos y en espacios abiertos, por lo que es posible suponer que debido a las reservas presentes en las semillas de *P. laevigata*, estas pueden germinar en un amplio intervalo de condiciones de humedad, luz y temperatura, tal como ha sido reportado recientemente (Jurado *et al.*, 1998; Jurado *et al.*, 2000; Flores y Briones, 2001, Flores *et al.*, 2004). Por ejemplo, las semillas de mezquites como *P. juliflora*, *P. laevigata* y *P. glandulosa* alcanzan un intervalo de germinación de 80-100% en condiciones tanto de luz como de oscuridad total y con temperaturas de 18-29°C (Peacock y McMillan, 1965; Scifres y Brock, 1969, 1972; Scifres *et al.*, 1973), sin que ello afecte la emergencia de plántulas. Es probable que las semillas de *P. laevigata* no dependan tanto de las condiciones de luz y temperatura y que solo necesiten de una cantidad específica de agua para poder iniciar el proceso de la germinación.

La germinación de las semillas de *P. laevigata* en campo fue baja en todos los tratamientos. Se han reportado resultados similares en *Prosopis glandulosa* en Texas, en donde los porcentajes de emergencia de semillas excretadas por ganado vacuno en zonas conservadas y aisladas de herbívoros varían entre 2-18% (Brown y Archer, 1989). Otros trabajos también reportaron una baja cantidad de plántulas en campo para *P. juliflora*, *P. laevigata* y *P. glandulosa* (Cox *et al.*, 1993; Haas *et al.*, 1973; Mooney *et al.*, 1977; Kramp *et al.*, 1998; García y Jurado, 2003; Flores y Jurado, 2004). La información anterior sugiere que los porcentajes de emergencia y supervivencia son comúnmente reducidos en las especies de este género.

El número de plántulas obtenido en campo a partir de los experimentos de germinación fue bajo, por lo que no fue posible evaluar adecuadamente el efecto de los burros y las condiciones microambientales sobre la supervivencia. En este sentido, los eventos de precipitación que aparentemente desencadenaron los pulsos de germinación fueron de 25-40 mm en julio y septiembre y 10 mm en noviembre. La precipitación total (390 mm) registrada en Zapotitlán durante el año 2003 fue menor que el promedio anual (490 mm); en ese año, las lluvias fueron esporádicas y no tuvieron la frecuencia necesaria para garantizar la supervivencia de las plántulas. Cabe mencionar que los sitios en donde se reportan tasas elevadas de establecimiento del mezquite (SO de Estados Unidos), presentan una precipitación anual que fluctúa entre 550 y 700 mm, la cual es mayor que la reportada para la zona de estudio (Scifres *et al.*, 1971; Brown y Archer, 1989; Kramp *et al.*, 1998). Eventos similares de precipitación, asociados con una abundante emergencia de plántulas, han sido reportados para otras especies perennes de zonas áridas y semiáridas (Beatley, 1974; Kemp, 1983; Keya; 1997; Flores, 2003).

No obstante lo anterior, las plántulas provenientes de semillas que pasaron por el tracto digestivo de los burros, creciendo en excreta y colocadas debajo de *Cercidium* y en espacios abiertos lograron sobrevivir por más de 130 días. El análisis estadístico de estos resultados mostró que la supervivencia de las plántulas fue mayor debajo de *Cercidium* que en espacios abiertos, por lo que las condiciones microambientales existentes bajo *Cercidium* puedan probablemente facilitar su establecimiento. La emergencia de las plántulas en estos tratamientos se presentó durante el mes de noviembre, cuando las temperaturas ambientales son menos extremas y la evaporación disminuye considerablemente, lo cual permite que se mantenga la humedad del suelo (Stromberg, 1993). En este sentido, se ha reportado que las mejores oportunidades para el reclutamiento de algunas especies de *Prosopis* ocurren a finales del verano (Solbrig y Cantino, 1975; Brown y Archer, 1989; Stromberg, 1993) y particularmente para

