



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLOGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DINAMICA DE COMUNIDADES DE PLANTAS ANUALES
EN UNA ZONA SEMIARIDA DEL TROPICO MEXICANO.
FACTORES QUE MODELAN LA ESTRUCTURA DE
ESTAS COMUNIDADES**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS**

**PRESENTA
SOMBRA PATRICIA RIVAS ARANCIBIA**

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

MEXICO, D. F.



SEPTIEMBRE, 2006

COORDINACIÓN



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.

RECONOCIMIENTOS

Hago mi más agradecido reconocimiento al programa de becas DGEP de la Universidad Nacional Autónoma de México sin cuyo apoyo no hubiera podido realizar estos estudios.

Al laboratorio de Ecología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa por el préstamo de equipo de laboratorio y de campo, la facilitación de camionetas, la disponibilidad de espacio para trabajar mis muestras y el apoyo académico de todos sus integrantes.

Al laboratorio de Ecología Fisiológica del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México, a cargo de la Doctora Alma Orozco, por la facilitación de espacio y equipo, sin el cual no hubiera podido realizar mis experimentos de laboratorio.

Un enorme agradecimiento para Alejandro Zavala por su gran humanismo, paciencia y sabiduría, porque además de dirigir mi trabajo con recomendaciones acertadas siempre estuvo presente y con la mejor disposición para resolver mis dudas, se tratasen o no sobre mi trabajo académico. Porque más que tutor fue guía y amigo.

Agradezco también al Dr. Carlos Montaña por su apoyo moral y por todo el tiempo que invirtió en mi a pesar de la distancia y de sus múltiples obligaciones.

A mi comité tutorial conformado por el Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, Dr. Carlos Montaña Carubelli y Dr. Jorge X. Velasco Hernández porque en conjunto me iniciaron en el camino de la investigación científica.

Quiero también darle las gracias a Mariana Rojas quien desinteresadamente me brindó sus conocimientos y su amistad desde el primer día que la conocí, desde entonces siempre ha sido generosa, cálida y solidaria llegando a transformarse en una gran amiga.

Agradezco especialmente a mi amigo Peter Miranda Pacheco, a Antonio Miranda y su esposa Lorenza, a don Manuel , a doña Genoveva, a Salo, a Efrén (q.e.p.d.), a Pablo y a toda la gente de Zapotitlán Salinas por su apoyo, hospitalidad y amistad, porque gracias a ellos mi trabajo en campo siempre ha sido estimulante y satisfactorio.

A mis amigos Monserrat Jiménez, Arlet Aguilar, Esther Sandoval, Adriana Cano, Enrique Portilla, Marco Aurelio Pérez, Pedro Luis Valverde, Fernando Vite, Miguel Ángel Armella, Armando Correa, Roberto Torres y Cecilia Jiménez, Beatriz Rendón, Amelia, Mari Carmen Herrera, Laurita, Margarita y Juanita, por ser parte de mi vida y hacerme sentir como en casa.

Y Finalmente

“Gracias a la vida, que me ha dado tanto”

Violeta Parra.

DEDICATORIA

A mi padre (q.e.p.d.) y a mi madre de quienes, a pesar de mis conflictos, soy el amoroso resultado.

A mis hermanos Selva y Nelson porque hemos compartido muchísimo más que un mismo origen.

A Luis Fernando porque amorosa e incondicionalmente siempre ha caminado a mi lado.

A mis hermanas postizas Rocío y Diana Olivares porque desde niñas hemos compartido una vida.

A Capella (q.e.p.d.) porque me enseñó que el amor profundo rompe las barreras de la especie.

*“De muchos soy, hay miles en mi
producto del contacto humano
también espejo soy de ti”*

EN UN BOSQUE DE CACTÁCEAS

*Con la luz del medio día y buscando al horizonte
me llena la lejanía de Tetechos en el monte*

*Murmullo de los insectos y el cantar de muchos sonos
se acallan los intelectos y la contemplación se impone*

*Se reflexiona la vida, la muerte se ve aceptable
y aquél camino de ida, y sin retorno, es deseable*

*El tiempo caprichoso viene y la conciencia dispersa flota
descubriendo con ello redes que interconectan las cosas*

*los personajes se mueven, remontando muchos mundos,
yo me muevo lentamente descubriendo lo profundo*

*En un bosque de cactáceas de pronto escribo estos versos
y aunque pequeña me sienta, casi abrazo el Universo.*

*Alguien me habló todos los días de mi vida
al oído, despacio, lentamente.
Me dijo: ¡vive, vive, vive!
Era la muerte*

Jaime Sabines

INDICE

RESUMEN -----	i
ABSTRACT-----	iii
INTRODUCCIÓN -----	1
CAPÍTULO I -----	27
CAPÍTULO II -----	69
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES -----	93
APÉNDICE -----	117

DINÁMICA DE COMUNIDADES DE PLANTAS ANUALES EN UNA ZONA SEMIÁRIDA DEL TRÓPICO MEXICANO. FACTORES QUE MODELAN LA ESTRUCTURA DE ESTAS COMUNIDADES (RESUMEN)

Existe poca información acerca de las comunidades de plantas anuales de los desiertos tropicales, ya que la mayoría de los estudios se ha hecho en desiertos que se encuentran en latitudes altas. Estos trabajos señalan que la temperatura y la precipitación son los factores abióticos más importantes en la conducta germinativa de las semillas y son fundamentales en la dinámica de éste tipo de comunidades. Aunque se menciona que el sustrato tiene un efecto indirecto en la estructuración y cambio espacio-temporal de las comunidades de anuales, existen pocos trabajos que tomen en cuenta la interacción de estos tres factores. La presente tesis está dividida en dos partes, la primera contempla el estudio de la comunidad de especies anuales en campo; mientras que la segunda explora la respuesta específica de las semillas a una combinación de tres factores ambientales en condiciones de laboratorio. Siendo éstas dos diferentes formas de abordar una pregunta general: ¿Qué características presentan las comunidades de plantas anuales en un desierto tropical, muy diverso en flora perenne, en cuanto a su diversidad, abundancia y respuesta a condiciones ambientales?

El Valle de Zapotitlán, en la Reserva de la Biósfera Tehuacan-Cuicatlán, provee las condiciones adecuadas para el estudio de una comunidad de plantas anuales con estas características, y fue así que se seleccionó esta área para llevar a cabo este estudio. Las dos hipótesis de este trabajo fueron las siguientes:

1.- Los patrones de variación temporal en la composición y abundancia, así como de dominancia y diversidad de las comunidades de plantas anuales, presentes en desiertos tropicales, dependen fundamentalmente de cambios temporales en el aporte de agua y temperatura.

2.- Si los factores ambientales de temperatura y precipitación no varían significativamente entre una localidad y otra, entonces el tipo de sustrato juega un papel importante en la germinación de las semillas de plantas anuales, y en combinación con la precipitación y la temperatura, determinarán la estructura y dinámica de la comunidad.

El objetivo general de esta tesis es conocer los efectos de factores ambientales como temperatura, precipitación y tipo de sustrato, en la dinámica de las comunidades de plantas anuales en un desierto tropical, cuya característica principal es una alta diversidad de plantas perennes. Con base en esto, se han planteado los siguientes objetivos particulares:

- iii) Describir patrones de variación temporal en la composición, abundancia y diversidad de las comunidades de plantas anuales en sitios permanentes de estudio ubicados en campo.
- iv) Determinar la respuesta en la germinación de semillas de especies selectas de plantas anuales, encontradas en los sitios permanentes de estudio, a variaciones en aporte de agua, temperatura y tipo de sustrato bajo condiciones controladas de laboratorio.

Para llevar a cabo el objetivo i) se seleccionaron tres sitios permanentes de estudio en el valle de Zapotitlán, Puebla. Se registró la abundancia de especies anuales y se llevó un registro de precipitación, temperatura y tipo de suelo, además de medir la altitud en cada sitio.

El número de especies de plantas anuales encontradas en los sitios de estudio resultó sorprendentemente bajo, a pesar de que esta zona se caracteriza por su riqueza de especies perennes. Los resultados indican que las plantas anuales presentaron importantes diferencias en sus requerimientos de precipitación y temperatura. Las especies que germinaron con poca precipitación y temperaturas altas suelen ser las primeras anuales en germinar al inicio de la estación lluviosa, y aquéllas con requerimientos de mayor humedad y baja temperatura aparecen tardíamente en la época húmeda. La diversidad alfa de los tres sitios ha sido consistente durante cinco años, donde uno de los sitios siempre resultó ser el más diverso. Los resultados no fueron concluyentes acerca de la relación entre especies de anuales con áreas sombreadas o abiertas. Como las diferencias de precipitación y temperatura entre sitios no fueron significativas, las variaciones de abundancia y diversidad podrían estar relacionadas con las características del sustrato.

Para cumplir el objetivo ii) se diseñó un experimento factorial de tres por tres por tres factores, combinando tres niveles de precipitación (80, 40 y 20 mm), temperatura (30°, 25° y 20° C) y tres sustratos (provenientes de los sitios de estudio). Se seleccionaron seis especies de plantas anuales encontradas en el Valle de Zapotitlán, que presentaron diferente distribución espacio-temporal entre los sitios. Adicionalmente, se midió la capacidad de campo y algunas características del sustrato, así como la germinabilidad de las semillas. Los resultados mostraron que cuatro especies respondieron a la interacción entre sustrato y los otros factores y las otras dos especies no mostraron que el sustrato tuviera un efecto significativo en la germinación. Por lo tanto las diferencias de distribución espacio-temporal de las plantas anuales del valle de Zapotitlán, dependen del efecto combinado de estos tres factores y no solamente del sustrato, mostrando diferencias específicas en sus requerimientos de agua, temperatura y sustrato.

Los dos enfoques, el trabajo de campo y de laboratorio, arrojaron resultados que se encuentran coherentemente relacionados y que son complementarios uno del otro. Los datos de abundancias de acuerdo a las temperaturas y precipitaciones registradas, la diversidad, el Análisis Canónico de Correspondencia y el análisis experimental sobre el efecto del riego y la temperatura en seis especies, mostraron que los tres factores juegan un papel importante en la dinámica de estas comunidades. La especificidad en cuanto a requerimientos ambientales que mostró cada especie permitió explicar tanto el orden de aparición de las mismas durante la estación lluviosa y hasta cierto punto la presencia o ausencia en determinados sitios o años. Por lo tanto la variación espacio-temporal de estos tres factores es la que determina, en mayor medida, la composición, abundancia y dinámica de las comunidades de plantas anuales del Valle de Zapotitlán.

**DYNAMICS OF ANNUAL PLANT COMMUNITIES IN A SEMI-ARID
REGION OF THE MEXICAN TROPIC. FACTORS MODELLING STRUCTURE OF
THESE COMMUNITIES.
(ABSTRACT)**

There is very few information on annual plant communities in tropical deserts. Most of the studies have been carried out in high-latitude deserts. These studies point out temperature and rainfall as the most important factors influencing seeds germination and overall dynamics of these communities. Despite substrate is acknowledged to affect, indirectly, structure and spatial-temporal patterns of annual communities, there are quite few Works considering interactions among these three factors. This dissertation comprises two parts: the first approaches a field study of annual plant communities. The second part explores specific responses of seeds to combinations of three environmental factors under laboratory conditions. The general question is: What are the diversity and abundance characteristics of annual plant communities responding to changing environmental conditions in a tropical desert with high diversity of perennial plants?

This research was carried out in the Zapotitlán valley, located in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve. Two hypotheses are approached here:

1.- Temporal patterns of annual plant communities composition and abundance, as well as dominance and diversity in tropical deserts depend fundamentally on temporal changes in water and temperature inputs.

2.- If temperature and rainfall do are nor significantly different between localities, then substrate type World play an important role in seed germination of annual plants. Therefore, this factor, in combination with temperature and rainfall would determine spatial and temporal structure of annual communities.

The general objective of this dissertation is to acknowledge effects of environmental factors as temperature rainfall, and substrate type on desert plant communities in a tropical desert, characterized by a high diversity of perennial plants. Particular objectives follow:

- i) To describe temporal patterns on composition, abundance, dominance and diversity of annual plant communities in permanent sites in the field.
- ii) To estimate germination responses of selected annual plants species from the permanent sites to variations in water inputs, temperature, and substrate type under laboratory conditions.

Three permanent sites were selected in the Zapotitlán valley, Puebla. Temporal changes of abundance of annual species, as well as temperature, rainfall, and substrate type were recorded for each permanent site.

Richness of annual plant species was surprisingly low, despite this region is characterized by high perennial plant species richness. Results suggest that annual plant species have different water and temperature requirements for seed germination. Species germinating under low water and high temperature are the first to appear at the beginning of the rainy season. Those with higher water and lower temperature requirements are found during the late rainy season. Alpha diversity was almost constant along five years. There were no concluding results on the relationship among annual species in open and shaded plots. As differences among

sites in rainfall and temperature were not significant, abundance and diversity changes could be related to substrate differences among sites.

A 3x3x3 factorial experiment was designed, combining three rainfall levels (80, 40 y 20 mm), temperature (30°, 25° y 20° C) and three substrate types (soil from the three study sites). Six annual plant species showing differences in their spatial-temporal patterns among the study sites were selected. Results showed that four species responded to the interaction between substrate and other factors. The other two species did not show any significant effect of substrate type on germination. Therefore, differences on spatial-temporal distribution of the studied species depend on the combined effect of the three studied factors and not only of substrate type. They showed specific differences in their water, temperature and substrate requirements.

Field and laboratory approaches provided complementary and coherently related results. Abundance data related to temperature and rainfall, diversity, the canonical correspondence analysis and the experimental analysis on six species showed that the three factors altogether are important in these communities' dynamics. The environmental requirements specificity showed by each species provided an explanation of the establishment order and, to a certain point, the presence or absence in particular sites or years. It can be said that the spatial-temporal variation of the environmental factors studied greatly determines composition, abundance and dynamics of annual plant communities in the Zapotitlán valley.

INTRODUCCIÓN

Las plantas anuales o efímeras se denominan así debido a que su ciclo de vida es completado en un año, pereciendo cuando sus semillas han madurado. Por lo tanto definiremos como plantas anuales a aquéllas que tienen como única estructura perenne a sus semillas. La reproducción de las plantas anuales es sexual ocurriendo una sola vez (semelparidad) dentro del mismo año en que comienza el crecimiento vegetativo. Así, las fases vegetativa y reproductiva de un genoma persisten juntas por menos de un año o ciclo de estaciones. Esta característica trae como consecuencia que el reemplazo de individuos entre generaciones sea únicamente a través de las semillas, mismas que también les permiten evadir la sequía (Bazzaz y Morse, 1991).

La distribución filogenética de las plantas anuales está limitada al grupo de las angiospermas, ya que no se han registrado anuales entre las gimnospermas y se encuentran totalmente ausentes entre las pteridofitas (Klekowski, 1967; Cousens, 1988). Su surgimiento es relativamente tardío en la historia evolutiva de las plantas terrestres (Niklas *et al.*, 1985), originándose a partir de familias evolutivamente avanzadas de plantas perennes. Las características reproductivas y la historia de vida anual no son compartidas con las plantas bianuales, hierbas perennes, arbustos o árboles (Bazzaz y Morse, 1991). También poseen características peculiares como un bajo número cromosómico y una alta frecuencia de autogamia (Grant, 1975).

La flora anual juega un papel importante en las comunidades desérticas, sus semillas son un substancial aporte de recursos para la fauna (principalmente hormigas y roedores); además, en su rápido crecimiento durante la estación lluviosa, compiten con las plantas perennes por agua, polinizadores y nutrientes. El establecimiento y desarrollo de las plantas anuales está fuertemente afectado por una gran variación estacional y anual de la precipitación, y por variaciones extremas de temperatura que, en conjunto, determinan condiciones de sequía que se consideran como la principal fuerza selectiva que ha favorecido el hábito anual en estas especies (Bazzaz y Morse, 1991).

Las semillas de este tipo de plantas permanecen en el suelo, formando parte del banco de semillas, potencialmente durante un largo periodo. El estado de latencia que presentan (mecanismo adaptativo de crecimiento suspendido, reducción metabólica e interrupción del estado de homeostasis; Jamali, 1990) les permite permanecer viables durante muchos años y únicamente germinan cuando se produce una combinación específica de temperatura, precipitación y sustrato. Los estudios en especies anuales del desierto han mostrado que sus semillas tienen una latencia controlada por la temperatura y la humedad, que permite la germinación en la estación apropiada (Went, 1942; Juhren *et al.*, 1956; Koller, 1959; Cohen, 1966; MacArthur, 1972; Karssen, 1982; Freas y Kemp, 1983; Bowers, 1987; Vidiella y Armesto, 1989; Simpson, 1990; Vleeshouwer y Bouwmeester, 1993; Vleeshouwers *et al.*, 1995) y optimiza la distribución de la germinación en el tiempo (Venable and Brown, 1988). En función de sus requerimientos hídricos se han identificado dos grupos de plantas efímeras: uno constituido por anuales

cosmopolitas que responden a baja precipitación (aproximadamente 10 mm) y otro constituido por especies más restringidas, muchas endémicas de la región en estudio, que requieren mayor precipitación (>40 mm) para su germinación y establecimiento (Vidiella y Armesto, 1989).

La variación de la precipitación año con año puede tener una gran influencia en la germinación, supervivencia y reproducción de las anuales del desierto, pudiendo cambiar la composición tanto de las especies ya establecidas como las que componen el banco de semillas (Brown and Venable, 1986; Pake y Venable, 1995, 1996; Smith, 1997). Así las semillas de las anuales, además de ser su única forma de dispersión y acceso a nuevas regiones, son el medio de diferenciación genética y evolutiva de estas especies que conforman comunidades en constante cambio (Kemp, 1989, Venable and Lawlor, 1980).

A pesar de que las plantas anuales evitan la sequía a través de sus semillas, éstas también se encuentran sometidas a presiones de selección natural. La mortalidad pre-reproductiva puede ser atribuida a muchos factores como competencia por luz y nutrientes, sequía, agentes patógenos, bajas temperaturas, herbivoría, granivoría, toxinas o agentes inhibidores, etc. Sin embargo, estas plantas presentan otras características que les permiten adaptarse a condiciones ambientales altamente variables e impredecibles: son todas plantas herbáceas con una alta capacidad fotosintética e índices muy altos de crecimiento relativo, y la proporción de asimilación neta asignada a la reproducción se encuentra entre un 15% a un 40%, comparado con un 1% a 20% para las plantas perennes (Bazzaz y Morse, 1991). Así, el acelerado ciclo reproductivo de las plantas anuales implica

que: (i) como la edad reproductiva se ha desplazado a etapas más tempranas del desarrollo, los índices de natalidad aumentan por lo que la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) de una población se incrementa (Cole, 1954); y (ii) existe una correlación negativa (trade-off o disyuntiva) entre la esperanza de vida futura y la fecundidad en curso, lo cual implica que los individuos aumentan la asignación de energía para la fecundidad en decremento de su supervivencia (Schaffer, 1974; Bazzaz y Morse, 1991).

Estas estrategias (que se manifiestan en la flexibilidad para la asignación y distribución de la energía en la planta) les proporcionan cierta sensibilidad a la distribución heterogénea de los recursos y gran capacidad para adaptarse a la variación de los mismos, produciéndose cambios en el desarrollo de acuerdo a los cambios en el ambiente (Bazzaz y Morse, 1991). Esto a su vez, permite balancear los recursos para un máximo crecimiento en muy poco tiempo y una floración precoz (Smith *et al.*, 1997).

Dos tipos de anuales han sido reportados en la literatura: anuales de verano y anuales de invierno, dependiendo de su respuesta germinativa a la estación lluviosa y a la temperatura. Por lo que existe una relación evidente entre la naturaleza fisiológica y ecológica de las anuales y la distribución estacional de la precipitación (Smith, *et al.*, 1997). Además, utilizan dos diferentes rutas para la fotosíntesis, dependiendo de si son anuales de verano o invierno; entre las de invierno predomina la ruta fotosintética C_3 y las de verano tienden a usar la ruta C_4 , lo cual provee a la planta de una gran ventaja en cuanto a una alta actividad

fotosintética, eficiencia en el uso del agua y la posibilidad de altos índices de crecimiento (Smith *et al.* 1997).