P. laevigata en otoño (Jurado *et al.*, 2001). La copa de las plantas perennes intercepta la radiación solar directa, generando sitios con mejores condiciones hídricas y térmicas que favorecen la supervivencia de las plántulas en mayor medida que aquellas ubicadas en espacios abiertos. Sin embargo, Flores y Briones (2004), encontraron que el microambiente bajo *Prosopis laevigata* no es un factor determinante para el establecimiento de *C. praecox* y *P. laevigata* en el área de estudio, por lo que pueden sobrevivir bajo la copa de un arbusto y en espacios abiertos, situación que ya había sido observada con anterioridad en *Prosopis glandulosa* (Montaña *et al.*, 1990). Por otro lado, se ha sugerido que la interceptación excesiva de la radiación solar puede afectar negativamente la fotosíntesis y, por tanto, el crecimiento de las plántulas de *Prosopis* (Haas *et al.*, 1973; Bush y Van Auken, 1990; Cervantes *et al.*, 1998; Vilela y Ravetta, 2000; De Villalobos y Peláez, 2001; Taiz y Ziegler, 2002). Así, es evidente que las plántulas de *P. laevigata* pueden sobrevivir bajo la copa de un arbusto y en espacios abiertos; sin embargo, es probable que las mejores oportunidades de supervivencia ocurran bajo la copa de arbustos, sobre todo cuando la época de lluvias ha terminado y la radiación solar es mayor.

Los experimentos realizados en condiciones controladas mostraron que los burros también pueden tener un efecto positivo sobre la producción de biomasa y el consecuente aumento de tamaño de las plántulas de *P. laevigata*. Las plántulas que crecieron dentro de una excreta tuvieron una mayor biomasa y altura que aquellas que crecieron directamente en el suelo, debido probablemente a que la excreta provee un microambiente con grandes cantidades de nutrientes y humedad.

De acuerdo con las variables evaluadas y las características de los experimentos de campo y laboratorio, es posible hacer varias inferencias sobre el posible papel que desempeñan los burros como dispersores endozoócoros de mezquite y la importancia del efecto de la sombra de arbustos como el propio *P. laevigata* y *Cercidium praecox* para el establecimiento de plántulas de *P. laevigata*. Primeramente, *P. laevigata* en Zapotitlán es una planta con escaso reclutamiento, debido a la característica de indehiscencia del fruto y al endocarpo rígido que impiden la germinación de semillas a corto plazo sin un agente dispersor que las libere. Los burros representan un dispersor frecuente en los mezquítales; estos animales movilizan cantidades importantes de frutos y semillas. La germinación de estas semillas está sujeta a que sean liberadas por dispersores como los burros. Además, estos depositan las semillas en una capa de excreta que funciona como protección, lo cual se

traduce en una ventaja en cuanto a la disponibilidad de nutrientes, humedad y protección para lograr desarrollar una talla y biomasa mayor. Los resultados de este trabajo sugieren, por otro lado, que las condiciones microambientales que se presentan bajo árboles perennes o en espacios abiertos no son particularmente favorables para la germinación de las semillas, pero sí para la supervivencia de las plántulas.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Alcántara, J. M., Rey, P. J., Valera, F. y Sánchez-Lafuente, A. 2000. Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. *Ecology* 81: 1937-1950.
- Archer, S. 1995. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: Reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* 2: 83-99.
- Archer, S. y Pyke, D. A. 1991. Plant-animal interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. *Journal of Range Management* 44(6):558-565.
- Archer, S., Scifres, C. J., Bassham, C. R. y Maggio, R. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* 58: 111-127.
- Beatley, J. C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. *Ecology* 55: 856-863.
- Belski, A. J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922-932.
- Brown, J. R. y Archer, S. 1987. Woody plant seed dispersal and gap formation in a North American subtropical savanna woodland: the role of domestic herbivores. *Vegetatio* 73:73-80.
- Brown, J. R. y Archer, S. 1989. Woody plant invasion of grasslands: establishment of honey mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) on sites differing in herbaceous biomass and grazing history. *Oecologia* 80: 19-26.
- Brown, J. R. y Archer, S. 1999. Shrub invasion of grassland: recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology* 80 (7): 2385-2396.
- Bush J. K. y Van Auken O. W. 1987. Light requirements for growth of *Prosopis glandulosa* seedlings. *Southwestern Naturalist* 32: 463-473.