Por otro lado, las semillas de plantas anuales pueden ser visualizadas como paquetes de calorías y proteínas disponibles para la fauna del desierto (Polis, 1991). Los granívoros tienen un impacto significativo en el banco de semillas del desierto, ya que consumen hasta un 70-95% de las semillas de algunas especies en algunas localidades (Kemp, 1989). Experimentos que manipulan los niveles de granivoría han revelado que principalmente las hormigas y los roedores afectan de manera importante la densidad de semillas del suelo (Kotler, 1984; Price, Waser y Bass, 1984; Kemp, 1989), y por tanto, la densidad de plantas (Inouye *et al.*, 1980; Davidson *et al.*, 1985). Además, los granívoros suelen ser selectivos sobre las semillas de anuales que consumen (Inouye *et al.*, 1980; Inouye, 1982; Davidson *et al.*, 1985; Brown *et al.*, 1986). Particularmente las hormigas pueden tener efectos directos (consumo) o indirectos (en la distribución) sobre estas plantas (no todas las semillas son consumidas, muchas son almacenadas en pilas de desperdicios y materia orgánica de los hormigueros, así germinan y crecen con abundantes nutrientes) (Golley y Gentry 1964; Wight y Nichols 1966; Rissing, 1986). Por otro lado, se ha reportado que las semillas son consumidas preferentemente cuando han madurado y todavía no caen al suelo, mientras que las que se encuentran en el banco de semillas experimentan una menor depredación (Price y Joyner, 1997).

Durante la germinación, las anuales interactúan con las plantas perennes aprovechando espacio, nutrimentos, agua, polinizadores, etc. y debido a la competencia, puede haber inhibición de la germinación a altas densidades de semillas (Juhren *et al.*, 1956; Inouye, 1980; Inouye *et al.*, 1980; Polis, 1991; Goldberg y Estabrook, 1998; Guo *et al.*, 1998). La competencia entre floras estacionales también puede ser común, ya que las anuales de invierno pueden inhibir el surgimiento de las anuales de verano (Shimshi, 1971; Grime, 1973; Davidson *et al.*, 1985; Goldberg y Fleetwood, 1987; Polis, 1991). La flora estacional puede influenciarse una a otra mediante la incorporación de nutrientes en las semillas, reduciendo los nutrimentos disponibles para la siguiente estación. Y por último aunque no ha sido claramente demostrado, las diferencias en los índices iniciales de crecimiento, probablemente se traduzcan en mayor habilidad competitiva con otras especies (Polis, 1991).

Sin embargo, las relaciones competitivas entre las anuales se encuentran fuertemente influidas por las variaciones climáticas, ya que los patrones de temperatura y precipitación que favorecen a una especie no tienen la misma probabilidad de ser repetidos en años sucesivos. Esto afecta el balance competitivo dentro de la comunidad de anuales, permitiendo que un gran número de especies puedan coexistir (Polis, 1991). Por otro lado, la competencia también tiene una estrecha relación con la granivoría, factor que determinará qué especies y en qué grado competirán en cada ciclo determinado (Samson *et al.*, 1992). Así, la habilidad competitiva de las anuales parece deberse más a la adaptación a variaciones en las características del suelo y otras variables ambientales que a una condición intrínseca de la planta dirigida a la competencia (Reynolds *et al.*, 1997).

La heterogeneidad del suelo es otro factor que entra en juego con la competencia, donde la humedad, el nitrógeno microbiano, la cantidad de carbono, la profundidad del suelo y disponibilidad de nitratos, entre otros, influyen en el crecimiento de especies diferentes en distintos “parches” de suelo. Esto sugiere que la heterogeneidad del suelo podría contribuir a la coexistencia de especies, aún cuando pudiesen competir por los mismos recursos (Reynolds *et al.*, 1997).

Comunidades de plantas anuales

Dentro de una comunidad, las plantas anuales ocurren en un amplio espectro de ambientes, ya que son especies que pueden abarcar una amplia gama de condiciones. Se han encontrado anuales desde desiertos extremos hasta bosques deciduos, mismos que incluyen sistemas altamente perturbados y modificados (campos agrícolas, sitios industriales, comunidades de transición o en sucesión), los cuales sin importar el tipo de ambiente, tienen un alto grado de variabilidad ambiental. Mientras que los recursos varían grandemente de estación a estación, y de comunidad a comunidad, las plantas anuales en esos sistemas se consideran especies oportunistas.

Así, la persistencia de las plantas anuales está regulada por la variación temporal y espacial de condiciones ambientales, de la disponibilidad de recursos y por la latencia de sus semillas, y la coexistencia de plantas anuales con perennes también está modulada por estos factores. Además, los tiempos cortos de vida de las generaciones y la plasticidad de los individuos durante la ontogenia han sido

características que han y seguirán guiando el curso evolutivo de este peculiar grupo, modelando de manera acelerada también, y como consecuencia, las poblaciones y comunidades en donde éstas se encuentren presentes.

Por otro lado, los patrones de diversidad de las anuales sugieren que el número de taxa en una comunidad está relacionado con la severidad de la competencia entre todas las especies que la conforman. Así, dentro de comunidades productivas, la diversidad de especies anuales es relativamente baja. Solo unos cuantos taxa pueden colonizar los pocos microhabitats repetidamente perturbados o en estados sucesionales tempranos que pudieran existir dentro de estas comunidades. Por otro lado, comunidades con características de baja productividad tienen, en contraste, una notable diversidad de anuales (Went, 1949; Koller, 1972; Whittaker, 1975; Bazzaz y Morse, 1991). La composición florística, la abundancia y la riqueza de especies de una comunidad son factores preponderantes que limitarán la integración de especies nuevas a dicha comunidad como fue señalado en los estudios hechos por Tilman (1997) en comunidades de pastos de un ecosistema de Savana.

Lo anterior no ha sido corroborado por estudios en campo, ya que la mayoría de los estudios de comunidades de anuales se han llevado a cabo en desiertos que se encuentran en altas latitudes donde la diversidad de plantas anuales ha resultado alta. Hay pocos estudios en comunidades tropicales desérticas (Montaña y Valiente-Banuet, 1998), con características de alta diversidad en cuanto a la flora perenne.

Esta tesis está dividida en dos partes, como dos diferentes formas de abordar una pregunta general: ¿Qué características en cuanto a diversidad y

abundancia presentan las comunidades de plantas anuales en un desierto tropical con alta diversidad en cuanto a flora perenne? Y ¿qué factores ambientales son preponderantes para la germinación de las especies que conforman estas comunidades? El valle de Zapotitlán, en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, provee las condiciones adecuadas para el estudio de una comunidad de plantas anuales con estas características, y fue así que se seleccionó esta área para llevar a cabo este estudio. La primera parte contempla el estudio de la comunidad en campo, mientras que la segunda explora la respuesta específica de las semillas a una combinación de tres factores ambientales en condiciones de laboratorio.

HIPÓTESIS

1.- Los patrones de variación temporal en la composición, abundancia y diversidad de las comunidades de plantas anuales, presentes en desiertos tropicales, dependen fundamentalmente de cambios temporales en la temperatura y en el aporte de agua.

2.- Si los factores ambientales de temperatura y precipitación no varían significativamente entre una localidad y otra, entonces el tipo de sustrato afecta de manera importante la germinación de las semillas de plantas anuales, y en combinación con la precipitación y la temperatura, determinarán la estructura y dinámica de la comunidad.

OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis es conocer cómo afectan tres de los principales factores ambientales (precipitación, temperatura y sustrato) a la dinámica de las comunidades de plantas anuales en un desierto tropical cuya característica principal es una alta diversidad de plantas perennes. Con base en esto, se han planteado los siguientes objetivos particulares:

- i) Describir patrones de variación temporal en la composición, abundancia y diversidad de las comunidades de plantas anuales, en sitios permanentes de estudio, ubicados en campo.

- ii) Determinar la respuesta en la germinación de semillas de especies selectas de plantas anuales, encontradas en los sitios permanentes de estudio, a variaciones en aporte de agua, temperatura y tipo de sustrato bajo condiciones controladas de laboratorio.

En el capítulo I se presentan los resultados obtenidos en tres sitios permanentes de estudio, ubicados en zonas que presentan claras diferencias en la estructura de la comunidad de plantas perennes. En estos sitios se llevó un registro, durante un periodo de 5 años, tanto de las especies anuales como de las condiciones ambientales (precipitación y temperatura).

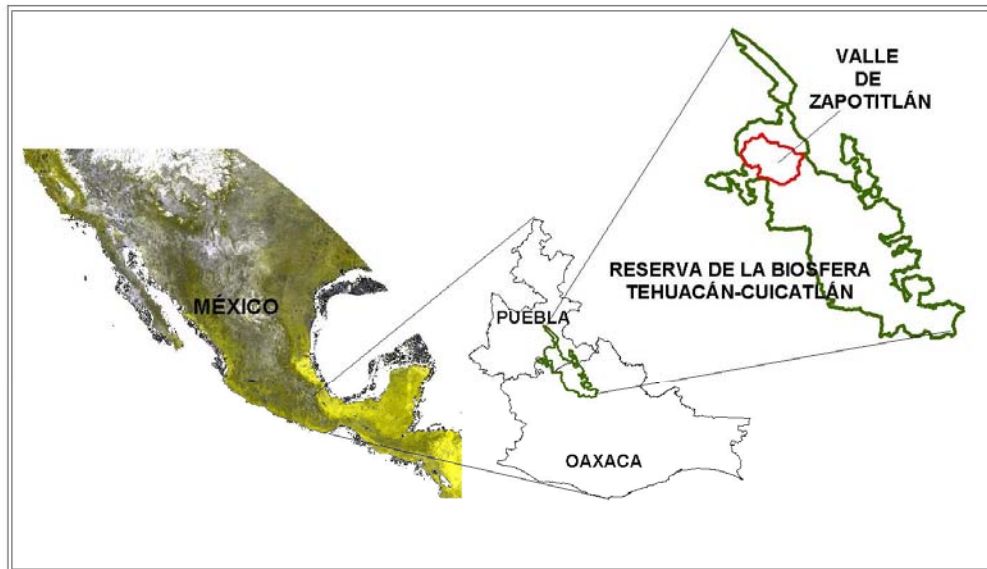
En el manuscrito presentado en el capítulo II, se presentan los resultados en la germinación de semillas de seis especies de plantas anuales, las cuales fueron sometidas a una combinación de tres niveles de temperatura, precipitación y tres diferentes sustratos, bajo condiciones controladas de laboratorio. Se determinaron tanto porcentajes como velocidades en la germinación de las semillas para estimar la respuesta germinativa a los factores ambientales seleccionados.

AREA DE ESTUDIO

La Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán se localiza en la región del mismo nombre localizada entre los 17°20' y 18°53' de Latitud Norte y los 96°55' y 97°44' de Longitud Oeste (**Figura 1**). Está constituida por 51 municipios, 20 de los cuales pertenecen al estado de Puebla y 31 al estado de Oaxaca, cubriendo una superficie de aproximadamente 5,000 km² (Zavala-Hurtado *et al.*, 1999).

En el extremo suroeste de la parte poblana de la región de Tehuacán-Cuicatlán (valle de Tehuacán) se encuentra el valle de Zapotitlán (**Figura 1 y 2**), una sub-cuenca del Papaloapan localizada entre los 18° 20' de latitud Norte y 97°28' de longitud Oeste, con una altitud que va desde los 1500 a los 2500 m s.n.m. Es una zona peculiar entre otras cosas, porque su flora presenta un 29% de especies endémicas (Smith, 1965). La aridez de esta zona es consecuencia de la sombra orográfica producida por la Sierra Madre Oriental que detiene los vientos húmedos provenientes del Golfo de México (Zavala- Hurtado, 1982).

Figura 1. Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán en la Republica mexicana y Valle de Zapotitlán (cortesía de Esther Sandoval Palacios, 2006).



Este valle es una importante muestra de los ecosistemas áridos del centro de México y cuenta, además, con grandes yacimientos fosilíferos principalmente del Cretácico Medio (Zavala- Hurtado, 1982).

El clima es clasificado como una zona semiárida, con 400-500 mm de precipitación anual (García, 1973) . Sin embargo Montaña y Valiente-Banuet (1998) encontraron un gradiente altitudinal que determina un incremento de 298.12 mm de precipitación y una disminución de 7.38° C para un desnivel de 1000 m de altitud.

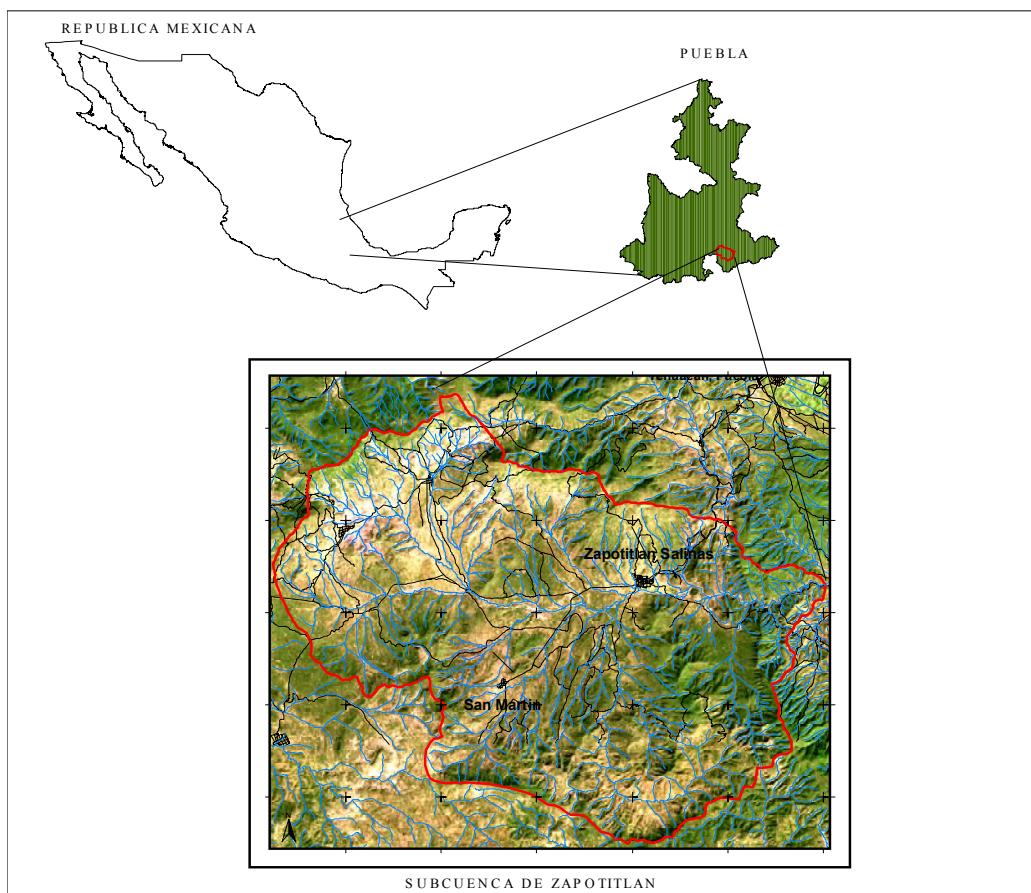


Figura 2. Ubicación del Valle de Zapotitlán en la República mexicana (cortesía de Esther Sandoval Palacios, 2006).

Las áreas que se encuentran por arriba de los 2000 m pueden recibir más de 600 mm al año. La distribución de la precipitación a lo largo del año muestra un

régimen de lluvias de verano, con dos puntos máximos separados por un periodo de sequía intra-estival.

La reserva de la Biosfera fue dividida, por su temperatura media anual en 4 zonas térmicas: La zona cálida con altitudes de hasta 1200 m s.n.m.; la zona semicálida con temperatura media anual entre 18° y 22° C, de altitud comprendida entre 1200 y 1800 m s.n.m. Zona en la cual se ubica nuestra área de estudio: el Valle de Zapotitlán. Y las zonas templada y semifrías con altitudes comprendidas entre 1800 y 2600 m s.n.m. y por arriba de los 2600 m respectivamente (Zavala-Hurtado *et al*, 1999). De acuerdo a la distribución de la precipitación durante el año para el Valle de Zapotitlán, Zavala-Hurtado (1982) reportó que el mes de diciembre es el más seco, y Junio es el mes más húmedo.

Los suelos son someros y pedregosos, y van desde cambisoles cálcicos a xerosoles cálcicos o litosoles (Zavala-Hurtado, 1982).

La vegetación predominante de esta zona es el matorral xerófilo (Rzedowski, 1978) en donde las cactáceas columnares constituyen el elemento fisionómico más importante (Valiente-Banuet, *et al.*, 1997).

Estudios sobre plantas anuales en los desiertos del mundo

Las plantas anuales constituyen aproximadamente el 10% de la flora del mundo (Raunkiaer, 1934) y constituyen el 40% o más de la flora de los desiertos (Kemp, 1989). Los primeros estudios con plantas anuales del desierto fueron hechos por Went en 1942, y se enfocaban principalmente en analizar la dependencia entre ciertas plantas anuales y algunos matorrales que crecen en el

desierto del Sureste de California. Went encontró tres tipos de anuales en su estudio: i) las que únicamente se encontraron creciendo cerca de arbustos o matorrales ii) las que pueden crecer de igual forma cerca de los arbustos o en campo abierto y iii) las que muestran una clara declinación de su vigor cuando se encuentran creciendo cercanas a un arbusto. Esta diferenciación fue atribuida principalmente a que las plantas anuales diferían en cuanto a sus requerimientos ambientales, por lo que diferencias microclimáticas influían en su establecimiento.

Posteriores estudios con plantas anuales en los desiertos de Norte y Sud América se enfocaron en determinar cuáles eran los principales factores ambientales que regulaban la germinación de las semillas (Koller, 1959; Cohen, 1966; Karssen, 1982; Freas y Kemp, 1983; Bowers, 1987; Chesson y Huntly, 1988; Vidiela y Armesto, 1989; Simpson, 1990; Polis, 1991; Vleeshouwer y Bouwmeester, 1993; Vleeshouwers *et al.*, 1995) encontrando que los mecanismos que controlan la quiescencia, de estas plantas, están regulados por el agua y la temperatura; donde cada especie anual tiene un intervalo particular de precipitación y temperatura, en el cual sus semillas rompen la quiescencia y germinan. Como la germinación ocurre durante la estación lluviosa, ésta puede ocurrir en verano o invierno, según la localidad (Juhrent *et al.*, 1956; Karssen, 1982; Kemp, 1989). Así entonces, los estudios de Smith, *et al.* (1997) en desiertos de Norteamérica reportaron dos tipos de anuales: de verano y de invierno, dependiendo de su respuesta germinativa a la estación lluviosa y a la temperatura. Por otro lado, de acuerdo a sus requerimientos hídricos Vidiella y Armesto (1989) identificaron dos grupos de plantas efímeras: uno constituido por anuales cosmopolitas que respondieron a baja precipitación (aproximadamente 10 mm) y otro constituido por especies más restringidas, muchas

endémicas del desierto Chileno, que requieren mayor precipitación (>40 mm) para su germinación y establecimiento.

Por otro lado, numerosas investigaciones se han enfocado en las plantas anuales del desierto, abarcando diversos aspectos como dispersión (Golley y Gentry 1964; Wight y Nichols, 1966; Shimshi, 1971; Stamp y Lucas, 1983; Kotler, 1984; Price, Waser y Bass, 1984; Rissing, 1986; Rodgerson, 1998), granivoría (Inouye, Byers y Brown, 1980; Inouye, 1982; Davidson *et al.*, 1985; Brown *et al.*, 1986; Samson *et al.*, 1992; Price y Joyner, 1997), competencia (Inouye *et al.*, 1980; Inouye, 1982; Polis, 1991; Goldberg y Estabrook, 1998; Guo *et al.*, 1998), sobre sus historias de vida, así como estudios poblacionales y de comunidades (Brown y Venable, 1986; Keddy y Shipley, 1989; Bazzaz y Morse, 1991; Smith *et al.*, 1997; Tilman, 1997; Gough y Grace, 1998; Wisser *et al.*, 1998),

Las plantas anuales son importantes colonizadoras de habitats perturbados naturalmente o por intervención humana, pudiendo modificar permanentemente las comunidades de plantas (como es el caso de los pastizales de California; Evans y Young, 1989). Debido a su corto ciclo de vida, las anuales tanto cultivadas como silvestres pueden proveer un buen sistema experimental para evaluar el impacto que tiene el estrés ambiental en los individuos, a través de su ontogenia, sobre aspectos como su germinación, reproducción y el potencial evolutivo frente a nuevas condiciones de estrés, cambios en el tamaño de las poblaciones así como variaciones de la estructura de las comunidades en el tiempo (Bazzaz y Morse, 1991).

Las plantas anuales se encuentran muy bien estudiadas en los desiertos de Norte y Sud-américa, sin embargo los trabajos con las anuales de los desiertos tropicales son muy escasos y solo se limitan a listados florísticos de las mismas.

Estudios florísticos en el Valle de Zapotitlán

Los primeros estudios realizados en el valle de Tehuacán fueron descripciones de la flora con énfasis en las cactáceas. Posteriormente Smith (1965) habla por primera vez de los tipos de vegetación dentro del valle desde el punto de vista fitogeográfico. En 1981 González Medrano y Chiang (citados por Zavala-Hurtado, 1982) realizaron estudios sinecológicos de la vegetación y publicaron una monografía de dicha flora. Mientras que los estudios de Gentry (1982) se enfocaron en aspectos taxonómicos y de vegetación.

Por otro lado Zavala- Hurtado (1982), realiza un estudio ecológico en el valle de Zapotitlán donde, a través de una clasificación numérica de la vegetación, reconoce cuatro unidades fisonómicas definidas con base en las especies más conspicuas. Dichas unidades son: (1) Matorral espinoso, (2) Tetechera, (3) Cardonal y (4) Isotal. En cada una se describen los géneros y/o especies que componen dicha unidad y las condiciones edáficas que las caracterizan.

Jaramillo y Gonzalez-Medrano (1983) a través de un estudio similar definieron también 6 unidades de vegetación arbórea para el valle de Tehuacán-Cuicatlán. Mientras que Bretón y Andrade, en 1992, realizaron un análisis de la distribución y abundancia de las cactáceas de la región de Zapotitlán. Un año

después, Dávila, *et al.* (1993), efectuaron estudios de la flora de Tehuacan-Cuicatlán, realizando un inventario florístico de la misma.

En 1998, Montaña y Valiente publican, también, una investigación acerca de la diversidad florística y de formas de vida a lo largo de un gradiente altitudinal, así como la relación de estas formas de vida con factores ambientales como clima y edafología, que a su vez también se modifican a través de dicho gradiente.

Aunque numerosos estudios florísticos se han realizado en este valle, ninguno de ellos ha contemplado el papel que juegan las plantas anuales dentro de este ecosistema, por lo que una evaluación de la comunidad de efímeras, en cuanto a la estructura y dinámica, tanto espacial como temporal, proporciona valiosa información, que puede integrarse como un eslabón más en la comprensión de tan peculiar ecosistema. El tipo de anuales que crece en el valle de Zapotitlán son anuales de verano, debido a que la distribución de la precipitación a lo largo del año, muestra un régimen de lluvias de verano (Zavala-Hurtado *et al.*, 1999); y se sugiere (datos sin publicar, Zavala- Hurtado) que los principales consumidores de semillas de anuales, en esta zona son las hormigas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bazzaz, F. A. y Morse, S. R. 1991. Annual plants: potential responses to multiple stresses" *in* " Response of Plants to Multiple Stresses. (Harold A. Mooney, William E. Winner, Eva J. Pell., eds). Academic Press Inc. USA. 283-305.
- Bowers, M. A. 1987, Precipitation and the relative abundances of desert winter annuals: a 6-years study in the northern Mohave Desert. *Journal of Arid Environments*. 12: 141-149.
- Bretón, G. S. L. y Andrade, J. M. 1992. Análisis de la distribución y abundancia de las cactáceas de la región de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. Córdoba Veracruz. México. 62 pp.
- Brown, J. H., Davidson, D. W., Munger, J. C. e Inouye. R. S. 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. J. Diamond y T.J. Case (eds.), *Community Ecology*. New York: Harper and Row.
- Brown, J. S. y Venable, D. L. 1986. Evolutionary ecology of seed-bank annuals in temporally varying environment. *American Naturalist*. 127: 31-47.
- Chesson, P. y Huntly, N. 1988. Community consequences of life-history traits in a variable environment. *Annales Zoologici Fennici*. 25: 5-16.
- Cohen, J. E. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*. 12: 119- 129.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.* 29: 103-137.

- Cousens, M. I. 1988. Reproductive strategies of pteridophytes. *In* Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies (J.Lovett Doust y L. Lovett Doust, eds). Oxford Univ. Press, New York . 307-328.
- Davidson, D. W., Samson, D. A. y Inouye, R. S. 1985. Granivory in the Chihuahuan desert: interaction within and between trophic levels. *Ecology*. 66: 486-502.
- Dávila, A. P., Villaseñor, R. J. L. , Medina, L. R., Ramírez, R. A., Salinas, T.A., Sánchez-Ken, J. Y Tenorio, L. P. 1993. Flora del Valle de Tehuacán Cuicatlán. Listados florísticos de México X Instituto de Biol.. Universidad Nacional Autónoma de México,. México D.F.195 pp.
- Evans, R. A. y Young, J. A. 1989. Characterization and analysis of abiotic factors and their influences on vegetation, in: Huenneke, L.F, Mooney, H.A. (Eds.), *Grassland Structure and Function: California annual grassland*. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht. 13-28.
- Freas, K. E. y Kemp, P. R. 1983, Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *Journal of Ecology*. 71: 211-217.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la república mexicana). UNAM. México.
- Gentry, H. S. 1982. *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press, Tucson.

- Goldberg, D. E. y Fleetwood, L. 1987. Competitive effect and response in four annual plants. *Journal of Ecology*. 75: 1131-1143.
- Goldberg, D. E y Estabrook, G. F. 1998. Separating the effects of number of individuals sampled and competition on species diversity: an experimental and analytic approach. *Journal of Ecology*. 86(6): 983-988.
- Golley, F. B. y Gentry, J. B. 1964. Bioenergetics of the Southern harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Ecology* 45: 217-225.
- Gough, L. y Grace, J.B. 1998. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. *Ecology*. 79: 1586-1594.
- Grant, V. 1975. Genetics of flowering plants. Columbia Univ. Press. New York.
- Grime, J.P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*. 1: 151-167.
- Guo, Q., Brown, J. H. y Enquist, B. J. 1998. Using constraint lines to characterize plant performance. *Oikos*. 83: 237-245.
- Inouye, R. S., Byres, G. S. y Brown, J. H. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology*. 61: 1344-1351.
- Inouye, R.S. 1980. Density-dependent germination response by seeds of desert annuals. *Oecología*. 46: 235-238.
- Inouye, R. S. 1982. Population biology of desert annuals plant. Ph.D dissertation. University of Arizona. Tucson.
- Jamali, T. I. K. 1990. Temperature regulating germination mechanism in *Indigofera hochstetteri*. Baker in a semi-arid region and its survival value. *Environmental Education and Information. A Quarterly International Journal*.

- University of Salford in association with The Tidy Britain Group. Vol 9. 3: 131-140.
- Jaramillo, L. V. y González-Medrano, F. 1983. Análisis de la vegetación arbórea de la provincia florística de Tehuacan-Cuicatlán. Bol. Soc. Bot. México. 45: 49 - 64.
- Juhren, M., Went, F. W. y Philipps, E. 1956. Ecology of desert plants. IV Combined Field and Laboratory Works on germination of Annuals in the Joshua Tree National Monument, California. Ecology. 37: 318-330.
- Karssen, C. M. 1982 Seasonal patterns of dormancy in weed seeds, *in* 'The Physiology and Biochemistry of Seed Development, Dormancy and Germination'(ed. A.A. Khan). Elsevier Biomedical Press. Amsterdam., 243-270.
- Keddy, P. A. y Shipley, B. 1989. Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. Oikos. 54 : 234-241.
- Kemp, P. R. 1989. Seed banks and vegetation processes in deserts, *in* Ecology of Soil Seed Bank (Mary Alessio Leck, V.Thomas Parker, Rober L. Simpson, eds). Academic Press Inc. USA. 257-281 pp.
- Klekowski, E. J. 1967. Observations of pteridophyte life cycles: relative lengths under cultural conditions. *Am. Fern J.* 57:49-51.
- Koller, D. 1959. Germination. Scientific American. 200: 75-84.
- Koller, D.1972. Environmental control of seed germination. *In* Seed Biology (T. Kozlowski, ed.). Academic Press, New York. 1-101 pp.
- Kotler, B.P. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. Ecology. 65: 689-701.

- McArthur, R.H. 1972. Geographical ecology. New York: Harper and Row.
- Niklas, K. J., Tiffney, B.H. y Knoll, A. H. 1985. Patterns in vascular plant diversification: an analysis at the species level *in* phanerozoic diversity patterns: profiles in macro evolution (J.W. Valentine, ed.). Princeton Univ. Press, New Jersey. 97-128 pp.
- Montaña, C. y Valiente-Banuet. A. 1998. Floristic and life-form diversity along an altitudinal gradient in an intertropical semiarid Mexican region. *The Southwestern Naturalist*. 43: 25-39.
- Pake, C. E. y Venable, D. L. 1995. Is coexistence in Sonoran Desert annual plants mediated by temporal variation in reproductive success?. *Ecology*. 76: 246-261.
- Pake, C. E. y Venable, D. L. 1996. Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology*. 77: 1427-1435.
- Polis, G. A.(editor). 1991. The ecology of desert communities. The University of Arizona Press. Tucson. United States of America. 456 pp.
- Price, M. V., Waser, N. W. y Bass, T. A. 1984. Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodent. *Journal of Mammalogy*. 65: 353-356.
- Price, M. V. y Joyne, J. W. 1997. What resources are available to desert granivores: seed rain or seed bank?. *Ecology*. 78: 764-773.
- Raunkiaer, C. 1934. The life form of plants and statistical planta geography. Clarendon. Oxford.

- Reynolds, H. L., Hungate, B. A., Chapin III, F. S y D'Antonio, C. M. 1997. Soil heterogeneity and plant competition in an annual grassland. *Ecology*. 78(7): 2076-2090.
- Rissing, S. W. 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia*. 68: 231-234.
- Rodgers, L. 1998. Mechanical defense in seeds adapted for ant dispersal. *Ecology*. 79: 1669-1677.
- Samson, D. A., Philippi, T. E. y Davidson, D. W. 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the chihuahuan desert. *Oikos*. 65: 61-80.
- Schaffer, W. M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *American Naturalist*. 108: 783-790.
- Shimshi, D. 1971. Population dynamics of *Aellenia hierochuntica* (Bornm). Aellen, Israel. *Journal of Botany*. 20: 44-47.
- Simpson, G. M. 1990. Seed dormancy in grasses. Cambridge University Press. Cambridge.
- Smith, C. E. 1965. Flora, Tehuacán Valley. *Fieldiana Botany*. 31(4): 105-144.
- Smith, S. D., Monson, R. K. y Anderson, J. E. 1997. Physiological ecology of North American desert plants. Ed. Springer, Germany. 179-189.
- Stamp N. E. y Lucas, J. R. 1983. Ecological correlates of explosive seed dispersal. *Oecologia*. 59: 272-278.
- Tilman, D. 1997. Plant strategies and the structure and dynamics of plant

- communities. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A., Arizmendi Ma del C. y Dávila, P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central México. American Journal of Botany. 84: 452 - 455.
- Venable, D. L. y Lawlor, L. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. Oecologia. 46: 272-282.
- Venable, D. L. y Brown, J. S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. American Naturalist. 131: 360-384.
- Vidiella, P. E y Armesto, J. J. 1989. Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. Revista Chilena de Historia Natural. 62: 99-107.
- Vleeshouwers, L. M. y Bouwmeester, H. J. 1993. A simulation model for the dormancy cycle of weed seeds in the seed bank, *in* Octavo EWRS Symposium 'Quantitative Approaches in Weed and Herbicide Research and their Practical Application'. Vol 2. 593-600.
- Vleeshouwers, L. M., Bouwmeester, H. J. y Karssen, C. M. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. Journal of Ecology. 83: 1031-1037.
- Went, F. W. 1942. The dependence of certain annual plants on shrubs in Southern California Desert. Bulletin of the Torrey Botanical Club. 69 (2): 100-114.

- Went, F.W. 1949. Ecology of desert plants II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology*. 30: 1-13.
- Wight, J. R. y Nichols, J. T. 1966. Effects of harvest ants on production of saltbush community. *Journal of Range Management*. 19: 68-71.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. Mcmillan. New York.
- Wiser, S. K., Allen, R. B., Clinton, P. W. y Platt, K. H. 1998. Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology*. 79 (6) :2071-2081.
- Zavala-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán. Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica*. 1(7): 99-120.
- Zavala-Hurtado, J. A., Hernández, G., Ortega, L., Pérez, M. A., Guerra, V., Hernández, M. E., Macías, L., Catalán, F., García, J. M., González, E., Miranda, B. y Barrios, M. 1999. Estudio de caracterización y diagnóstico del área propuesta como Reserva de la Biosfera Tehuacan-Cuicatlan. Universidad Autónoma Metropolitana y SEMARNAT. México.

PATRONES TEMPORALES DE ABUNDANCIA EN COMUNIDADES DE PLANTAS ANUALES

INTRODUCCIÓN

Existen muchos estudios acerca de las plantas anuales, pero la mayoría de ellos han sido hechos en desiertos que se encuentran en latitudes altas o medias donde la incidencia de los rayos solares sobre la superficie difiere a la que encontraríamos en un desierto tropical. La radiación solar tiene relación directa con la temperatura, la cantidad de luz recibida y la disponibilidad de agua factores que se ha demostrado son muy importantes para el desarrollo de las plantas anuales (Koller, 1959, Bowers, 1987; Van Tooren y Pons, 1988; Vidiela y Armesto, 1989; Valencia, 2000).

La radiación solar también es muy importante, junto con otros factores como altitud, topografía, tipo de suelo, etc, en la formación de microclimas que afectarían la germinación, establecimiento, supervivencia, crecimiento, composición y estructura de la vegetación. Así, la luz puede controlar el tiempo en el que ocurre la germinación (Valencia 2000), y la composición espectral de la misma tiene efecto sobre el fotoequilibrio, que controla la germinación de las semillas, particularmente de anuales cuyas semillas presentan fototropismo positivo (Van Tooren y Pons, 1988).

Según Karssen (1982) las semillas de las plantas anuales pueden permanecer viables en el suelo por muchos años debido a que presentan mecanismos de latencia. Pero a pesar de la importancia que revisten estos mecanismos en la dinámica y estructura de las plantas anuales, y de los numerosos trabajos realizados al respecto (Freas y Kemp, 1983; Bowers, 1987; Simpson, 1990; Vleeshouwer y Bouwmeester, 1993 y Vleeshouwers *et al.*, 1995) muy pocos trabajos han enfatizado el tipo de latencia que presentan las semillas en estudio.

Baskin y Baskin (2004) plantearon que la diversidad de tipos de latencia que presentan las semillas necesitaba ser estructurada, por lo que propusieron un sistema de clasificación que pudiera ser útil y universal. Estos autores definieron una semilla latente como aquella que no tiene la capacidad para germinar en un periodo específico de tiempo, bajo ninguna combinación de factores ambientales físicos (temperatura, luz/oscuridad, etc.) que de otra forma serían favorables para su germinación. Este sistema incluye 5 clases de latencia: (i) fisiológica, donde existen tres niveles (profunda, intermedia y no-profunda) y se encuentra regulada por el balance de hormonas en la semilla que la presenta; (ii) morfológica, debida a que el embrión no se encuentra totalmente desarrollado y se requiere un periodo de tiempo para que crezca y alcance su máximo tamaño; (iii) morfofisiológica, causada por inmadurez del embrión aunado a un componente fisiológico (este tipo de latencia presenta ocho niveles); (iv) física, debida a la presencia de uno o más estratos impermeables al agua que conforman una cubierta anatómica especializada que envuelve a la semilla o al fruto, dicha cubierta puede ser rota mediante escarificación mecánica o física; y (v) combinada (combinación de las

anteriores). Por otro lado definieron, también, una semilla no-latente como aquella que tiene la capacidad para germinar en un amplio intervalo de factores ambientales físicos (temperatura, luz/oscuridad, etc.) posibles para el genotipo. Una semilla no-latente entonces no germinará a menos que cierta combinación de éstos factores ambientales (dependiendo del taxón y genotipo) estén presentes. Las semillas no-latentes que no germinan por la ausencia de uno o más de estos factores se denominan en estado de quiescencia.

Se sabe que la germinación de las semillas de las plantas anuales ocurre durante la estación lluviosa, misma que puede ocurrir en verano o invierno, según la localidad (Juhren *et al.*, 1956; Karssen, 1982; Bowers, 1987; Kemp, 1989; Went, 1942). Por lo que dos tipos de anuales han sido reportados en la literatura: anuales de verano y las anuales de invierno, dependiendo de su respuesta germinativa a la estación lluviosa. Así, existe una relación evidente entre la naturaleza fisiológica y ecológica de las anuales con la distribución estacional de la precipitación (Smith, *et al.*, 1997)

Diferencias específicas en cuanto a los requerimientos de precipitación y temperatura entre las especies de anuales fueron reportados por Koller (1959), Bowers (1987) y Vidiela y Armesto (1989) en los desiertos de Norte y Sud América. Estos autores encontraron que cada especie anual tiene un intervalo particular de precipitación y temperatura en el cual sus semillas germinan. De esta forma, entonces, estos dos factores ambientales tienen una fuerte influencia sobre la diversidad y la estructura de las comunidades de plantas anuales (Went, 1949;

Juhren *et al.*, 1956; Koller,1959; Karssen,1982; Freas y Kemp,1983; Bowers, 1987; Kemp, 1989; Vidiella y Armesto,1989; Simpson 1990). Otros estudios que corroboraron las diferencias específicas en cuanto a requerimientos de precipitación, de las especies anuales, fueron los realizados por Vidiella y Armesto (1989), en las comunidades de anuales del desierto chileno. Estos investigadores encontraron que de acuerdo a los umbrales de respuesta a la precipitación, hay dos grupos de plantas anuales característicos: uno constituido por efímeras cosmopolitas que responden a baja precipitación (a partir de 10 mm) y otro constituido por muchas especies endémicas que requieren mayor precipitación (>40 mm). Así se llegó a la conclusión de que las diferencias interespecíficas en los umbrales de respuesta a la precipitación marcan de manera dramática la variabilidad espacial y temporal en la estructura de la comunidad de anuales del desierto chileno

Existen otros factores ambientales que pueden limitar la germinación y el desarrollo de las anuales, sin importar el grupo taxonómico al que pertenezcan; por ejemplo se sabe que tanto la cantidad de nitrógeno como la humedad limitan la germinación, el crecimiento y la reproducción de las anuales del desierto (Szarek *et al.*, 1982; Smith *et al.*, 1997). Estos factores pueden ser muy favorables en el suelo bajo los arbustos, comparado con espacios abiertos. Con respecto a lo anterior existen antecedentes, desde la primera mitad del siglo pasado, donde esta situación era evidente. En los estudios realizados por Went (1942) se analizó la dependencia entre ciertas especies de plantas anuales y algunos matorrales que crecen en el desierto del Sureste de California. Went encontró tres tipos de especies de anuales en su estudio: i) las que únicamente se

encontraron creciendo cerca de arbustos o matorrales ii) las que pueden crecer de igual forma cerca de los arbustos o en campo abierto y iii) las que muestran una clara declinación de su vigor cuando se encuentran creciendo cercanas a un arbusto. Esta diferenciación fue atribuida principalmente a que las plantas anuales difieren en cuanto a sus requerimientos ambientales, por lo que diferencias microclimáticas han influido en su establecimiento. Así, los arbustos o matorrales modifican las condiciones a su alrededor, donde la humedad, la temperatura y los nutrientes del suelo, bajo éstos, favorecen el establecimiento de algunas especies de anuales.

Factores bióticos pueden también influir en la germinación de las anuales, ya que plantas establecidas pueden inhibir la germinación de semillas que se encuentran formando parte del banco en el suelo, evitando así la competencia por nutrimentos, agua, etc. (Juhren *et al.*, 1956; Inouye *et al.*, 1980; Kemp, 1989). Otros trabajos en el desierto de Sonora y Chihuahua investigaron el efecto que tienen altas densidades de plantas anuales sobre el crecimiento y supervivencia de las mismas, encontrando una correlación negativa entre estas dos variables (Inouye *et al.*, 1980; Inouye, 1982; Polis, 1991). Así, la densidad de plantas anuales puede modificar los índices de diversidad de especies y viceversa (Goldberg y Estabrook, 1998).

Los patrones de diversidad de las anuales sugieren que el número de taxa en una comunidad está relacionado con la severidad de la competencia entre todas las especies dentro de la comunidad. Así, dentro de comunidades productivas, la diversidad de especies anuales es relativamente baja. Solo unos cuantos taxa

altamente competitivos pueden colonizar exitosamente los pocos microhabitats repetidamente perturbados o en estados sucesionales tempranos que pudieran existir dentro de estas comunidades. Mientras que comunidades con características de baja productividad tienen, en contraste, una notable diversidad de anuales (Went, 1949; Koller, 1972; Whittaker, 1975; Bazzaz y Morse, 1991).