- Bush, J. K. y Van Auken, O. W. 1990. Growth and survival of *Prosopis glandulosa* seedlings associated with shade and herbaceous competition. *Botanical Gazette* 151 (2): 234-239.
- Bush, J. K. y Van Auken, O. W. 1995. Woody plant growth related to planting time and clipping of a C₄ grass. *Ecology* 76:1603-1609.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61(4): 306-349.
- Camacho, M. F. 1994. Fisiología de la germinación. En: Martínez, B.A.E. y Villa, S.A.B. (Eds.). Semillas forestales. INIFAP. Publicación Especial No. 2. México, D.F.
- Cantú, A. C. M. 1990. Fenología de la floración y fructificación del mezquite *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst. En: Nuevo León y el efecto de las cabras sobre la dispersión de sus semillas. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Forestales. Reporte Científico No. 18.
- Cervantes, V., Arriaga, V., Meave, J. y Carabias, J. 1998. Growth analysis of nine multipurpose woody legumes native from southern Mexico. *Forest Ecology and Management* 110: 329-341.
- Coughenour, M. B. 1991. Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ecosystems. *Journal of Range Management*. 44(6):530-542.
- Cony, M. A. y Trione, S. O. 1998. Inter and intraspecific variability in *Prosopis flexuosa* and *P. chilensis*: seed germination under salt and moisture stress. *Journal of Arid Environments* 40: 307-317.
- Cox, J. R., De Alba-Ávila A., Rice R. W. y Cox J. N. 1993. Biological and physical factors influencing *Acacia constricta* and *Prosopis velutina* establishment in the Sonoran Desert. *Journal of Range Management* 46: 43-48.

- Cruz, R. J. A. 1996. Evaluación de las condiciones microclimáticas, edáficas y de vegetación bajo el dosel de *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst., en un agostadero semiárido del norte de Guanajuato. Tesis Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillos, Estado de México.
- Cruz-Rodríguez, J. A., García-Moya, E., Frías-Hernández, J. T., Montesinos-Silva, G. y Flores-Flores, J.L. 1997. Influencia de los mezquites en la composición y cobertura de la vegetación herbácea de un agostadero semiárido del norte de Guanajuato. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61: 21-30.
- Chambers, J. C. y MacMahon, J. A. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:263-92.
- Davidson, D. W. y Morton S. R. 1984. Dispersal adaptations of some *Acacia* species in the Australian arid zone. *Ecology* 65(4): 1038-1051.
- De Villalobos, A. E. y Peláez, D. V. 2001. Influences of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia*. *Journal of Arid Environments* 49: 321-328.
- De Villalobos, A. E., Peláez, D. V., Elia, O. R. 2005. Factors related to establishment of *Prosopis caldenia* Burk. seedlings in central rangelands Argentina. *Acta Oecologica* 27: 99-106.
- Distel, R. A., Peláez, D. V., Bóo, R. M., Mayor, M. D. y Elia, O. R. 1996. Growth of *Prosopis caldenia* seedlings in the field as related to grazing history of the site and in a greenhouse as related to different levels of competition from *Stipa tenuis*. *Journal of Arid Environments* 32: 251-257.
- Duval, B. D., Jackson, E. y Whitford, W. G. 2005. Mesquite (*Prosopis glandulosa*) germination and survival in black-grama (*Bouteloua eriopoda*) grassland: relations between microsite and heteromyid rodent (*Dipodomys* spp.) impact. *Journal of Arid Environments* 62: 541-554.