La heterogeneidad del suelo es otro factor que entra en juego con la competencia y la diversidad, como lo demostraron Reynolds *et al.* (1997) al identificar a la humedad, nitrógeno microbiano, cantidad de carbono y profundidad del suelo como características inherentes a cada sitio particular; y a otros atributos como las diferencias en disponibilidad de nitratos como consecuencia del crecimiento de especies particulares en distintos “parches” de suelo. Estos resultados demostraron que la heterogeneidad del suelo podría contribuir a la coexistencia de especies que crecen principalmente en pastizales, aún cuando pudiesen competir por los mismos recursos, y que al mismo tiempo la diversidad de especies contribuye también a que el suelo sea heterogéneo.

El propósito de este trabajo se enfoca en desarrollar lo planteado en la hipótesis 1 de esta tesis, consistente en determinar si los patrones de variación temporal en la composición, abundancia y diversidad de las comunidades de plantas anuales, presentes en desiertos tropicales, responden fundamentalmente a cambios temporales en la temperatura y en el aporte de agua.

METODOLOGÍA

Análisis de la vegetación

Durante un periodo de 5 años se realizó un estudio detallado de las comunidades de plantas anuales que se encuentran en sitios permanentes dentro del valle de Zapotitlán, Puebla. Esta zona es considerada como el centro de más alta diversidad de cactáceas columnares a nivel mundial (Briones, 1994). Además la flora se caracteriza por presentar un alto grado de endemismo (c.a. 30%; Villaseñor *et al.*, 1990).

En localidades con tipos de vegetación contrastantes dentro de este valle (Zavala-Hurtado, 1982), se establecieron tres sitios permanentes de estudio, que de acuerdo a la expresión de su vegetación perenne, podrían tener diferentes condiciones ambientales.

Los sitios fueron localizados en localidades correspondientes a tres tipos de asociaciones vegetales: (i) Tetechera (caracterizada por la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* como especie dominante) localizado a los 18°19'76.9" N, 97°27'45.6" W con 1476 m de altitud. (ii) Sotolinera (con predominancia de *Beaucarnea gracilis*) localizado a los 18°19'37.4" N, 97°29'44.7" W con 1590 m de altitud y (iii) Matorral (dominado principalmente por leguminosas y otros árboles y arbustos espinosos) que se ubica en los 18°18'31"N, 97°31'82.2" W con 1530 m de altitud.

Dentro de cada sitio se ubicó una parcela de 10 X 10 m, la cual fue subdividida en 25 cuadros de 2 X 2 m cada uno. De estos cuadros se escogieron diez, cuidando que cinco de ellos se encontrasen bajo la copa de plantas perennes (con sombra) y cinco estuvieran en espacios abiertos (sin sombra). Durante un periodo de cinco años se registraron los individuos de las especies anuales que crecieron en los cuadros. Asimismo, se tomaron datos ambientales en cada sitio (precipitación y temperatura del aire) colocando, para este propósito, un medidor de temperatura (StowAway data Logger, BoxCar Pro) y un pluviómetro. Estos datos fueron tomados solamente durante la estación lluviosa (aproximadamente entre los meses de mayo y octubre de cada año).

Las parcelas de observación se instalaron en el mes de febrero de 1999, que corresponde a uno de los meses más secos. En esta fecha se localizaron las especies perennes de cada parcela, marcando con cinta de plástico de color todos los individuos; se efectuó el registro y mapeo de los sitios de estudio.

Las especies anuales registradas en los subsecuentes muestreos (durante la estación lluviosa) fueron colectadas fuera de las parcelas, prensadas y llevadas al herbario para su identificación.

El registro de la abundancia de anuales fue realizado cada tres semanas y las plantas fueron localizadas usando un sistema de cuadrícula con coordenadas cartesianas. Para lo anterior se utilizó una malla de 2 X 2 m, con cuadros de 10 X 10 cm. De esta manera se contó con puntos de referencia confiables de ubicación para cada individuo, facilitando el registro y permitiendo detectar la aparición de nuevas plantas. Algunos muestreos se realizaron durante la estación seca con uno

o dos meses de separación entre ellos, con el propósito de detectar la posible aparición de alguna especie anual, asociada con episodios inesperados de lluvia.

Análisis estadístico

Con los datos de composición y abundancia de especies, registrados en los sitios permanentes, se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener por año y por sitio; se aplicó una prueba no paramétrica (Kruskal Wallis) para determinar si las diferencias de diversidad entre sitios y años fueron significativas. La relación entre la abundancia de las especies y los factores ambientales de temperatura y precipitación, se exploró usando análisis canónico de correspondencia (CCA; Kovach, 2004) con el fin de generar gradientes de variación que describan el cambio temporal de la comunidad en relación con la precipitación y la temperatura (Koller, 1959; Bowers, 1987; Vidiela y Armesto 1989). Este análisis se realizó con los datos de temperatura y precipitación recabados durante la estación lluviosa. Este método multivariado permitió una ordenación simultánea de las especies y de los sitios, calculando los puntajes de los sitios como combinaciones lineales de las variables ambientales. Como resultado se construye un gráfico compuesto (biplot) donde se muestran las posiciones de las especies en el espacio de dimensiones reducidas, y la importancia de las variables ambientales que se presentan como una flecha cuya longitud indica la importancia de la variable para la distribución de las especies, la punta de la flecha indica el sentido de la variación de la variable en cuestión y el ángulo con cada eje estima el grado de influencia de la variable en el eje. También se calcula una correlación especies-

ambiente que es la correlación entre los puntajes de los sitios (calculados como promedios ponderados de los puntajes de las especies) y los puntajes de los sitios que se obtienen como combinaciones lineales de los valores de las variables ambientales (Ter Braak, 1987). Los resultados fueron calculados usando el programa Multi-Variate Statistical Package (MVSP) versión 3.12c (Kovach, 2004).

Se aplicó también el análisis de tablas de contingencia para explorar la posible relación entre las especies anuales y las áreas sombreadas o abiertas. Finalmente se utilizó un análisis de conglomerados usando el método del Centroide (promediamento de grupos no ponderado, UPGMA) con base en la distancia euclidiana para encontrar posibles similitudes entre especies (lo cual indicaría coincidencias en sus requerimientos ambientales) y entre muestras (cuadros de 2 x 2 m), donde muestras similares revelarían una composición de especies parecida y por tanto analogías en estructura para comunidades de sitios distintos.

RESULTADOS

Datos ambientales

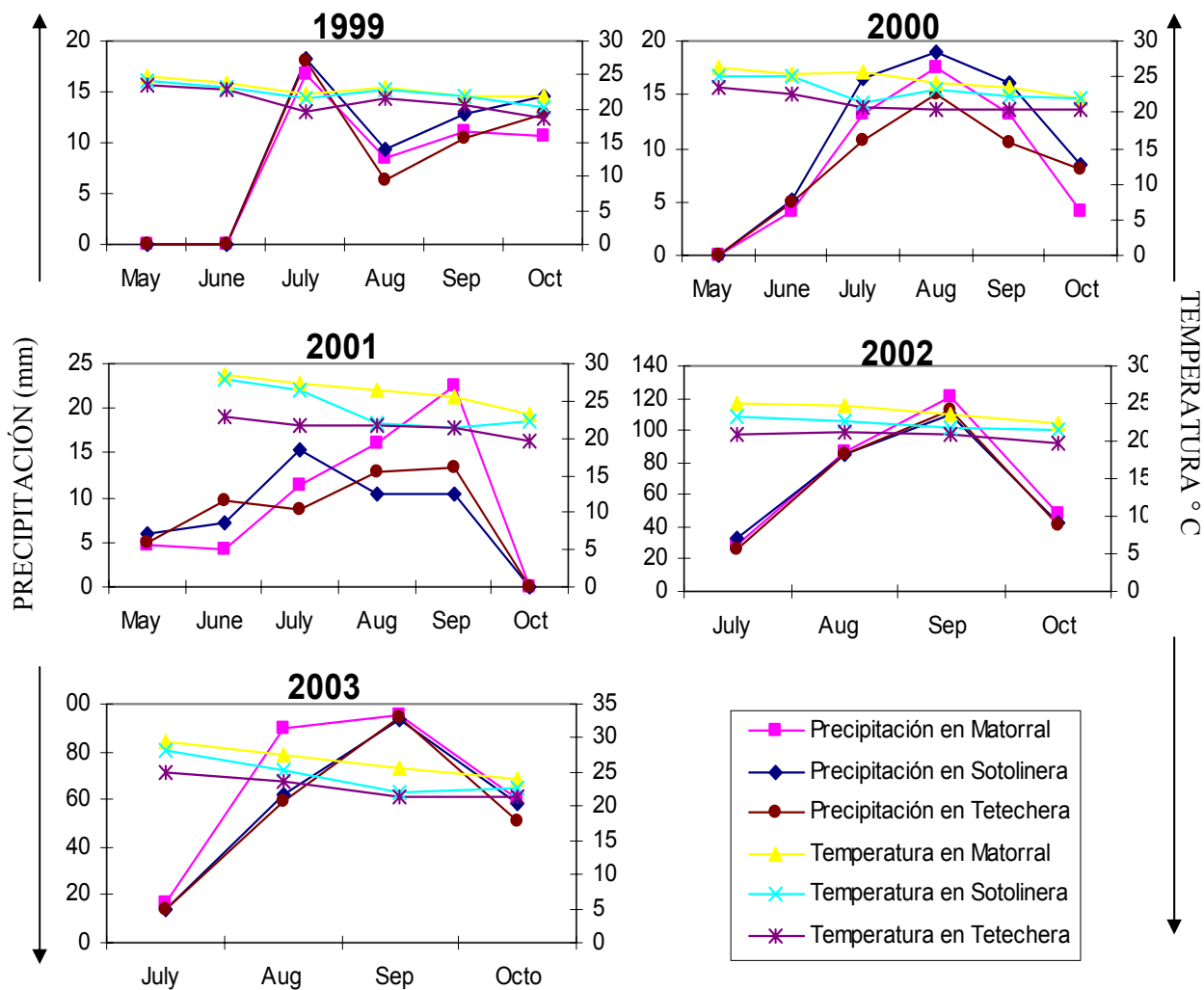
Los datos de precipitación y temperatura (**Figura 1**) que fueron registrados durante la estación lluviosa no mostraron diferencias significativas ($P>0.05$) entre los tres sitios de estudio. Asimismo, la variación mes a mes (durante las lluvias) para cada año tampoco resultó significativa ($P>0.05$). En el año 2002 sólo se contó con datos de precipitación, debido a una falla en los sensores. Sin embargo,

únicamente para la elaboración de los gráficos, se estimó la temperatura faltante realizando un promedio de los años anteriores. Se observó, en todos los casos, a lo largo de la estación lluviosa, un descenso paulatino de la temperatura de hasta 5°C. Las **Figuras 2 y 3** muestran la precipitación y temperatura total, únicamente durante la estación lluviosa, que se registró cada año, promediando los tres sitios. La precipitación osciló considerablemente, año con año, por lo que es posible que esto tuviera efectos en la estructura y la diversidad de las comunidades de anuales de cada sitio.

Abundancias de plantas anuales

En el transcurso de cinco años de estudio se identificaron y registraron todas las plantas anuales que aparecieron en los sitios permanentes. Se encontraron únicamente doce especies de anuales, en total, dentro de los sitios. El **Cuadro 1** muestra estas especies así como su distribución en México, tres de ellas tienen una distribución amplia (*Parthenium bipinnatifidum*, *Bouteloua barbata* y *Euphorbia cyathophora*), mientras que sólo una resultó endémica (*Flaveria ramosissima*).

El **Cuadro 2** muestra como se distribuyeron estas especies entre los sitios y a lo largo de los años. El sitio Tetechera compartió todas las especies con los otros sitios; el sitio de Sotolinera es el que más especies presentó, algunas no compartidas con los demás sitios (*Gomphrena decumbens*, *Florestina pedata* y *Euphorbia cyathophora*), mientras que la única especie que sólo se encontró en el Matorral fue *B. barbata*.



s

Figura 1. Gráficos de precipitación y de temperatura promedio para cada mes, entre los tres sitios de estudio. No hay diferencias significativas entre los tres sitios, ni para la temperatura ni para la precipitación ($P > 0.05$) en ninguno de los años mostrados.

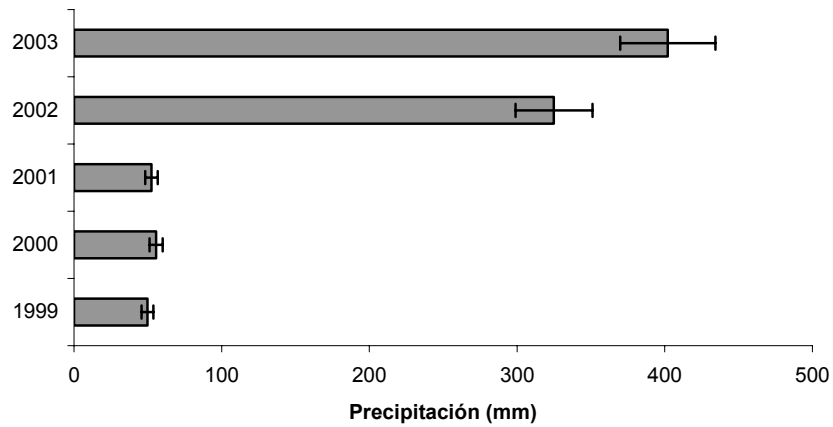


FIGURA 2. Precipitación total (promedio de los tres sitios) registrada durante la estación lluviosa (periodo comprendido entre los meses de julio y octubre, incluidos), para cada año de muestreo.

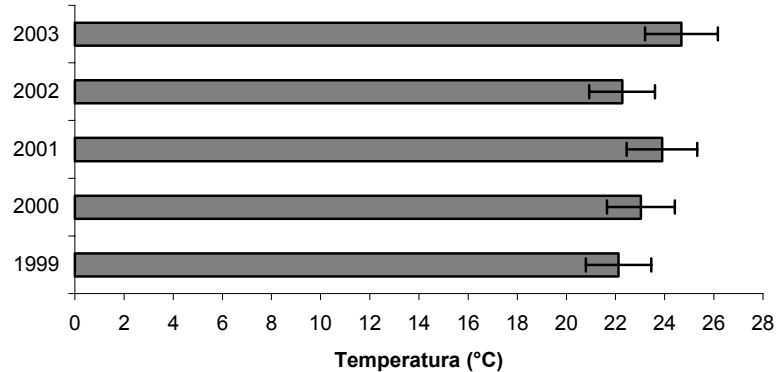


FIGURA 3. Temperatura promedio anual (y promedio entre los tres sitios) registrada durante la estación lluviosa (periodo comprendido entre los meses de julio y octubre, incluidos), para cada año de muestreo.

La especie *Acalypha monostachya* fue considerada una especie anual en el inicio del estudio debido a la peculiaridad de su ciclo de vida, ya que, durante la temporada de secas, los individuos de esta especie desaparecen de la superficie, dejando únicamente una raíz bulbosa enterrada en el suelo. A través de investigación bibliográfica y referencias personales (J. L. Villaseñor, comunicación personal) se determinó que dicha especie es en realidad una hierba perenne caducifolia, y que no se ajusta a la definición de planta anual, en donde únicamente la semilla sobrevive a la sequía.

La abundancia de cada especie, durante los 5 años, se ilustra en la **Figura 3**. Se observó que en los tres sitios la especie más abundante fue *Allionia incarnata*, excepto en el sitio de la Tetechera, donde durante un solo año (1999) la más abundante fue *K. Rosei*. En el Matorral, las que le siguieron en abundancias, son *E. mexicana* y *P. bipinnatifidum*. En la Sotolinera *P. pilosa* fue la segunda en abundancia, seguida de *F. pedata*; Mientras que en el sitio de Tetechera, con excepción de 1999, *K. Rosei* siguió a *A. incarnata*, y donde *P. pilosa* fue la tercera en abundancia. Hubo algunas especies que sólo en algunos años resultaron conspicuas, como *B. barbata* que fue más abundante en el Matorral durante 2003. *Florestina pedata* fue abundante en la Sotolinera sólo en 1999 y 2003, mientras que *D. humilis* aumentó su número en 1999, 2002 y 2003. Para la Tetechera, la especie *Kallstroemia rosei* fue notoriamente abundante en 1999, más incluso que *A. incarnata*, y su abundancia disminuyó en el 2002 y 2003, mientras que no hubo registro de ella durante el 2000.

CUADRO 1. Listado de especies de anuales encontradas en los tres sitios, su distribución en México y su registro previo en el área de estudio: Valle de Zapotitlán. (*) indica que aunque no se encuentra reportada específicamente para el valle de Zapotitlán, si hay registros dentro de la reserva Tehuacan-Cuicatlán. () Los registros se refieren a colectores registrados en el Herbario Nacional MEXU.**

ESPECIE	FAMILIA	DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO	VALLE ZAPOTITLÁN.
Allionia incarnata L.	Nyctaginaceae	Centro y Norte de México. El género Allionia proviene del Norte de América	Registrada (**) por A. Valiente, H. Casas y J. L. Viveros.
Bouteloua barbata Lag.	Poaceae	Ampliamente en el Centro y en el Norte de México. Norte y Sudamérica	Registrada (**) por A. Valiente.
Dalea humilis G. Don.	Fabaceae	Restringida al Centro de México.	Registrada (**) por M. Sánchez.
Eragrostis mexicana (Hornem) Link.	Poaceae	Centro, Noroeste y Suroeste de México. Amplia distribución en Norte, centro y sudamérica. Un registro en Alemania.	No hay reporte. (*)
Euphorbia cyathophora Murr.	Euphorbiaceae	Amplia distribución en todo México. Norte y Centroamérica	No hay reporte.
Flaveria ramosissima Klatt	Asteraceae	Endémica de la Reserva Tehuacan-Cuicatlán	No hay reporte. (*)
Florestina pedata (Cav.) Cass.	Asteraceae	Restringida al Centro de México	No hay reporte. (*)
Gomphrena	Amaranthaceae	Centro y Oeste de México . Muy	Registrada (**) por A.

decumbens Jacq.		escasos registros hacia el Norte. El Valiente. genero es abundante en Centro y Sudamérica.
Kallstroemia rosei Rydb.	Zygophyllaceae	Restringida al Noreste (Tamaulipas) y Centro de México. No hay reporte.
Parthenium bipinnatifidum (Ortega) Rollins.	Asteraceae	En México, Centro, Oeste y Noroeste. No hay reporte.(*) Genero ampliamente distribuido de Noroeste a sudoeste del continente Americano. Poca distribución al NE.
Portulaca pilosa L.	Portulacaceae	Centro y Sur. Muy escasa en el Norte. No hay reporte Reportada para Centro y Sudamérica. Hawai, Vietnam y Kenia.

CUADRO 2. Presencia de cada especie dentro de los sitios de estudio, durante los años 1999 a 2003. Las marcas señalan la presencia de la especie.

ESPECIE	MATORRAL					SOTOLINERA					TETECHERA				
	99	00	01	02	03	99	00	01	02	03	99	00	01	02	03
<i>Allionia incarnata</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Bouteloua barbata</i>	X	X	X	X	X										
<i>Dalea humilis</i>						X	X	X	X	X	X				X
<i>Eragrostis mexicana</i>	X	X	X	X	X	X	X	X							
<i>Euphorbia cyathophora</i>						X		X	X	X					
<i>Flaveria ramosissima</i>	X		X								X				
<i>Florestina pedata</i>						X	X	X	X	X					
<i>Gomphrena decumbens</i>						X	X	X	X	X					
<i>Kallstroemia rosei</i>			X	X	X			X	X	X	X		X	X	X
<i>Parthenium bipinnatifidum</i>	X	X	X	X	X		X	X		X	X				
<i>Portulaca pilosa</i>						X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Para *Flaveria ramosissima*, que resultó endémica de la región, se observó que es escasa y a pesar de que apareció en el Matorral durante 1999 y 2001, fue más abundante en la Sotolinera (aunque solo estuvo presente durante el año 2003).

Relación con sitios abiertos o sombreados

Al aplicar el análisis de tablas de contingencia para la matriz de presencia-ausencia (cuadros de 2 X 2 m) para espacios abiertos y en cuadros sombreados, se encontró que ningún caso resultó significativo, por lo que fue imposible avanzar ninguna conclusión respecto al efecto de la presencia de la copa de arbustos sobre la dinámica de las comunidades de plantas anuales. Así, los análisis de diversidad, canónico de correspondencia (CCA) y de conglomerados fueron realizados incluyendo todas las muestras (cuadros de 2 x 2 m) por igual, sin hacer distinción entre sitios abiertos y cerrados.

Diversidad

La diversidad alfa fue calculada mediante el índice Shannon-Wiener, para cada parcela (de 10 X 10 m; **Figura 4**) durante el mes de Octubre de cada año y resultó similar en los tres sitios durante los cinco años. A lo largo del tiempo, la Sotolinera siempre fue el sitio más diverso. Con el propósito de establecer si las diferencias, entre sitios, son significativas entre los índices de diversidad, se aplicó

una prueba Kruskal Wallis, donde el valor de significancia fue de 0.015 ($P < 0.05$), por lo que hay diferencias significativas entre los sitios. Por el contrario, al aplicar esta prueba entre años, éstos índices no muestran diferencias significativas ($P > 0.05$).

Con la intención de explorar la relación entre diversidad de plantas anuales y perennes se obtuvo, también, el índice Shannon-Wiener para las plantas perennes de cada sitio (**Figura 5**; datos sin publicar Zavala-Hurtado, 2004). En estos datos vemos que también el sitio de Sotolinera es el más diverso.

Relación de abundancias y factores ambientales

El análisis Canónico de Correspondencias se realizó usando la matriz de abundancia. En la **Figura 6** se muestra la posición de las especies y los vectores de precipitación y temperatura (variables ambientales) a lo largo de los ejes 1 y 2. La correlación especies-ambiente para los ejes 1 y 2 fue de 0.62 y 0.32, respectivamente, y el porcentaje de varianza acumulada de la ordenación restringida por la matriz ambiental es del 78.8% para el eje 1 y del 100% para el eje 2.

En este análisis se observó que la especie *Allionia incarnata* mostró un mayor desplazamiento en dirección del incremento del vector temperatura, con respecto a las otras especies; presentó también el mayor ángulo con respecto al vector precipitación; mostrándose relativamente alejada del resto de las especies.

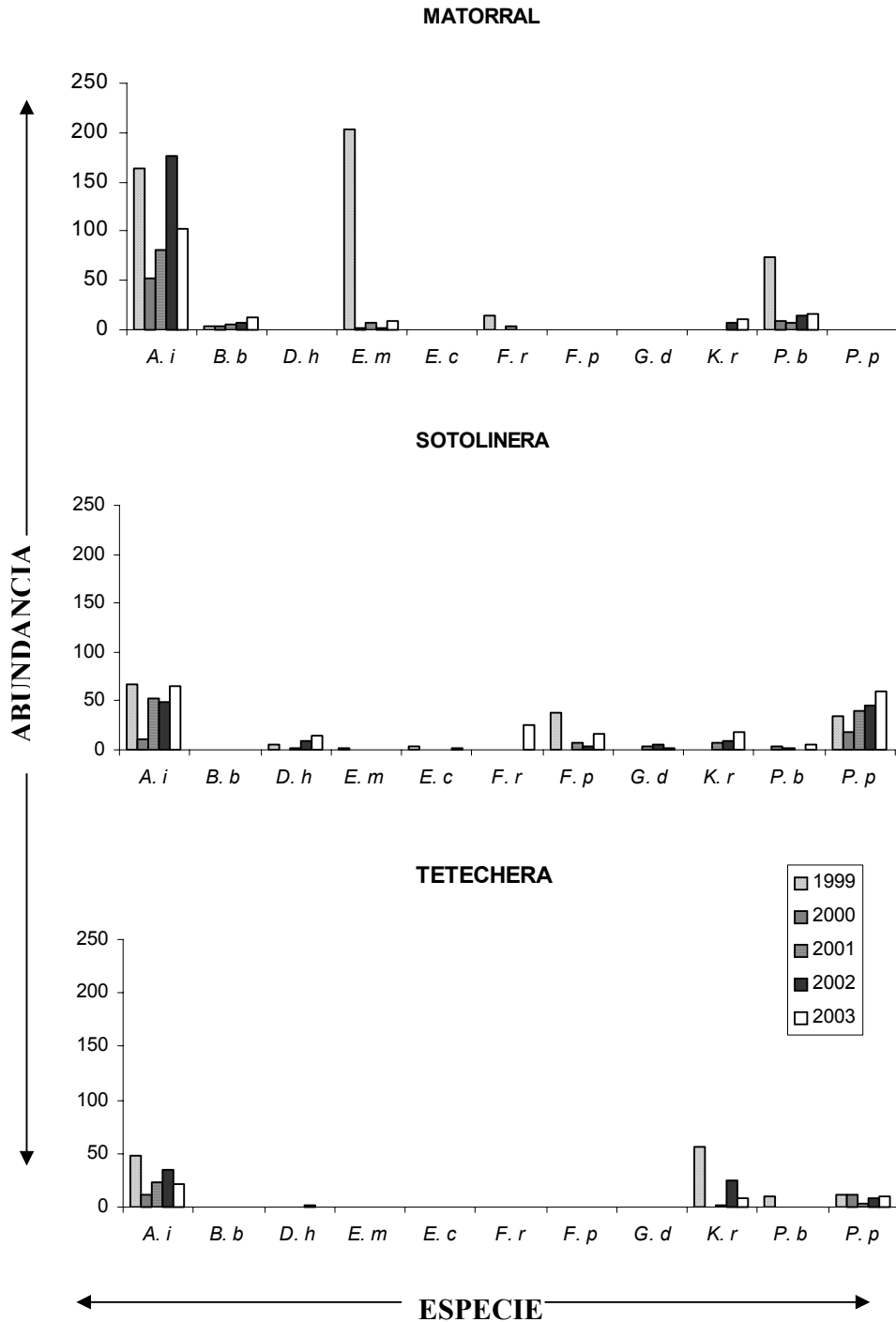


FIGURA 3. Patrones de abundancia de 12 especies de anuales encontradas en tres sitios permanentes de estudio del valle de Zapotitlán durante 5 años (1999-2003). A. i = *Allionia incarnata*; B.b = *Bouteloua barbata*; D.h = *Dalea humilis*; E.m = *Eragrostis mexicana*; E.c = *Euphorbia cyathophora*; F.r = *Flaveria ramosissima*; F.p = *Florestina pedata*; G.d = *Gomphrena decumbens*; K.r = *Kallstroemia rosei*; P.b = *Parthenium bipinnatifidum*; P.p = *Portulaca pilosa*.

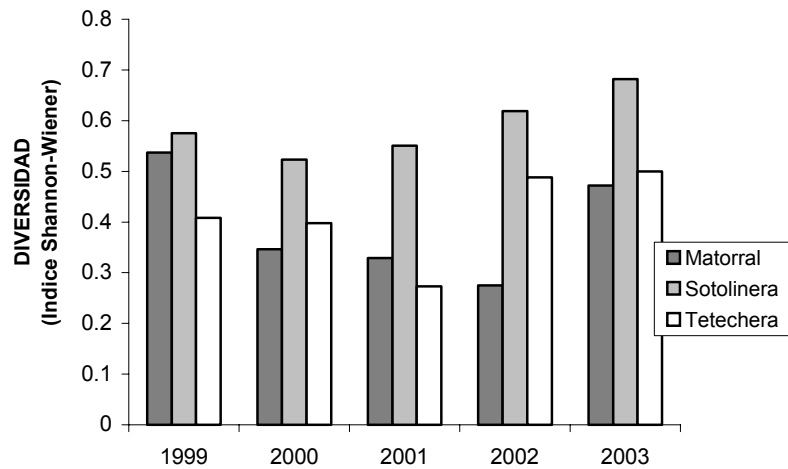


FIGURA 4. Índice de diversidad Shannon-Wiener realizado el mes de Octubre de cada año para las plantas anuales (realizado para las parcelas de 10 X 10 m, en cada sitio).

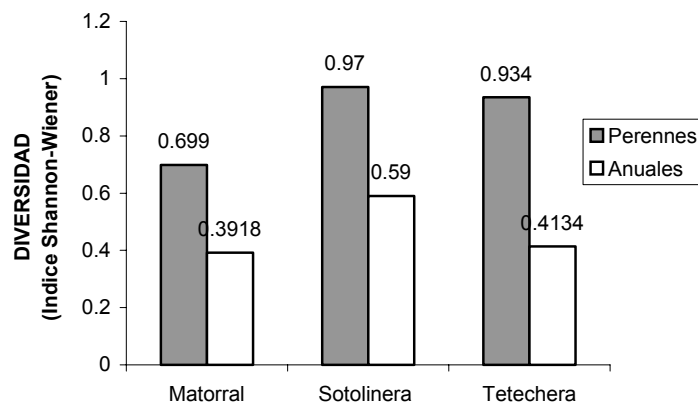
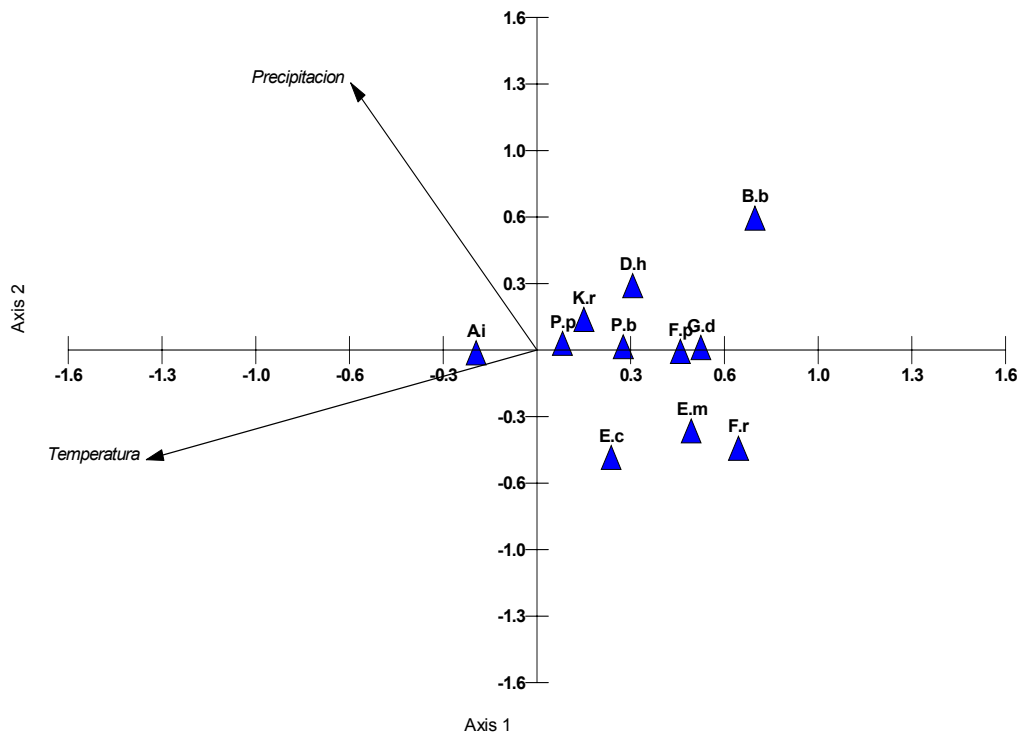


FIGURA 5. Índice de diversidad Shannon-Wiener para las plantas perennes (datos sin publicar Zavala-Hurtado, 2004) y promedio de la diversidad alfa, de los 5 años (parcelas de 10 X 10 m), para las plantas anuales en los tres sitios de estudio en el valle de Zapotitlán.



Vector scalina: 1.45

FIGURA 6. Análisis canónico de correspondencia (CCA) aplicado a la matriz de abundancias total, de los 5 años, y a la matriz ambiental (programa Multivariate Statistical Package (MVSP) versión 3.12c (Kovach, 2004). A.i son las iniciales de *Allonia incarnata*; P.p de *Portulaca pilosa*; K.r de *Kallstroemia rosei*; D.h es *Dalea humilis*; P.b, *Partrhenium bipinnatifidum*; E.c, *Euphorbia cyathophora*; F.p, *Florestina pedata*; G.d, *Gomphrena decumbens*; B.b, *Bouteloua barbata*; E.m, *Eragrostis mexicana* y F.r, *Flaveria ramosissima*.

Portulaca pilosa, *Kallstroemia rosei*, *Parthenium bipinnatifidum* y *Eragrostis mexicana* se ubicaron en dirección de un decremento del vector temperatura de manera consecutiva, respectivamente, y el ángulo que presentaron con respecto al vector de precipitación es mucho menor que el de *A. incarnata*; Aunque *E. mexicana* se muestra notoriamente desplazada en dirección de un decremento del vector temperatura y con un ángulo mucho mayor con el vector de precipitación, separándose de las demás. De cualquier forma, este comportamiento podría sugerir que junto con *A. incarnata*, estas especies serían las primeras en aparecer al comienzo de la estación lluviosa. La especie *Flaveria ramosissima* resultó similar en su comportamiento a *E. mexicana*, pero presentando un alejamiento mucho más marcado de ambos vectores. Presentó requerimientos de menor temperatura y, aunque se encuentra más alejada que *E. mexicana* del vector de precipitación, el ángulo que mostró con el mismo fue menor; de manera que este factor ambiental influiría más sobre su germinación. Las especies *Dalea humilis*, *Florestina pedata* y *Gomphrena decumbens* presentan requerimientos de menor temperatura pero en cuanto a precipitación no difieren mucho de las anteriores. El caso de *Euphorbia cyathophora* parece tener requerimientos de precipitación menores y parece ser la menos influenciada por la temperatura (mayor ángulo respecto del vector temperatura). Y por último, *Bouteloua barbata* mostró requerir de las temperaturas más bajas y de la mayor precipitación (ángulo menor que las demás especies, respecto al vector de precipitación) condiciones que aparecen cuando la época de lluvias está avanzada.

El análisis de conglomerados (**Figura 7**) muestra que los resultados son muy semejantes a los encontrados en los gráficos de abundancias y en el análisis canónico de correspondencia, donde la especie *A. incarnata* siempre se encuentra aparte, mientras que el resto de la especies no parecen formar claramente grupos de similitud. Para el caso de la agrupación de muestras no hubo resultados concluyentes, ya que no hubo ninguna consistencia a lo largo del tiempo del parecido entre muestras, por lo que dicho análisis se omite en este escrito.

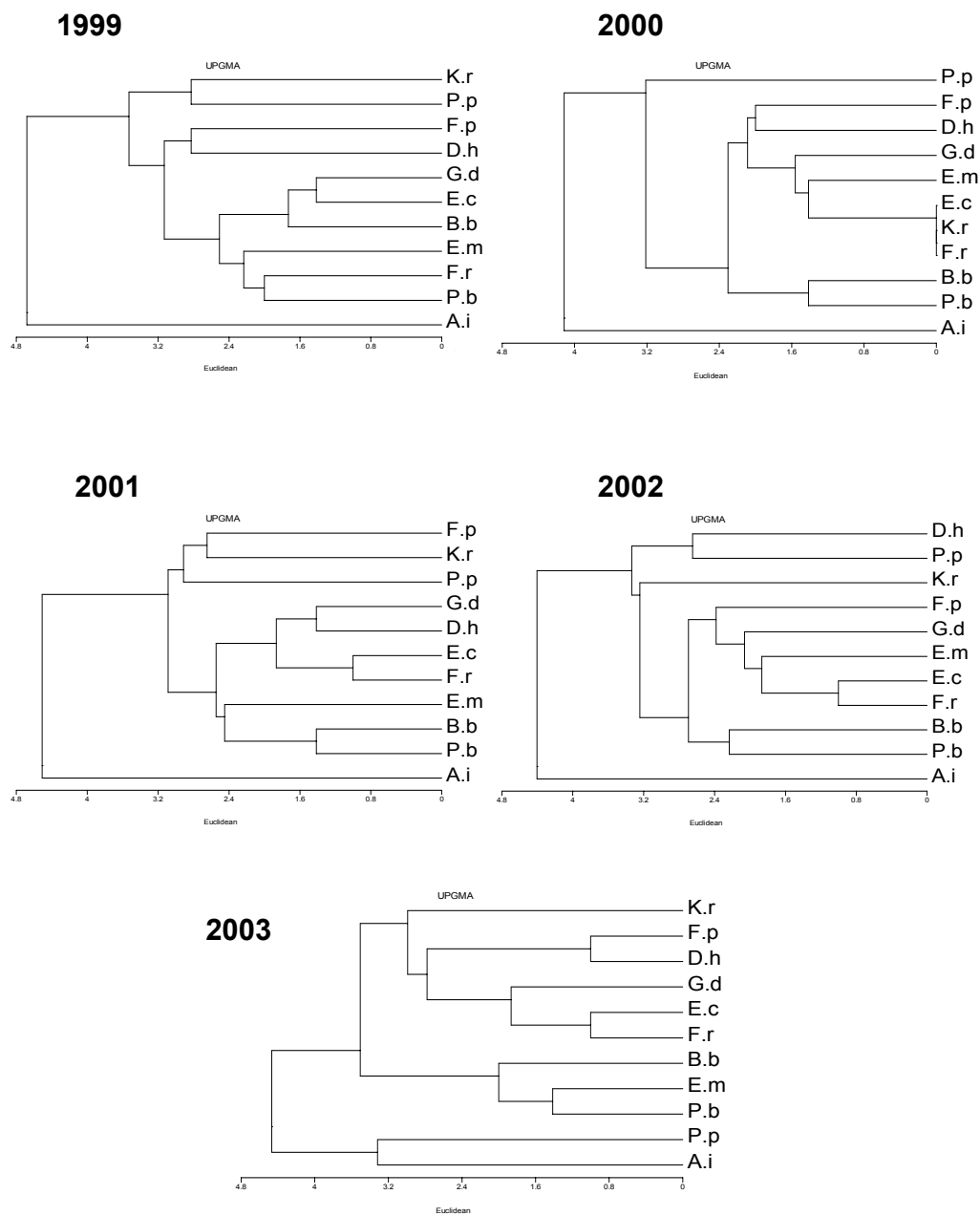


FIGURA 7. Análisis de conglomerados para especies por años. A.i son las iniciales de *Allonia incarnata*; P.p de *Portulaca pilosa*; K.r de *Kallstroemia rosei*; D.h es *Dalea humilis*; P.b, *Partrhenium bipinnatifidum*; E.c, *Euphorbia cyathophora*; F.p, *Florestina pedata*; G.d, *Gomphrena decumbens*; B.b, *Bouteloua barbata*; E.m, *Eragrostis mexicana* y F.r, *Flaveria ramosissima*.

DISCUSIÓN

Abundancias de plantas anuales y factores ambientales

El Valle de Zapotitlán se caracteriza por presentar una notable composición florística y gran cantidad de especies endémicas, lo que la hace una zona única en el mundo. Resulta, entonces, de considerable interés el hecho de que en una zona donde la riqueza de especies perennes predomina, se hayan encontrado tan pocas especies de plantas anuales; ya que el número de especies de anuales reportadas para otros desiertos de América resulta mucho mayor (**ver Tabla 2, Discusión y Conclusiones**).

Los datos de temperatura y precipitación registrados no muestran diferencias significativas entre los tres sitios de estudio, aunque estos varían entre años. Por tanto las diferencias en composición y abundancia de especies, encontradas en las tres comunidades de plantas anuales, podrían ser el resultado de las variaciones en el sustrato, ya que diferencias en composición química (materia orgánica, pH, etc.) así como características de textura (proporciones de arena, limo y arcilla) podrían tener efectos en los niveles de retención de humedad e intercambio catiónico, afectando así los porcentajes de germinación y establecimiento de las anuales; como lo mostraron los estudios de Szarek *et al.* (1982), Evans and Young (1989), Vidiella y Armesto (1989), Smith *et al.* (1997) y Reynolds *et al.* (1997).

La especie *A. incarnata* tiene una distribución hacia el Norte y Centro de México, sus valores de abundancia fueron los más altos sin importar el sitio ni el

año. En el CCA es la especie que se presentó con mayor desplazamiento hacia el incremento del vector temperatura y mostró el mayor ángulo con respecto al vector de precipitación, lo que indica que se encuentra menos influenciada por este factor que las demás especies anuales. Estas características indican que ha estado germinado al inicio de la estación lluviosa, cuando las temperaturas son más altas **(figura 1)**.