- Eriksson, O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* 55: 231-238.
- Eriksson, O. y Ehrlén, J. 1992. Seed at microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Felker, P., Cannell, G. H. y Clark, P. R. 1981. Variation in growth among 13 *Prosopis* (mesquite) species. *Experimental Agriculture* 17: 209-218.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, Gran Bretaña.
- Fenner, M. y Kitajima, K. 1999. Seed and Seedling Ecology. En: Puignaire, F. I. y Valladares, F. (Eds.) Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, USA.
- Fisher, C. E., Meadors, C. H., Behrens, R., Robinson, E. D., Marion, P. T. y Morton, H. L. 1959. Control of mesquite on grazing lands. Texas Agricultural Experiment Station Bulletin 935, Texas A&M University, College Station, Texas, USA.
- Flores, J. 2001. Dinámica del establecimiento de plantas de diferentes formas de vida del desierto de Tehuacan, México. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.
- Flores, J. 2003. Establecimiento natural de plántulas de *Beaucarnea gracilis*, especie amenazada del Valle de Tehuacán, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48: 85-89.
- Flores, J. y Briones, O. 2001. Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments* 47: 485-497.
- Flores, J., Briones, O., Flores, A., Sánchez-Colón, S. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58: 1-18.
- Flores, J. y Jurado, E. 1998. Germination and early growth traits of 14 plant species native to northern Mexico. *Southwestern Naturalist* 43: 40-46.

- Flores, J. y Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911-916.
- Frías-Hernández, J. T., Olalde-Portugal, V. y Vernon-Carter, E. J. (Eds). 2000. El Mezquite, árbol de usos múltiples. Estado actual del conocimiento en México. Universidad de Guanajuato, México.
- García, E. 1988. Modificación al sistema de clasificación de Köppen para la Republica Mexicana. 4^a Ed. Offset Larios, México.
- García, O. F. 1991. Influencia de la dinámica del paisaje en la distribución de las comunidades vegetales en la cuenca del río Zapotitlán, Puebla. *Investigaciones Geográficas* 23: 53-70.
- García-Aguilera, E., Martínez-Jaime, O. A., Torres, N. S. y Frías-Hernández, J. T. 2000. Escarificación biológica de semillas de Mezquite *Prosopis laevigata* con diferentes especies de ganado doméstico. En: Frías-Hernández, J. T., Olalde-Portugal, V. y Vernon-Carter, E. J. (Eds). El Mezquite, árbol de usos múltiples. Estado actual del conocimiento en México. Universidad de Guanajuato, México.
- García, J. F. y Jurado, E. 2003. Influence of plant cover on germination in matorral in northeastern México. *Forest Ecology and Management* 177: 11-16.
- Gibbens, R. F., Beck, R. F., McNeely, R. P. y Herbel, C. H. 1992. Recent rates of mesquite establishment in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Range Management* 45: 585-588.
- Gibson, A. C. y Nobel, P.S. 1986. The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge.
- Glendening, G. E. y Paulsen, H. A. 1955. Reproduction and establishment of velvet mesquite as related to invasion of semidesert grasslands. *U.S. Department Agriculture Technical Bulletin* 1127, 50 p.

- Godínez-Alvarez, H. y Valiente Banuet A. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: The role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-31.
- Golubov J., Eguiarte L. E., Mandujano M. C., López Portillo J. y Montaña C. 1999. Why be a honeyless honey mesquite? Reproduction and mating system of nectarful and nectarless individuals. *American Journal of Botany* 86: 955-963.
- Golubov J, Mandujano, M. C. Eguiarte L. E, 2001. The paradox of mesquites (*Prosopis* spp.): Invading species or biodiversity enhancers? *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 69: 23-31.
- González-Espinosa, M. y Quintana-Ascencio, P. I. 1986. Seed predation and dispersal in a dominant desert plant: *Opuntia*, ants, birds and mammals. En: Estrada, A. y Fleming, T. H. (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Junk, Dordrecht, pp. 273-284.
- González-Zertuche, L., Orozco-Segovia, A., Vázquez-Yanes, C. 2000. El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y la supervivencia de la plántula. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 73-81.
- Granados, S. D. y López, R. G. F. 2001. *Ecología de poblaciones vegetales*. UACH. México. 144 p.
- Haas, R. H., Meyer, R. E., Scifres, C. J. y Brock, J. H. 1973. Growth and development of mesquite. En: Scifres, C.J. (Ed.), *Mesquite*. A&M University y Texas Agricultural Experiment Station, Texas, pp. 10-19.
- Harper, J. L. 1977. *Populations Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Herrera, C. M. 1995. Plant vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 705-727.