Parthenium. bipinnatifidum y *Eragrostis mexicana* resultaron ser las que siguen en abundancia, pero solo para el sitio de Matorral, presentando los valores más altos en 1999 (el año más seco y de menor temperatura); sin embargo, para los demás sitios esto no ocurrió. Las especies *P. pilosa* y *K. rosei* por el contrario, son las que siguen a *A. incarnata* en abundancia pero solo en los sitios de Sotolinera y Tetechera. Así, *P. bipinnatifidum*, *E. mexicana*, *P. pilosa* y *K. rosei* fueron abundantes en determinados años y para algunos sitios, presentando una distribución mucho más restringida que *A. incarnata*, lo que posiblemente pudiera deberse a una mayor sensibilidad a los cambios microambientales. Los trabajos de Smith *et al.* (1997) abordaron este aspecto encontrando que la heterogeneidad microambiental, fue de suma importancia en el control de la distribución de las anuales, ya que las condiciones ambientales varían de un sitio a otro dependiendo de la orografía, organismos, suelo y materia orgánica, ocasionando cambios importantes en la disponibilidad de recursos.

Dalea humilis, *Florestina pedata* y *Gomphrena decumbens* son especies que solo se presentaron en la Sotolinera pero estuvieron presentes todos los años. Estas mostraron requerimientos de menor temperatura en el CCA, que las especies anteriores, pero en cuanto a precipitación no difieren mucho. Su

presencia en un solo sitio podría estar indicando una especificidad mucho mayor que el grupo anterior, y las características del sustrato podrían estar afectando la distribución de estas especies. Existen estudios en donde se ha demostrado que el sustrato juega un papel importante en la distribución de las plantas anuales. En los estudios que realizaron Evans y Young (1989) en el desierto de California, se compararon 5 tipos de suelo con el objeto de determinar la variabilidad entre sustrato y la relación suelo-vegetación. El análisis del sustrato mostró que las variaciones en textura y la dominancia de algunas especies, en sitios específicos, estuvo vinculada a los contenidos de arcilla, ya que esto afecta la disponibilidad de agua. Así, según estos autores, la textura, la profundidad del suelo y la pendiente del mismo resultaron ser los factores responsables de las diferencias en la vegetación.

Euphorbia cyathophora a pesar de que tiene una distribución amplia en México, resulta por demás escasa en el Valle de Zapotitlán. Se presenta sólo en la Sotolinera y con valores muy bajos de abundancia para los años 1999 y 2003. Sin embargo, el CCA muestra que sus requerimientos de humedad parecen ser menores que las especies antes mencionadas y con menos influencia de la temperatura, por lo que habría de esperarse una abundancia mayor. No obstante su escasa abundancia y poca frecuencia de aparición en los sitios durante los años de muestreo, hace imposible avanzar hipótesis acerca del comportamiento de ésta especie. *Flaveria ramosissima*, que resultó ser endémica, estuvo presente en el Matorral solo dos años, los más secos, y en la Sotolinera el año con mayor humedad y con mayor temperatura. Por otro lado, el CCA muestra que aunque sus requerimientos son de temperaturas más bien bajas, muestran también mayor

influencia de la precipitación. Esta conducta aparentemente contradictoria, al igual que para las especies anteriores, también podría estar relacionada con las características del sustrato, ya que se sabe que las variaciones en la relación temperatura-humedad-sustrato se verán inevitablemente reflejadas en el crecimiento de las plantas y su densidad como lo demostraron los trabajos de Evans, *et al.* (1975), Pitt y Heady (1978) y también los de Evans y Young (1989).

Por último, *Bouteloua barbata* que solo se registró en el matorral, presentó su mayor abundancia el año 2003, el año más lluvioso y con mayor temperatura. Esto concuerda en parte con el CCA donde es la especie que presenta los mayores requerimientos de precipitación y, aunque muestra las temperaturas más bajas, la influencia del vector temperatura es menor que el de la precipitación (ver ángulo, **Figura 6**). De acuerdo a esto esta especie podría ser una de las últimas en aparecer, cuando la estación lluviosa se encuentra avanzada (**Figura 1**).

Los requerimientos de temperatura y precipitación, para las plantas anuales de esta zona, podrían ser precisados con algunos experimentos de laboratorio que pudiesen mostrar más específicamente los requerimientos de precipitación y temperatura de cada especie, y principalmente, el papel que el sustrato desempeña en la germinación de este sistema intertropical.

Por otro lado y desafortunadamente, fuera de los listados florísticos donde se reporta la distribución de las plantas anuales encontradas en este estudio, no existen trabajos acerca de la biología de ninguna de estas especies que pudieran proporcionar mayor información sobre su comportamiento.

Diversidad

Según el análisis que Inouye (1982) hizo, a partir de los estudios de plantas anuales realizados en los desiertos de América (Mojave, Sonora, Chihuahua, Baja California y el desierto de la Gran Meseta) y de Israel (Negev y Har Gilo), se identificaron cuatro factores principales que contribuyen a mantener alta la diversidad de estas plantas: el primero es la cantidad limitada de precipitación que caracteriza a los desiertos, porque la productividad está limitada por la lluvia; en los desiertos las copas de los arbustos perennes no se encuentran entrelazadas de forma cerrada y los espacios abiertos pueden ser colonizados por plantas anuales; en contraste con hábitat más productivos donde las anuales solamente persisten como especies fugitivas, creciendo en áreas perturbadas por breves periodos de tiempo, antes de ser desplazadas competitivamente por especies perennes. El segundo factor es la estacionalidad de esa precipitación, ya que algunos desiertos tienen lluvias de verano y de invierno, donde la mayoría de las plantas germina durante una de las dos estaciones lluviosas y unas pocas especies lo hacen durante ambas. Por otro lado, también la variación en los montos de precipitación y la temperatura año con año favorecen que una gran cantidad de especies anuales persista, ya que la especificidad de los requerimientos ambientales de cada especie anual ocasiona que, aunque en un año la temperatura y la cantidad de lluvia favorecieron a determinadas especies, esto tendrá pocas probabilidades de repetirse en años subsiguientes. El tercer factor que promueve la alta diversidad es la variación en la disponibilidad del agua

en espacio y tiempo; pequeñas diferencias topográficas en la superficie pueden crear diferencias significativas en la humedad del suelo, canalizando el flujo superficial de agua, alejándolo de algunas áreas y concentrándolo en otras. La variación espacial en los contenidos de arcilla, materia orgánica y hojarasca pueden amplificar las variaciones a pequeña escala de la humedad disponible. Finalmente como cuarto factor se refiere a la depredación, que contribuye a mantener altas diversidades de plantas anuales en las comunidades del desierto, ya que este factor es denso-dependiente, frecuencia-dependiente y tamaño-dependiente, lo que alterará el balance entre especies anuales competitivamente dominantes y las que son malas competidoras. Específicamente en el desierto de Chihuahua experimentos de campo confirmaron la importancia de la granivoría y de la competencia en la diversidad de plantas anuales de ésta zona (Samson *et al.*, 1992).

En estudios más recientes que Brown (2002) realizó en el desierto de Kuwait, se confirmó experimentalmente que la variación en temperatura y precipitación afectó la diversidad de anuales que crecía en parcelas experimentales, confirmándose lo ya reportado en los desiertos de América, donde la cantidad y frecuencia de las primera lluvias fue un factor decisivo que afectó la composición de especies.

Particularmente en este estudio la mayor diversidad, durante los tres años, se registró en la Sotolinera (**Figura 4**); esto resulta particularmente interesante ya que no se encontraron diferencias significativas de la temperatura y la precipitación entre los tres sitios, pero las diferencias en diversidad si fueron

significativas entre sitios. Así entonces, estas diferencias no parecen estar directamente relacionadas con la variación de estos factores ambientales. Y de acuerdo a los estudios mencionados en el párrafo anterior, también es improbable que las diferencias de diversidad entre sitios se deban a mayor cantidad de espacios abiertos, ya que los resultados muestran que no fueron detectadas diferencias entre las especies que crecen en áreas sombreadas o abiertas. Pero los factores que si podrían estar afectando la diversidad entre los sitios de estudio, son la variación espacial en los contenidos de arcilla, materia orgánica, hojarasca y pequeñas diferencias en la superficie topográfica de cada sitio. Lo cual resaltó la relevancia de la segunda parte de este estudio, donde se trató de determinar de manera experimental las características de cada tipo de sustrato y su influencia sobre la germinación de las plantas anuales del Valle de Zapotitlán.

Por otro lado, resulta interesante observar que, para la flora perenne también el sitio de la Sotolinera fue el más diverso (**figura 5**) y al igual que para las plantas anuales, la existencia de una mayor cantidad de micrositios con condiciones adecuadas para la germinación podría haber favorecido dicha diversidad, como lo demostraron los trabajos que Beristain *et al.* (1996) realizaron en el Valle de Zapotitlán; donde la gran riqueza de las comunidades del valle, responde a la heterogeneidad de los suelos como producto de diferencias litológicas y geomorfológicas, generando parches que conforman mosaicos de vegetación con un gran número de especies restringidas a cada uno de ellos. Asimismo, Montaña y Valiente-Banuet (1998) demostraron que tanto la altitud como las variables edáficas (pH, nitrógeno, materia orgánica y carbonato) explican

la variabilidad de la vegetación perenne. Y en estudios más recientes Dávila *et al.* (2002) que confirma la gran diversidad de flora y fauna de la zona.

Resulta importante mencionar también, que la Sotolinera presenta factores de perturbación, ya que existe un basurero en las cercanías, cosa que no ocurre con los otros sitios, y la perturbación es un factor que favorece el hábito de vida anual (Evans y Young, 1989; Bazzaz y Morse, 1991). Además de que, algunas características del sustrato como textura, retención de humedad, cantidad de materia orgánica, fosfatos, etc. podrían variar con respecto a los otros sitios.

Los factores de competencia y depredación no pueden ser dejados de lado ya que no se puede descartar el efecto que podrían haber tenido sobre las diferencias de diversidad entre los sitios. Sin embargo, estos factores no son contemplados en este estudio por lo que su efecto deberá ser explorado en trabajos posteriores.

Con respecto a la diversidad de los otros sitios podemos observar que en años donde la precipitación anual es escasa (**ver Figura 2** para 1999 y 2001) el sitio del Matorral es más diverso que el de Tetechera, pero cuando la precipitación anual es abundante, esta situación tiende a invertirse. Aunque la información al respecto resulta muy escasa, sería interesante explorar en posteriores estudios este aparente patrón, incrementando el número de años de muestreo que pudieran descartar o avanzar algunas hipótesis al respecto.

Las diferencias entre los índices de diversidad a través de los años no fue significativa, y a pesar de las fluctuaciones de precipitación año con año (**Figura 2**), la composición de especies de cada sitio no se vio alterada, mostrando una consistencia temporal donde la Sotolinera siempre resulta el sitio más diverso. Algo similar encontró Bowers (1987) en el desierto de Mohave donde 62 especies efímeras fueron monitoreadas por 6 años. La abundancia relativa de las especies cambió año con año acorde a las variaciones de temperatura y precipitación, pero la composición de anuales no varió mucho a pesar de los cambios anuales en estos dos factores. Bowers explicó este hecho planteando que cada especie cuenta con un reservorio de semillas en el suelo que mantiene la presencia de sus poblaciones en la estructura de la comunidad, germinando cada año semillas que se produjeron en otros años.

La diversidad de plantas perennes encontrada en el sitio de Sotolinera (**Figura 5**; datos sin publicar, Zavala-Hurtado, 2004), aparentemente se contradice con la relación inversamente proporcional de diversidades entre perennes y anuales, reportadas en la literatura (Went, 1949; Koller, 1972; Whittaker, 1975; Inouye, 1982 y Bazzaz y Morse, 1991), y aunque para el Valle de Zapotitlán parece ocurrir esto, a escala local parece no cumplirse. No obstante, la flora perenne no es el único factor que determina la productividad, ya que tratándose de plantas anuales es posible que el grado de perturbación de la zona esté jugando un papel importante en una escala mucho menor. Por otro lado, no podemos, tampoco, dejar de considerar la herbivoría y granivoría, como posibles factores que generan o mantienen la diversidad.

Relación con sitios abiertos o sombreados

Para encontrar una posible relación entre la composición de especies y las áreas sombreadas o abiertas se efectuó un análisis de tablas de contingencia. Este análisis se realizó con matrices de presencia-ausencia y en ninguno de los dos casos los resultados fueron significativos. Ninguna de las especies mostró afinidad por sitios abiertos o sombreados. La asociación entre algunas especies de anuales y las áreas abiertas o sombreadas fue demostrada por Went en 1942, sin embargo los estudios de Went también reportaron especies de plantas anuales que crecieron de igual forma cerca de los arbustos o en campo abierto, lo que parece ser el caso de los sitios de estudio en el valle de Zapotitlán.

El análisis de conglomerados fue usado para explorar la similitud entre especies y entre muestras (según sus requerimientos). Encontrando resultados que concuerdan con los otros análisis. La especie *A. incarnata* no forma grupos de similitud con ninguna otra especie, y recordando los resultados de abundancias, siempre resultó ser la más abundante en todos los sitios. Por otro lado, el análisis mostró la formación de algunos grupos de especies, pero estos no resultan consistentes en el tiempo. La formación de estos grupos se encuentra relacionada con la coincidencia de las especies en un gran número de muestras, lo cual indica que en un año determinado el intervalo de condiciones microambientales fue amplio en esas muestras, y satisfizo las necesidades de aquellas especies que coinciden en dichas muestras. Pero la falta de consistencia en el tiempo indica que

este hecho solo fue circunstancial y no un producto de verdaderas similitudes en los requerimientos de las especies. Esta falta de consistencia en el agrupamiento de muestras, tanto entre aquéllas que se encontraban en el mismo sitio, como las mismas muestras en diferentes años, y la carencia de grupos claros entre especies, indica la gran variación espacio temporal en cuanto a condiciones microambientales, donde la sensibilidad de las plantas anuales con respecto a la temperatura y la precipitación, se ve reflejada en la estructura de los diferentes “parches” de la comunidad.

Como conclusión, podemos ver que a pesar de las obvias diferencias en estructura de la vegetación de los tres sitios, el desarrollo de las plantas anuales presenta semejanzas fundamentales entre el sistema intertropical aquí estudiado, y el de otros desiertos reportados en la literatura (desierto del Sureste de California, Went, 1942; desierto de Mohave; Koller, 1959; Bowers, 1987; desierto de Sonora y Chihuahua, Inouye *et al.*, 1980; Inouye, 1982; Davidson, Samson e Inouye, 1985; Brown *et al.*, 1986); desierto del Norte de Chihuahua en Norteamérica, Freas y Kemp, 1983; desierto costero de Chile, Vidiella y Armesto 1989; regiones áridas de Rajasthan, India, Jamali, 1990; entre otros) donde el establecimiento y desarrollo de las plantas anuales está fuertemente afectado por la variación estacional y anual de la precipitación, y la temperatura. Sin embargo, quedan aún muchas interrogantes al respecto de este estudio, pues aquí solo han sido explorados dos de los factores abióticos, que se sabe, son los más importantes en el establecimiento de estas comunidades. No obstante a pesar de las diferencias interespecíficas de respuesta, la similitud de variación de estos factores entre los sitios no explica las

discrepancias en abundancia y composición de especies, entre las tres comunidades estudiadas. Uno de los factores que podría ayudar a explicar estas diferencias, es el efecto que el sustrato tiene en este tipo de comunidades y que fue explorado en la siguiente fase de este estudio.

REFERENCIAS

- Baskin, J. M. y Baskin, C. C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*. 14: 1-16.
- Bazzaz, F. A. y Morse, S. R. 1991. Annual plants: potential responses to multiple stresses *in* " Response of plants to multiple stresses (Harold A. Moorey, William E. Winner, Eva J. Pell., eds). Academic Press Inc. USA. 283-305.
- Beristain, O. 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, México. *Bol. Soc. Bot. México*. 59: 35-58.
- Bowers, M. A. 1987. Precipitation and the relative abundances of desert winter annuals: a 6-years study in the Northern Mohave desert. *Journal of Arid Environments*. 12: 141-149.
- Briones, O. 1994. Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia*. 45: 263-279.

- Brown, J. H., Davidson, D. W. , Munger, J. C. y Inouye, R. S. 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. Diamond, J. and T. J. Case (eds.), Community Ecology. New York: Harper and Row.
- Brown, G. 2002. Species richness, diversity and biomass production of desert annuals in a ungrazed *Rhanterium epapposumm* community over three growth seasons in Kuwait. Plant Ecology. 165: 53-68.
- Davidson, D. W., Samson, D. A. y Inouye, R. S. 1985. Granivory in the Chihuahuan desert: interaction within and between trophic levels. Ecology 66: 486-502.
- Dávila, P., Arizmendi, Ma del C., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J. L., Casas, A. y Lira, R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. Biodiversity and Conservation. 11: 421-442.
- Evans, R. A., Kay, B. L. y Young, J. A. 1975. The microenvironment of a dynamic annual community in relation to range improvement. Hilgardia. 43: 79-102.
- Evans, R. A. y Young, J. A. 1989. Characterization and analysis of abiotic factors and their influences on vegetation, in: Huenneke L.F and H.A. Mooney (Eds.), Grassland structure and function: California annual grassland. Kluwer Academic Publisher. Netherlands. pp. 13-28.
- Freas, K. E. y Kemp, P. R. 1983. Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. Journal of Ecology. 71: 211-217.
- Goldberg, D. E y Estabrook, G. F. 1998. Separating the effects of number of individuals sampled and competition on species diversity: an experimental

- and analytic approach. *Journal of Ecology*. 86(6): 983-988.
- Inouye, R. S., Byres, G. S. y Brown, J. H. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology*. 61: 344-351.
- Inouye, R. S. 1982. Population biology of desert annuals plant. Ph.D dissertation, University of Arizona, Tucson.
- Jamali, T. I. K. 1990. Temperature regulating germination mechanism in *Indigofera hochstetteri*. Baker in a semi-arid region and its survival value, *Environmental Education and Information. A Quarterly International Journal*. University of Salford in association with The Tidy Britain Group. Vol 9. 3: 131-140.
- Juhren, M., Went, F. W. y Philipps, E. 1956. Ecology of desert plants. IV Combined Field and Laboratory Works on germination of Annuals in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology*. 37: 318-330.
- Karssen, C. M. 1982. Seasonal patterns of dormancy in weed seeds, *in* 'The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination' (ed. A.A. Khan). Elsevier Biomedical Press. Amsterdam. 243-270.
- Kemp, P. R. 1989. Seed banks and vegetation processes in deserts, *in* "Ecology of soil seed bank (Mary Alessio Leck, V.Thomas Parker, Rober L. Simpson, eds). Academic Press Inc. USA. 257-281.
- Koller, D. 1959. Germination. *Scientific American*. 200: 75-84.
- Koller, D.1972. Environmental control of seed germination. *In* Seed biology (T.Kozlowski, ed.). Academic Press, New York. 1-101.

- Kovach, W. L. 2004. MVSP-A MultiVariate Statistical Package for Windows, ver. 3.13. Kovach Computing Services. Pentraeth, Wales. UK.
- Montaña, C. y Valiente-Banuet, A. 1998. Floristic and life-form diversity along a altitudinal gradient in an intertropical semiarid mexican region. *The Southwestern Naturalist*, 43(1): 25-39.
- Pitt, M. D. y Heady, H. F. 1978. Responses of annual vegetation to temperature and rainfall patterns in northern California. *Ecology*. 59, 336-350.
- Polis, G. A.(editor). 1991. *The Ecology of Desert Communities*. The University of Arizona Press. Tucson, United States of America. 456.
- Reynolds, H. L., Hungate, B. A., Chapin III, F. S. y D'Antonio, C. M. 1997. Soil heterogeneity and plant competition in an annual grassland. *Ecology*. 78(7): 2076-2090.
- Simpson, G. M. 1990. *Seed dormancy in grasses*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Smith, S. D., Monson, R. K. y Anderson, J. E. 1997. *Physiological ecology of North American desert plants*. Ed. Springer. Germany. 179-189.
- Szarek, S. R., Smith, S. D. y Ryan, R. D. 1982. Moisture stress effects on reproductive growth of two Sonoran desert annuals. *American Midland Naturalist*. 108: 338-3345.
- Ter Braak, C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*. 69: 69-77.

- Van Tooren, B. F. y Pons, T. L. 1988 Effects of temperature and light on the germination in chalk grassland species. *Functional Ecology*. 2: 303-310.
- Valencia, D. S. 2000. Germinación de semillas de *Flourenzia cernua* D.C. (Asteraceae) en el desierto Chihuahuense, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto de Ecología, A. C. Veracruz, México.
- Vidiella P. E y Armesto, J. J. 1989. Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the Chilean Coastal Desert in response to experimental irrigation. *Revista Chilena de Historia Natural*. 62: 99-107.
- Vleeshouwers, L. M., Bouwmeester, H. J y Karssen, C. M. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*. 83: 1031-1037.
- Villaseñor, J. L., Dávila, P. y Chiang, F. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 50: 135-149.
- Went, F. W. 1942. The Dependence of Certain Annual Plants on Shrubs in Southern California Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 69 (2): 100-114.
- Went, F. W. 1949. Ecology of desert plants II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology*. 30: 1-13.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. third ed. Mcmillan. New York.

Zavala, H, J. A. 1982. Estudios Ecológicos en el Valle Semiárido de Zapotitlán.
Puebla. I. Clasificación Numérica de la Vegetación Basada en Atributos
Binarios de Presencia o Ausencia de las especies. *Biotica*, 1(7):99-120

Germination responses of annual plants to substrate type, rainfall, and temperature in a semi-arid inter-tropical region in Mexico

Sombra Patricia Rivas-Arancibia^a, Carlos Montaña^b, Jorge X. Velasco Hernández^c, José Alejandro Zavala-Hurtado^a.

^aDepartamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Ap. Postal 55-535, Mexico 09340, D.F., México, sombrar@prodigy.net.mx,

jazh@xanum.uam.mx; ^bInstituto de Ecología A.C., Ap. Postal 63, Xalapa 91000,

Veracruz, México, montana@ecologia.edu.mx; ^cPrograma de Matemáticas Aplicadas y Computación, Instituto Mexicano del Petróleo, Ap. Postal 14-805, México 07730, D.F., México, velascoj@imp.mx.

Abstract

Environmental factors related to water availability that control the germination and establishment of desert annual plants are fundamental in determining the dynamics of such communities. We carried out a factorial experiment with three levels of simulated rainfall, temperature, and substrate type, and analyzed the germination responses of six annual plants species from three different plant associations within the semi-arid Zapotitlán Valley, Mexico. As there is no difference in the rainfall and temperature conditions of these associations, we hypothesized that differences in substrate play an important role in the structure of these communities. Four of the analyzed species showed a significant effect of interaction between substrate type and other analyzed factors, while the other two species showed no effect. Therefore, observed differences in the spatial-temporal distribution of species in the Zapotitlán

Valley can not be explained solely by differences in substrate type, as substrate type acts in combination with conditions of water availability and temperature depending on the requirements of individual species. The dispersion capacities and biotic interactions of different species should also be considered in such an analysis. Therefore, to determine the structure and dynamics of annual plant communities in such an environment requires monitoring of year-to-year variations in rainfall, and temperature in the context of a heterogeneous micro-topographic framework in which different soil types form a complex mosaic.

Keywords: Arid lands; annual plant communities; substrate type; germinability; Zapotitlán

1. Introduction

The distribution and abundance of annual species depend strongly on the efficiency of seed dispersal as well as the existence of safe sites that provide the requirements for successful establishment (Pemadasa and Lovell, 1974; Rebollo et al., 2001). The physical environments in which communities of desert annual plants grow are highly variable in terms of temperature and rainfall, and there are documented examples of strong asynchrony between favourable temperature and the availability of water in the soil (Evans et al., 1975; Pitt and Heady, 1978). The germinated fraction can also vary over the years and between populations because of variation of environmental conditions during the germination process (Clauss and Venable, 2000). This affects the survival and reproduction of annual plants and, consequently, species and seed bank composition (Pake and Venable, 1995; Smith et al., 1997).

The germination performance of seeds plays a major role in the persistence and dynamics of annual plants in the field (Went, 1948, 1949; Juren et al., 1956; Koller, 1972; Tevis, 1958; Guttermann et al., 1998; Bowers, 1987; Polis, 1991), as the evolution of the germination restrictions of these plants is a consequence of their responses to environmental cues (repetitive rainfall patterns coupled with favourable temperature; Smith et al., 1997) in addition to biological characteristics such as seed dormancy, pollination biology, competition, and granivory (Crawley, 1997; Edwards and Crawley, 1999). In particular, dormancy, which is controlled mainly by temperature and water availability, plays an important role in the fine-tuning of the temporal development of annual plant populations, as well as maintenance of the seed bank (Went, 1949; Juhren et al., 1956; Freas and Kemp, 1983; Kemp, 1989) and the avoidance of competition (Inouye, 1980).

When considering water availability for the germination and growth of annual plants, it is also important to take into account other soil factors such as depth, parental material, and texture. Previous studies have analyzed the combined effect of substrate and rainfall (Vidiella and Armesto, 1989), the relationship between the variability of soil structure and vegetation (Evans and Young, 1989) and, in a more general way, the relationship between environmental variability and the temporary strategies of germination in annual plants (Clauss and Venable, 2000). In addition, the organic matter content also influences the physical properties of the soil (e.g. porosity), which in turn influences water availability (Pugnaire et al., 2004). Similarly, an increment in soil organic matter is related to a decrease in thermal conductivity, thus avoiding extreme fluctuations in temperature (Pugnaire et al., 2004). These variations in the temperature–humidity–substrate relationship are inevitably reflected in the growth patterns of annual plants and the density and species composition of such communities (Evans and Young,

1989) where the phenotypic responses to these factors are species-specific (Rebollo et al., 2001).

The semi-arid Tehuacán–Cuicatlán region in central Mexico is an acknowledged diversification centre for columnar cacti (Briones, 1994) and is characterized by high plant diversity and a remarkable number of endemic plant species (approx. 30%; Villaseñor et al., 1990), however, the number of annual species is relatively low. In an ongoing study of the dynamics of plant communities in this region (Rivas-Arancibia et al., unpublished data), only 12 annual species have been recorded in three 100-m² permanent plots over a 5-year period (1999-2003). Preliminary results of that study indicate that differences in rainfall and temperature between contrasting vegetation types growing within the same altitudinal belt are minimal or nonexistent. This result indicates that substrate type may play an important role in explaining differences in vegetation patterns. This paper is the first step toward understanding the paucity of annual species in this ecosystem and the importance of environmental factors in their germination. To achieve this aim, we explored the relative influence of rainfall, temperature, and substrate on the germination of annual species under the hypothesis that in this ecosystem differences in germination are more dependent on substrate than on rainfall or temperature. Although the importance of these three factors in the dynamics of annual plants communities has been acknowledged, there are no detailed studies of the relative importance of each of these factors, or their interaction, in the structuring of semi-arid tropical communities.

2. Materials and methods

2.1 Study area

The Zapotitlán Valley is a local basin within the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. At the bottom of the valley (1400 m asl) the climate is semi-arid, with 380 mm annual precipitation that is concentrated during the summer and a mean annual temperature of 21 °C; this represents an increase of 298.12 mm precipitation and a decrease of 7.38 °C compared with conditions at 2400 m altitude, as reported by Montaña and Valiente-Banuet (1998). The soils in the valley are shallow and stony, ranging from calcic cambisols to calcic xerosols or lithosols (Zavala-Hurtado, 1982). In the lower altitudinal belt (1400–1700 m asl, where the present study was conducted) the vegetation is xerophytic scrub (*sensu* Rzedowski, 1978), with the most conspicuous elements being columnar cacti (*Cephalocereus columna-trajani*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *M. mezcalaensis*, *M. macrocephala*, *Miyrtillocactus geometrizzans*, *Stenocereus stellatus*, and *Pachycereus hollianus*). The valley also contains rosette-like plants (*Beaucarnea gracilis*, *Agave* spp., *Hechtia* spp.) and low shrubs and trees (*Prosopis laevigata*, *Mimosa* spp., *Acacia* spp., *Cercidium praecox*, *Ceiba parvifolia*). These communities are replaced above 1700 m asl by open deciduous scrublands, and by dense sclerophyllous woodlands above 2000 m asl (Montaña and Valiente-Banuet, 1998).

2.2 Selection of species

During October 2003, we collected seeds from mature fruit attached to parent plants of six species from three 100-m² permanent sites where long-term research on the dynamics of annual plant communities has been carried out since 1999. These species were selected based on their distribution patterns (present in three, two or only one of the sites), under the assumption that these distribution differences reflect environmental preferences, mainly based on soil properties, as the sites differ in the structure and

composition of perennial flora. The germinability of the seeds (with no pre-germination treatment), based on previous tests, was also considered for species selection.

The permanent study sites record the following vegetation types: (i) tetechera (characterized by the physiognomic dominance of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* (Weber) Backeb) found in hillsides with moderate slopes at 1476 m asl, (ii) sotolinera (with predominance of *Beaucarnea gracilis* Lem.) in hills with gentle slopes at 1590 m asl, and (iii) thorny scrub (dominated mainly by shrubby legumes) found on flat terrain in the lower part of the valley at 1530 m asl.

After 5 years of observations (1999-2003), only 11 summer annual species have been recorded from the three sites. Considering the distribution of these 11 species, we selected six of them for the current experiment. *Bouteloua barbata* Lag. and *Florestina pedata* (Cav.) Cass. were found only at one site (thorny scrub and sotolinera, respectively), three of the species were found at two sites (*Eragrostis mexicana* (Hornem) Link in thorny scrub and sotolinera; *Portulaca pilosa* L. and *Dalea humilis* G. Don in sotolinera and tetechera), and *Parthenium bipinnatifidum* (Ortega) Rollins was documented at all three sites.

2.3 Inter-specific differences in seed germinability

We measured the germinability of seeds with the aim of avoiding the possible inter-specific differential effect of unknown innate dormancy mechanisms due to embryonic immaturity. These tests were carried out in sterilized Petri dishes, with 1% agar and the addition of gibberellins (500 ppm, Sigma G-7645 Gibberellins, 90%). We used five replicates of 50 seeds per species (each replica in one dish previously treated with 90% chlorine for 15 min as an antifungal). The assay was carried out in germination chambers at a constant temperature of 25 °C, with alternating 12-h periods of light and darkness. We analyzed the inter-specific variability in germinability

percentages via a one-way ANOVA and LSD post-hoc tests (Zar, 1999). We used the estimated germinability to adjust the germination percentages derived from the factorial experiment described below. The germination percentage recorded for each species in the germinability estimation was set to 100%; the germination percentage obtained in the factorial experiment was also adjusted to this level.

2.4 Soil analyses

We estimated field capacity by comparing the weight of dry (24 h at 100 °C) and water-saturated soil samples from the three study sites (five replicates per site).

We analyzed soil texture, pH, organic matter, nitrogen, and phosphorous content in 10 soil samples chosen randomly from each site. One-way ANOVA and LSD post-hoc tests (Zar, 1999) were conducted to detect differences between sites.

2.5 Influence of temperature, water, and substrate on germination

The germination response of the selected species was evaluated in the laboratory using low, medium, and high levels of water input and temperature. These levels, encompassing the ranges of temperature and rainfall recorded at the study site, were chosen under the consideration that in the Zapotitlán Valley there are only summer annual communities (*sensu* Smith et al., 1997). Summer temperature ranges from 19 to 32 °C, with an average of 23–26°C. Reports from other summer annual communities show that the first annuals sprout with 10 mm precipitation, whereas other species require rain events in excess of 40 mm (Vidiella and Armesto, 1989).

To estimate the effects of combinations of three levels of temperature (20°, 25° and 30 °C), precipitation (20, 40 and 80 mm), and three different substrates (thorny scrub, sotolinera, and tetechera) on the six selected species, we designed a three-by-three factorial experiment for each species. Composite soil samples (to a depth of 5 cm)

collected from each site were used as substrate. Soil samples were sifted through a mesh of 0.5 cm² and sterilized in a microwave oven for 5 min at maximum heat (125 °C; Rojas-Aréchiga, personal communication).

For each species, and under controlled laboratory conditions, we sowed 40 seeds in 27 recipients with five replicates (each subjected to one of the 27 combinations of the three factors and corresponding levels). Seeds were sown in individual divisions inside germination recipients.

We simulated rainfall by daily adding the equivalent to 10 mm of rainfall in the field until completing the total rainfall for each case. The containers corresponding to each temperature treatment (20, 25, and 30 °C) were placed in a germination chamber set to the corresponding temperature, with alternating 12-h periods of light and darkness. We conducted daily counts of the number of germinated seeds over a period of 10 days.

We analyzed the results using a Kruskal–Wallis non-parametric test (H) for each species. This enabled the evaluation of intra-factorial differences. To test inter-factorial differences, we used the Tamhane's comparative method (T2) (Tamhane, 1979) that does not assume homoscedasticity (significance level of 0.05 for both tests). The germination speed was calculated applying the first derivative criteria to the germination curve corresponding to each treatment. We also applied the Kruskal–Wallis (H) and Tamhane's (T2) tests to these values.

3. Results

3.1 Germinability tests

Tests of germinability (Fig. 1) show that *E. mexicana*, *P. pilosa*, and *P. bipinnatifidum* have the highest germination percentages, while *F. pedata* and *B. barbata* record the lowest percentages.

3.2 Soil analysis

Soil analyses (Table 1) do not show significant differences in pH among the three sites, but do show a higher content of organic matter in the sotolinera than the tetechera and thorny scrub. There are also differences in soil texture among the three sites. The sotolinera shows a higher percentage of sand than the thorny scrub and the tetechera, the tetechera has a higher silt content than the sotolinera and the thorny scrub, and the scrub records a higher clay content than the sotolinera but less than the tetechera. Although a lack of replicate samples prevented an evaluation of statistical differences in the concentration of nitrogen and phosphorous, recorded values are higher in the tetechera than in the sotolinera and thorny scrub.

The three substrates show significant differences ($p = 0.0001$) in water retention ability (field capacity), with a decreasing gradient from thorny scrub to tetechera and sotolinera.

3.3 Influence of temperature, water, and substrate on germination

Figure 2 shows the responses of the six species to the three analyzed factors. The results are weighted by the percentages of germinability estimated for each species. Significant differences exist for each treatment in different substrates. *Parthenium bipinnatifidum* (80 mm at 25 °C), *Portulaca pilosa* (all treatments with 40 mm and 80 mm at 25 °C), and *Florestina pedata* (80 mm and 40 mm at 20 °C, and 80 mm at 30 °C) recorded the highest germination percentages and a wide range in rainfall and temperature requirements. These three species germinated in all three substrates, and *P.*

bipinnatifidum and *P. pilosa* were the only species to germinate in the treatment with 20 mm at 30 °C (i.e. the driest conditions) in all three substrates. While *Parthenium bipinnatifidum* is sensitive to comparatively low temperature and water input (did not germinate at the lowest rainfall and temperature levels), *Portulaca pilosa* is strongly affected by changes in water input, but not to changes in temperature (see Table 2). The unique treatment in which *P. pilosa* did not germinate was 80 mm at 20 °C. Table 2 shows that for these species, the substrate is not significant by itself, but is important in combination with the other factors.

F. pedata germinated in all treatments except 20 mm and 30 °C, showing a preference for lower temperatures and abundant rainfall.

Bouteloua barbata recorded its peak germination with 40 mm and 80 mm at 20 °C and 25 °C, respectively, but did not germinate in any of the 30 °C treatments.

Bouteloua barbata did not germinate in the tetechera soil; this is the only species with significant differences in the effect of substrate on germination speed (Table 2).

Eragrostis mexicana showed peak germination at 40 mm and 30 °C, reflecting a preference for intermediate conditions of temperature and rainfall. As rainfall has a significant effect on the germination percentage and germination speed of *Eragrostis mexicana*, this species is particularly sensitive to water input (Table 2).

Dalea humilis did not germinate at any treatment of 20 mm, and thus apparently requires relatively high precipitation. As with *P. bipinnatifidum*, it shows a wide tolerance to germinate in the three temperatures. *Dalea humilis* and *F. pedata* do not show significant differences in terms of germination responses in the three substrates (Table 2); the combination of temperature and precipitation determines their germination percentages and germination speed. For the other four species, substrate

type did not significantly affect their germination response, but the combination of all three factors did result in a significant effect on germination percentage and speed.

4. Discussion

It has been suggested that water quantity and distribution during the rainy season regulates the emergence of ephemeral plants in the desert, and in this way influences the composition and local density of the plants (Vidiella and Armesto, 1989). Although clearly humidity is the main restrictive factor for seedling recruitment in the desert (Pemadasa and Lovell, 1974), temperature and soil properties play an important role in the regulation of water availability for the plants (Pugnaire et al., 2004).

Desert annuals have evolved under selective pressures whereby they likely recognize environmental cues that indicate periods of relatively high probabilities for survival and reproduction (Cohen, 1967; Venable and Lawlor, 1980). This kind of response, that arrests germination when environmental conditions are adverse, has been termed predictive dormancy (Venable and Lawlor, 1980).

The results of our experiment, in which temperature, water, and substrate were controlled, clearly demonstrate the different ways in which the six species respond to the diverse combinations of temperature, water, and substrate. These differences are reflected in both germination percentages and germination speed. Although the substrate on its own is not significant in terms of influencing germination, it does play an important role in combination with rainfall and temperature. The only species that does not show sensitivity to substrate in any circumstance is *D. humilis*, while *B. barbata* is the only species for which substrate type, by itself, modified germination speed.

The most abundant species in the study sites is *P. bipinnatifidum*, showing a wide range in water requirements. *Parthenium bipinnatifidum* is present at the three sites, but there were years when it was not recorded. This species might therefore have adapted to dry conditions but with certain restrictions in terms of water and temperature requirements. However, the survival of adults via the maintenance of a reliable seed bank and a high percentage of viable seeds would be enough to assure its permanency in different microclimates, as shown in the germinability tests.

Florestina pedata showed a clear difficulty in germinating with low rainfall. Although we sampled this species only in the sotolinera, it germinated in the three substrates under laboratory conditions. In contrast, *B. barbata* showed a preference for low to medium temperatures and medium to high water input. This species was found only at one site (thorny scrub), and is the species with the narrowest interval of environmental requirements. The plant seems to be very sensitive to micro-environmental changes, as it showed a very low germination fraction and had low percentages of viable seeds. Its preference for low temperature and relatively high rainfall is consistent with the observation that this species is one of the last to appear in the field, during the peak of the rain season.

The species found in two of the three sites are *E. mexicana*, *P. pilosa*, and *D. humilis*. The first was found in the thorny scrub and in the sotolinera in relatively low abundance over the 5 years of sampling (1999-2003), showing a moderate germination in most treatments. Its germination in the tetechera soil (not registered in field) only took place at high water input and temperature (40 and 80 mm; 25 and 30 °C, respectively). Therefore, it is possible that during the sampling period the appropriate combinations of environmental conditions studied in this experiment did not occur, thus preventing the germination and establishment of this rainfall-sensitive species.

Portulaca pilosa was found in the sotolinera and tetechera, showing ample tolerance to temperature fluctuations, being the second most abundant species found in the field. In fact, together with *P. bipinnatifidum*, *Portulaca pilosa* is one of the first species to germinate at the beginning of the rain season when temperatures are relatively high and rainfall is low. Finally, *D. humilis* showed its limitations in terms of germination under low water inputs, although it showed a relatively wide tolerance to temperature. These three species are intermediate between two categories: they have some characteristics of those species found in all three sites (high abundance and high percentage of viable seeds), and share characteristics with species found in only one site (restricted distribution and relatively high sensitivity to microclimatic changes).

The spatial-temporal distribution of annual species in tropical deserts can be partially explained by dispersion ability and specific requirements of water and temperature, combined with soil water retention ability, as reported for deserts throughout the world. Therefore, year-to-year variations in these factors, in a heterogeneous micro-topographic framework in which the different soil types form a complex mosaic, will largely determine the structure and dynamics of the annual plant communities (Rebollo et al., 2001). Environmental effects on the composition of the bank of viable seeds and seedling emergency and survival are species-specific (Espigares and Peco, 1993; Peco and Espigares, 1994), and therefore are an expression of each species' strategies in the face of selective environmental pressures.

It seems that in the Zapotitlán Valley, although there are differences in soil characteristics among the three studied sites, clearly these differences are not solely responsible for the structure of annual communities, as originally suspected from the observed differences in the perennial flora at each site. Therefore, biotic factors such as granivory, seedling herbivory, competition, and pathogen infection should be

considered as important factors in the dynamics of these communities (Crawley, 1997; Edwards and Crawley, 1999). The relatively high diversity of perennial plants might restrain the availability of safe sites for the germination of annual plants. So although the germinating behaviour of annual plants in the Zapotitlán Valley does not vary as reported in other deserts, only a limited number of annual species have adapted to the prevailing conditions in this region. A correlation has been suggested between the richness of perennial and annual plants, expecting a relatively low annual plant diversity in conditions of high productivity (Bazzaz, 1975), as only highly competitive species would success under these conditions. In contrast, regions with relatively low productivity would have relatively high annual plant diversity (Went, 1949; Koller, 1972; Whittaker, 1975).