- Holmgren, M. y Scheffer, M. 2001. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151-159.
- Howe, H. F. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Janzen, H. D. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen, H. D. 1981. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62: 593-601.
- Janzen, H. D. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist* 123: 338-353.
- Janzen, H. D., Demment, M. W. y Robertson, J. B. 1985. How fast and why do germinating guanacaste seeds (*enterolobium cyclocarpum*) die inside cows and horses? *Biotropica* 17:322-325.
- Jiménez, L. V. 2003. Dinámica poblacional de *Acacia bilimeckii* Macbr. (Mimosoideae) en Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Jordano, P. y Herrera, C. M. 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2: 230-237.
- Jurado, E., Aguirre, O., Flores, J., Navar, J., Villalón, H., Wester, D. 2000. Germination in tamaulipan thornscrub of north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments* 46: 413-424.
- Jurado, E., Flores, J., Navar, J., Jiménez, J. 1998. Seedling establishment under native tamaulipan thornscrub and *Leucaena* plantation. *Forest Ecology and Management* 105: 151-157.

- Jurado, E., Navar, J., Villalón, H., Pando, M. 2001. Germination associated with season and sunlight for Tamaulipan thornscrub plants in north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments* 49: 833-841.
- Kemp, P. R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan desert plants in relation to the timing of water availability. *Journal of Ecology* 71: 427-436.
- Keya, G. A. 1997. Environmental triggers of germination and phenological events in an arid savannah region of northern Kenya. *Journal of Arid Environments* 37: 91-106.
- Kigel, J. 1995. Seed germination in arid and semiarid regions. En: Kigel, J. y Galil, G. (Eds.) Seed development and germination. M. Dekker Ed. pp. 645-699.
- Kramp, B. A., R. J. Ansley y T. R. Tunnell. 1998. Survival of mesquite seedlings emerging from cattle and wildlife feces in a semiarid grassland. *The Southwestern Naturalist* 43(3): 300-312.
- Kingsolver, J. M. 1986. A taxonomic study of the genus *Algarobius* (Coleoptera: *Bruchidae*). *Entomography* 4: 109-136.
- Lamprey, H. F., Maley G. y Makacho S. 1974. Interactions between *Acacia*, bruchids seed beetles and large herbivores. *East African Wildlife Journal* 12:81-85.
- Malo, J. E. y Suárez, F. 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104: 246-255.
- Malo, J. E., Jiménez, B. y Suárez, F. 2000. Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in a Mediterranean dehesa. *Journal of Range Management* 53: 322-328.
- Manga, V. K. y Sen, D. N. 1995. Influence of seed traits on germination in *Prosopis cineraria* (L.) Macbride. *Journal of Arid Environments* 3: 371-376.

- Martínez, A. J. y López-Portillo, J. 2003. Growth and architecture of small honey mesquites under jackrabbit browsing: overcoming the disadvantage of being eaten. *Annals of Botany* 92: 365-375.
- Mcauliffe, J. R. 1990. Paloverdes, pocket mice and Bruchid beetles: interrelationships of seeds, dispersers, and seed predators. *The Southwestern Naturalist* 35(3): 329-337.
- Meyer, R. E. y Bovey, R. W. 1982. Establishment of honey mesquite and huisache on native pasture. *Journal of Range Management* 35: 548-550.
- Milesi F.A. y López de Casenave J. 2004. Unexpected relationships and valuable mistakes: non-myrmecochorous *Prosopis* dispersed by messy leaf cutting ants in harvesting their seeds. *Austral Ecology* 29(5): 558-567.
- Miller, M. F. 1994. The cost and benefits of Acacia seed consumption by ungulates *Oikos* 66: 364-368.
- Miller, M. F. y Coe, M. 1993. Is it advantageous for *Acacia* seeds to be eaten by ungulates?. *Oikos* 66: 364-368.
- Miranda, F. y Hernández X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Montaña, C., Lopez-Portillo, J. y Mauchamp, A. 1990. The response of two species to the conditions created by a shifting ecotone in an arid ecosystem. *Journal of Ecology* 78: 789-798.
- Mooney, H. A., Simpson, B. B. y Solbrig, O. T. 1977. Phenology, morphology, physiology. En: Simpson, B. B. (Ed) Mesquite. Its biology in two desert scrub ecosystems. Dowden, Hutchinson and Ross Inc, Stroudsburg. pp 26-43.
- Moreno, M. E. 1984. Análisis físico y biológico de semillas agrícolas. Dirección General de Publicaciones, UNAM. México D.F.

- Nathan, R. y Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Oliveros, G. O. 2000. Descripción estructural de las comunidades vegetales en las terrazas aluviales del río El Salado en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. FES-Iztacala, UNAM. México D.F.
- Osorio, B. O.; Valiente-Banuet, A., Dávila, P. y Medina, R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59:35-58.
- Pakeman, R. J., Engelen, J. y Attwood, J. P. 1999. Rabbit endozoochory and seedbank build-up in a acidic grassland. *Plant Ecology* 145:83-90.
- Palacios, A. R., Hoc, S. P., Burghardt, D. A. y Vilela, E. A. 2000. *Prosopis* L: Biodiversidad y clasificación, estrategias adaptativas, reproductivas e importancia económica. En: Frías-Hernández, J. T., Olalde-Portugal, V. y Vernon-Carter, E. J. (Eds). El Mezquite, árbol de usos múltiples. Estado actual del conocimiento en México. Universidad de Guanajuato, México. pp 13-37.
- Paulsen, H. A. Jr. 1950. Mortality of velvet mesquite seedling. *Journal of Range Management* 3: 281-286.
- Peacock, J. T. y McMillan, C. 1965. Ecotypic differentiation in *Prosopis* (mesquite). *Ecology* 46: 35-51.
- Peinetti, R., Pereyra, M., Kin, A. y Sosa, A. 1993. Effects of cattle ingestion on viability and germination rate of calden (*Prosopis caldenia*) seeds. *Journal of Range Management* 46: 483-486.
- Puigdefábregas, J. y Puignaire, F.J. 1999. Plant survival in arid environments. En: Puignaire F. I. y Valladares, F. Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, USA.

- Pyke, D. y Archer, S. 1991. Plant-plant interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. *Journal of Range Management*. 44(6):550-557.
- Pyke, D. y Thompson, J. N. 1980. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology*. 67(1):240-245.
- Ramírez, A. 1996. Contribución al conocimiento de la flora medicinal de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Rey, P. J. y Alcántara, J. M. 2000. Recruitment dynamics of fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Roldán, M. M. P. 2004. Patrones demográficos de *Prosopis laevigata* en un ambiente fragmentado del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis Licenciatura Biología. UNAM, FES-Iztacala. México.
- Ross, M. A. y Harper, J. L. 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology* 60: 77-88.
- Rzedowski, J. 1988. Análisis de la distribución geográfica del complejo *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae) en Norteamérica. *Acta Botánica Mexicana* 3: 7-19.
- Salas, A. M. D., Romero-Nápoles, J. y García-Aguilera, E. 2000. Brúquidos asociados a tres especies de mimosáceas del Bajío Guanajuatense, México. En: Frías-Hernández, J. T., Olalde-Portugal, V. y Vernon-Carter, E. J. (Eds). El Mezquite, árbol de usos múltiples. Estado actual del conocimiento en México. Universidad de Guanajuato, México. pp. 109-116.
- Sánchez, A. M. y Peco, B. 2002. Dispersal mechanisms in *Lavandula stoechas* ssp. *Pedunculata*: autochory and endozoochory by sheep. *Seed Science Research* 12: 101-111.

- Scholes, R. J. y Archer, S. R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517-544.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Schupp, E. W. y Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2: 267-275.
- Scifres, C. J. y Brock, J. H. 1969. Moisture-temperature interrelations in germination and early seedling development of mesquite. *Journal of Range Management* 22: 334-337.
- Scifres, C. J. y Brock, J. H. 1972. Emergence of honey mesquite seedlings relative to planting depth and soil temperature. *Journal of Range Management* 25: 217-219.
- Scifres, C. J., Brock, J. H. y Hahn, R. R. 1971. Influence of secondary succession on honey mesquite invasion in north Texas. *Journal of Range Management* 24: 206-210.
- Scifres, C. J. y Hahn, R. R. 1971. Response of honey mesquite seedlings to top removal. *Journal of Range Management* 24: 296-298.
- Scifres, C. J., Kienast, C. R. y Elrod, D. J. 1973. Honey mesquite seedling growth and susceptibility to 2, 4, 5-T as influenced by shading. *Journal of Range Management* 26: 28-30.
- Signoret, P. J. 1970. Datos sobre algunas características ecológicas del mezquite (*Prosopis laevis*) y su aprovechamiento en el Valle del Mezquital. En: *Mezquites y Huizaches: Algunos aspectos de la economía, ecología y taxonomía de los géneros Prosopis y Acacia en México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D.F.

- Simpson, B. B. y Solbrig, O. T. 1977. Mesquite. En: Simpson, B. B. (Ed.) Mesquite. Its biology in two desert scrub ecosystems. Dowden, Hutchinson and Ross Inc, Stroudsburg. 250 p.
- Solbrig, O. T. y Cantino, P. D. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Journal of Arnold Arboretum* 56: 185-210.
- Stromberg, J. C. 1993. Riparian mesquite forests: A review of their ecology, threats, and recovery potencial. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science* 27:111-124.
- SYSTAT. 1992. Version 5.2 Edition, SYSTAT, Inc., Evanston, IL, USA.
- Taiz, L. y Ziegler, E. 2002. Plant physiology. Third edition. Sinauer Associates. New York. 690 p.
- Tiedemann, A. R. y Klemmedson, J. O. 1977. Effect of mesquite trees on vegetation and soils in the desert grassland. *Journal of Range Management* 30: 361-367.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1/2: 151-190.
- Ueckert, D. N., Smith, L. L. y Allen, B. L. 1979. Emergence and survival of honey mesquite seedlings on several soils in west Texas. *Journal of Range Management* 32: 284-287.
- Valiente, B. L. 1991. Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Rojas-Martínez, A. y Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Briones, O., Bolongaro-Crevenna, A., Ezcurra, E., Rosas, M., Núñez, H., Barnard, G. y Vazquez, E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*. 2: 15-20.

- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79:961-971.
- Valone, T. J. y Thornhill, D. J. 2001. Mesquite establishment in arid grasslands: an experimental investigation of the role of kangaroo rats. *Journal of Arid Environments* 45: 1-8.
- Van Auken, O. W. 2000. Shrub invasions of north american semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 197-215.
- Van Auken, O. W. y Bush, J. K. 1997. Growth of *Prosopis glandulosa* in response to changes in aboveground and belowground interference. *Ecology* 78: 1222–1229.
- Van Rheede, V. O. K. y Van Rooyen, M. W. 1999. Dispersal biology of desert plants. Springer, Germany. 248 p.
- Vetaas, O. R. 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 337-344.
- Vilela, A. E. y Ravetta, D. A. 2000. The effect of radiation on seedling growth and physiology in four species of *Prosopis* L. (Mimosaceae). *Journal of Arid Environments* 44: 415-423.
- Villagra P. E. y Cavagnaro J.B. 2000. Effects of clayish and sandy soils on the growth of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* seedlings. *Ecología Austral* 10: 113-121.
- Villagra P. E. y Cavagnaro J.B. 2005. Effects of salinity on the establishment and early growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco* seedlings in two contrasting soils: Implications for their ecological success. *Austral Ecology* 30: 325–335.
- Villagra, P. E., Marone, L. y Cony, M. A. 2002. Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte desert, Argentina. *Austral Ecology* 27: 416- 421.

- Villanueva, J. 1993. Distribución actual y características ecológicas del mezquite (*Prosopis laevigata* Humb. & Bonpl. Johnst), en el estado de San Luis Potosí. INIFAP, Boletín divulgativo 74.
- Wang, B. C. y Smith, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 379-385.
- Wright, H. A., Bunting, S. C. y Neuenschwander, L. F. 1976. Effect of fire on honey mesquite. *Journal of Range Management* 29: 467-471.
- Zarco, M. P. (En Proceso). Dispersión de semillas por carnívoros en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias, UNAM. México, D.F.