The variety of germination responses shown by the species analyzed in this study contributes to the understanding of the role that substrate, temperature, and rainfall play in the germination process. In addition, our results emphasize the need for detailed studies of the general patterns of adaptive responses of plants, as well as idiosyncratic differences that are peculiar to each species at the niche level in aspects related to dispersion patterns, dynamics of the bank of seeds, phenology, resource allocation strategies, particular requirements, and biotic interactions (Jakobsson and Ericsson, 2000). This might then lead a more precise understanding of the dynamics of communities of annual plants in desert ecosystems (Rees et al., 2001).

Acknowledgements

This work was funded by DGEP-UNAM and CBS-UAMI. We thank Mariana Rojas who provided valuable technical support and constructively commented earlier drafts of the manuscript. Thanks are also due to Pedro Miranda, Miguel Angel Armella,

Monserrat Jiménez, Luis Fernando Sánchez, and Arleth Aguilar for their assistance. The Ecophysiology Lab at the Instituto de Ecología, UNAM and the Ecology Lab at the UAM-I provided infrastructure facilities for the experiments. This work is part of the PhD research of S. Rivas Arancibia at the UNAM's Posgrado en Ciencias Biológicas Programme.

References

- Bazzaz, F.A., 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*. 56, 485-488.
- Bowers, M.A., 1987. Precipitation and the relative abundances of desert winter annuals: a 6-years study in the Northern Mohave Desert. *Journal of Arid Environments*. 12, 141-149.
- Briones, O., 1994. Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia*. 45, 263-279.
- Clauss, M.J., Venable, D.L., 2000. Seed germination in desert annuals: an empirical test of adaptive bet hedging. *American Naturalist*. 155, 168-186.
- Cohen, D., 1967. Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology*. 16, 1-14.
- Crawley, M.J., 1997. *Plant Ecology*. Blackwell Science Cambridge.
- Edwards, G.R., Crawley, M.J., 1999. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology*. 87, 423-435.
- Espigares, T., Peco, B., 1993. Mediterranean pasture dynamics: the role of germination. *Journal of Vegetation Science*. 4, 189-194.

- Evans, R.A., Kay, B.L., Young, J.A., 1975. The microenvironment of a dynamic annual community in relation to range improvement. *Hilgardia*. 43, 79-102.
- Evans, R.A., Young, J.A., 1989. Characterization and analysis of abiotic factors and their influences on vegetation, in: Huenneke, L.F, Mooney, H.A. (Eds.), *Grassland Structure and Function: California annual grassland*. Kluwer Academic Publisher., Dordrecht, pp. 13-28.
- Freas, K.E., Kemp, P. R., 1983. Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *Journal of Ecology*. 71, 211-217.
- Gutterman, Y., Shem-Tov, S., Gozlan, S., 1998. The effect of post-maturation temperatures and duration on seed germinability of *Plantago coronopus* occurring in natural populations in the Negev Desert highlands, Israel. *Journal of Arid Environments*. 38, 451-453.
- Inouye, R.S., 1980. Density-dependent germination response by seeds of desert annuals. *Oecología*. 46, 235-238.
- Jakobsson, A., Ericsson, O., 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size, and recruitment in grassland plants. *Oikos*. 88: 494-502.
- Juhren, M., Went, F.W., Philipps, E., 1956. Ecology of desert plants. IV Combined field and laboratory works on germination of annuals in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology*. 37, 318-330.
- Kemp, P.R., 1989. Seed banks and vegetation processes in deserts, in: Alessio, M., Parker, V.T., Simpson, L. (Eds.). *Ecology of Soil Seed Bank*, Academic Press Inc. New York, pp. 257-281.
- Koller, D., 1972. Environmental control of seed germination. In: Kozlowski, T. (Ed.), *Seed Biology*. Academic Press. New York, pp. 1-101.

- Montaña, C., Valiente-Banuet, A., 1998. Floristic and life-form diversity along an altitudinal gradient in an intertropical semiarid Mexican region. *The Southwestern Naturalist*. 43, 25-39.
- Pake, C.E., Venable, D.L., 1995. Is coexistence in Sonoran Desert annual plants mediated by temporal variation in reproductive success? *Ecology*. 76, 246-261.
- Pake, C.E., Venable, D.L., 1996. Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology*. 77, 1427-1435.
- Peco, B., Espigares, T., 1994. Floristic fluctuations in annual pastures: the role of competition at the regeneration stage. *Journal of Vegetation Science*. 5, 457-462.
- Pemadasa, M.A., Lovell, P.H., 1974. Factors affecting the distribution of some annuals in the dune system at Aberffraw, Anglesey. *Journal of Ecology*. 62, 403-416.
- Pitt M.D., Heady, H.F., 1978. Responses of annual vegetation to temperature and rainfall patterns in northern California. *Ecology*. 59, 336-350.
- Polis, G. A., 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes, in: Polis, G.A. (Ed.), *The ecology of Desert Communities*, The University of Arizona Press, Tucson, pp. 1-26.
- Pugnaire, F.I., Armas, C., Valladares, F., 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*. 15, 85-92.
- Rebollo, S., Pérez-Camacho, L., García-de Juan, M.T., Rey Benayas, J.M., Gómez-Sal, A., 2001. Recruitment in a mediterranean annual plant community: seed bank, emergent, litter, and intra- and inter-specific interactions. *Oikos*. 95, 485-495.
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S., Tilman, D., 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*. 293, 650-655.

- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*, Limusa, México.
- Smith, S.D., Monson, R.K., Anderson, J.E., 1997. *Physiological Ecology of North American Desert Plants*. Springer. Germany.
- Tamhane, A.C., 1979. A comparison of procedures for multiple comparisons. *Journal of the American Statistical Association*. 74, 471-480.
- Tevis, L. Jr., 1958. A population of desert ephemeral germinated by less than one inch of rain. *Ecology*. 39, 688-695.
- Venable, D.L., Lawlor, L., 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia*. 46, 272-282.
- Vidiella, P.E., Armesto, J., 1989. Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. *Revista Chilena de Historia Natural*. 62, 99-107.
- Villaseñor, J.L., Dávila, P., Chiang, F., 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 50, 135-149.
- Went, F. W., 1948. Ecology of desert plants I. Observation on germination in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology*. 29, 242-253.
- Went, F.W., 1949. Ecology of desert plants II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology*. 30, 1-13.
- Whittaker, R.H., 1975. *Communities and ecosystems*. third ed. Mcmillan, New York.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*, Prentice Hall, New Jersey.
- Zavala-Hurtado, J.A., 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán. Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica*. 1, 99-120.

Table 1. Mean values \pm Standard Error of soil pH, organic matter (O.M.), sand, silt, and clay, total nitrogen (N) and phosphorous (P), and field capacity estimated from soil samples of three sites in the valley of Zapotitlán, Mexico. Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) after a One Way ANOVA and LSD post-hoc tests. * Differences were not evaluated for total N and P because these variables were estimated from one single composite sample.

	n	Thorny scrub	Sotolinera	Tetechera
pH	5	8.582 \pm 0.032 ^a	8.470 \pm 0.032 ^a	8.382 \pm 0.114 ^a
O.M. (%)	5	2.340 \pm 0.261 ^a	3.738 \pm 0.219 ^b	2.664 \pm 0.662 ^{ab}
Sand (%)	5	30.520 \pm 3.262 ^a	44.120 \pm 0.800 ^b	20.520 \pm 4.883 ^a
Silt (%)	5	37.488 \pm 2.734 ^a	38.720 \pm 0.632 ^a	54.720 \pm 7.694 ^b
Clay (%)	5	31.992 \pm 3.680 ^a	17.160 \pm 0.490 ^b	24.760 \pm 4.800 ^{ab}
N (ppm) [*]	1	376	377	407
P (ppm) [*]	1	100	98	120
Field Capacity (%)	5	54.24 \pm 0.007 ^a	27.34 \pm 0.049 ^b	42.79 \pm 0.015 ^c

Table 2. Effects of the three main sources of variation and their interactions (columns) in the germination trials of six annual plant species (rows) in the valley of Zapotitlán, Mexico. Significance for germination percentages and speed (in brackets) according to a Kruskal-Wallis test are shown. (ns = non-significant; *, $p>0.05$; **, $p>0.01$; ***, $p>0.001$).

Species	Soil	Temperature	Rainfall	Soil and temperature	Soil and rainfall	Temperature and rainfall	Soil, temperature and rainfall
<i>Florestina pedata</i>	ns (ns)	*** (**)	*** (***)	ns (ns)	ns (ns)	*** (***)	ns (***)
<i>Portulaca pilosa</i>	ns (ns)	ns (ns)	*** (***)	*** (ns)	** (ns)	*** (ns)	*** (ns)
<i>Bouteloua barbata</i>	ns (**)	*** (*)	** (ns)	** (ns)	** (ns)	*** (***)	* (***)
<i>Eragrostis mexicana</i>	ns (ns)	* (ns)	** (***)	* (ns)	** (ns)	*** (ns)	** (ns)
<i>Parthenium bipinnatifidum</i>	ns (ns)	* (ns)	*** (***)	** (ns)	*** (ns)	*** (ns)	* (ns)

<i>Dalea humilis</i>	ns	*	***	ns	ns	***	ns
	(ns)	(*)	(ns)	(ns)	(ns)	(*)	(ns)

Figure captions

Fig. 1. Germinability (mean \pm standard error) estimated from germination tests on six annual plants species from the valley of Zapotitlán, Mexico. Different letters indicate significant differences after a one-way ANOVA and LSD post-hoc tests. P.b = *Parthenium bipinnatifidum*; D.h = *Dalea humilis*; F.p = *Florestina pedata*; B.b = *Bouteloua barbata*; E.m = *Eragrostis mexicana*; P.p = *Portulaca pilosa*. (ver apéndice 1)

Fig. 2. Percentage of germinated seeds (mean \pm standard error) under all possible combinations of three treatments with three levels each. Temperature (20°, 25° and 30°C), rainfall (20, 40 and 80 mm) and substrate type (thorny scrub, sotolinera and tetechera). Percentages were adjusted to the estimated germinability for each species (see text and Fig.1). Different letters above bars indicate significant differences ($p < 0.01$) among substrates for each treatment level. P.b = *Parthenium bipinnatifidum*; D.h = *Dalea humilis*; F.p = *Florestina pedata*; B.b = *Bouteloua barbata*; E.m = *Eragrostis mexicana*; P.p = *Portulaca pilosa*.

Fig. 1

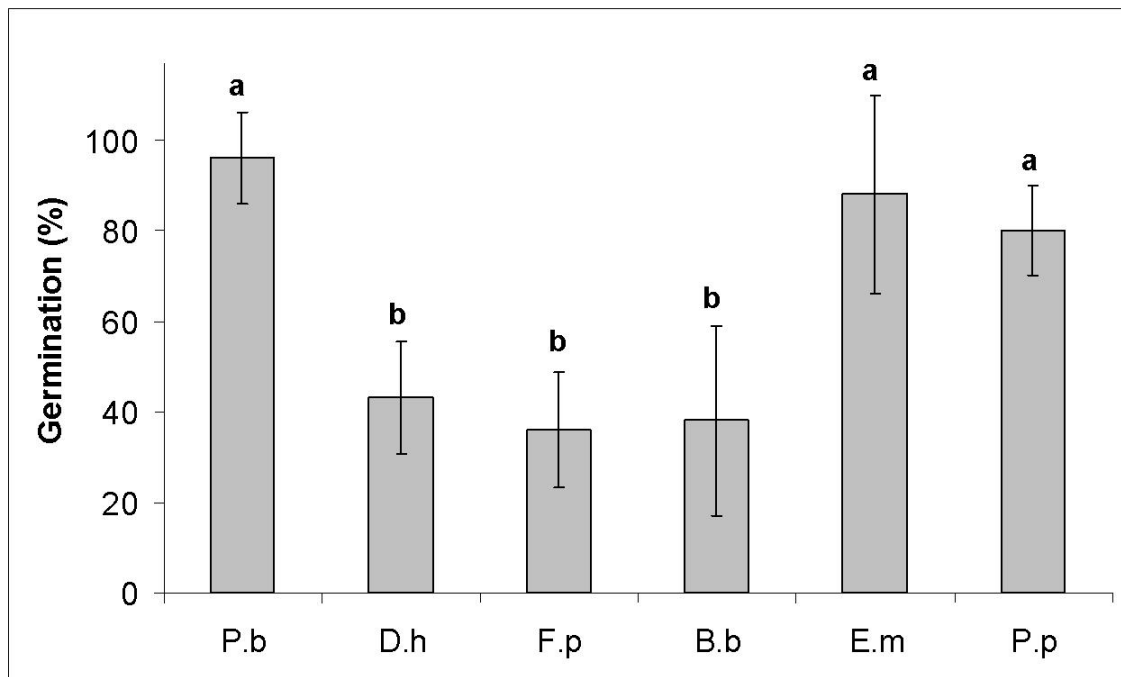
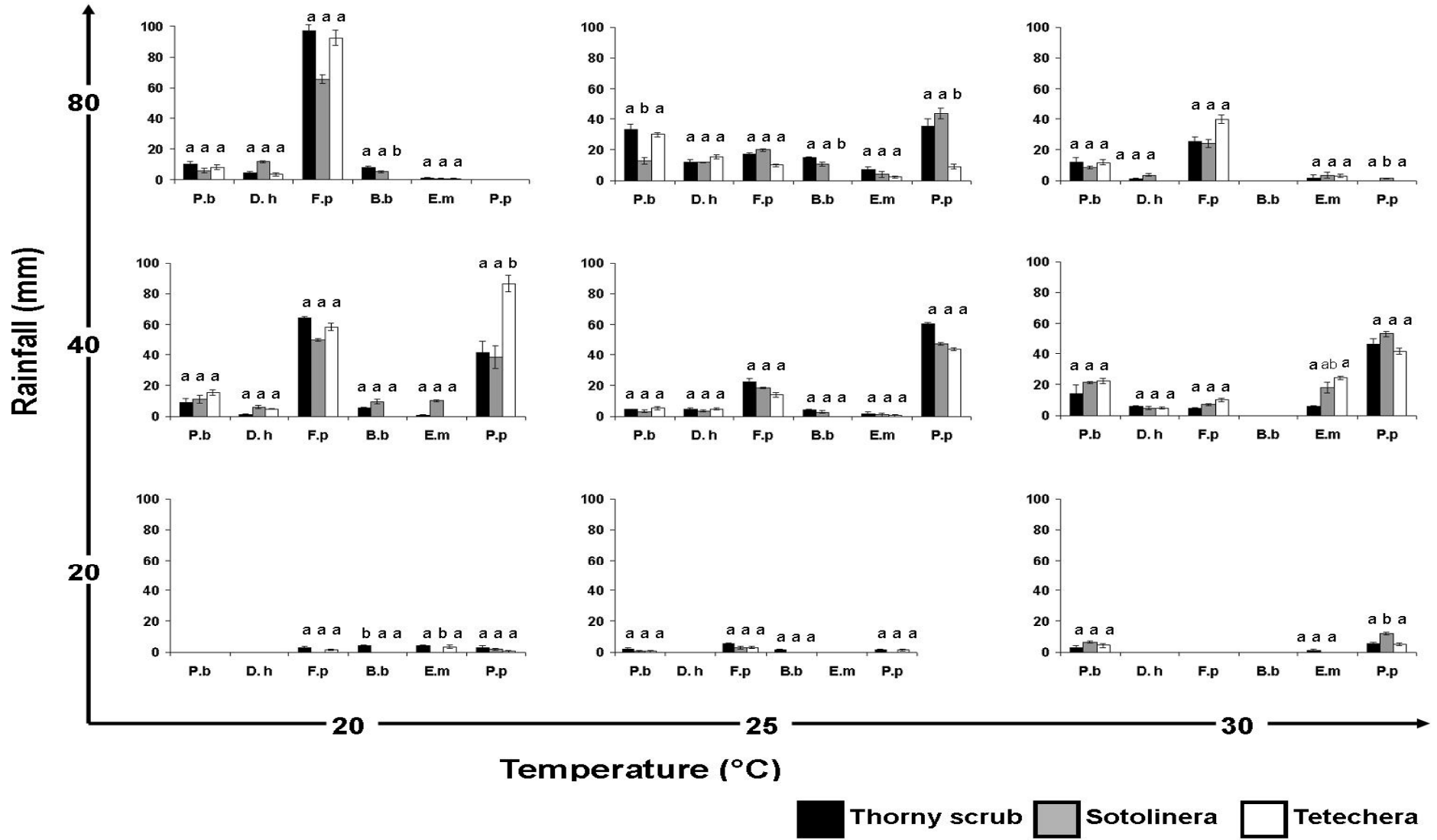


Fig. 2



DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La dinámica de las comunidades de anuales del Valle de Zapotitlán, presenta características de comportamiento similares a las reportadas en otros desiertos del mundo (desierto del Sureste de California, Went, 1942; desierto de Mohave, Koller, 1959; Bowers, 1987; desierto de Sonora y Chihuahua, Inouye, Byers y Brown 1980; Inouye 1982; Davidson, Samson e Inouye 1985; Brown et al. 1986); desierto del Norte de Chihuahua en Norteamérica, Freas y Kemp, 1983; desierto costero de Chile, Vidiella y Armesto 1989; regiones áridas de Rajasthan, India, Jamali, 1990; entre otros). Aunque la peculiaridad de su pobreza de especies de plantas anuales resulta interesante, ya que las pocas especies que han logrado establecerse en esta área exhiben características diferentes, una de otra, en cuanto a requerimientos ambientales y de germinabilidad. Estas características podrían estar estrechamente vinculadas con las historias de vida propias de cada especie.

Las estrategias seguidas por la comunidad de anuales podrían ajustarse a diferentes modelos propuestos en la literatura, particularmente las estrategias de *bet-hedging* (Venable y Brown, 1988; Clauss y Venable, 2000) donde la variabilidad temporal en la supervivencia y reproducción tiene consecuencias importantes para la evolución de las historias de vida y la dinámica poblacional. Si la variabilidad temporal es alta, la mayoría de los individuos en un particular estado de desarrollo mueren. Las plantas anuales de ambientes altamente variables son particularmente vulnerables a la mortalidad durante la fase vegetativa. Y la estrategia adaptativa resulta en la demora de la germinación de

algunas semillas, reduciendo la varianza temporal en el vigor o desempeño individual de las anuales. De acuerdo a este modelo, hay una clara distinción entre semillas provenientes de ambientes más húmedos y las de ambientes más secos. Las plantas de ambientes más secos pueden madurar a una edad más temprana, y producir semillas, lo antes posible, al iniciarse la estación lluviosa. (Clauss y Venable, 2000).

El **Cuadro 1** muestra un análisis de las especies encontradas en el valle de Zapotitlán donde de acuerdo a sus características se podría suponer o no la compatibilidad con la hipótesis de una estrategia *bet-hedging*. Aunque la información que se tiene no es suficiente para sacar conclusiones de este tipo, pueden avanzarse hipótesis que podrían encaminar el rumbo de futuras investigaciones.

Debido que no se encontraron diferencias significativas en cuanto a temperatura y precipitación en los tres sitios estudiados, y los experimentos de laboratorio mostraron que el sustrato es importante en combinación con estos factores para la germinación de las anuales (donde para *B. barbata* fue significativo en sí mismo), es probable que la distribución de las plantas anuales esté relacionada principalmente con variaciones espaciales en las características sustrato, disponibilidad de agua en el suelo y de su eficiencia en la dispersión de las semillas. Así el número de semillas que germinan puede variar considerablemente año con año y de un sitio a otro. Las características del sustrato principalmente en cuanto a la textura fueron reportadas en varios estudios (Szarek *et al.* (1982), Evans and Young (1989), Smith (1997) y Reynolds *et al.* (1997) donde las proporciones de arena, limo y arcilla podrían tener efectos en los

niveles de retención de humedad e intercambio catiónico, afectando así los porcentajes de germinación. La abundancia y distribución de las plantas anuales del Valle de Zapotitlán en cada uno de los sitios, y a lo largo del tiempo, proporciona también, un indicativo de su capacidad de dispersión y de la amplitud de los intervalos en sus requerimientos ambientales para germinar, lo cual les permite establecerse en una mayor cantidad de micrositios. Por lo que se han agrupado las especies de plantas anuales del Valle de Zapotitlán según su presencia en tres, dos o un sitio. Este método resulta útil para encontrar semejanzas en cuanto a abundancias y conducta germinativa.

Por otro lado, los dos enfoques: trabajo en campo y laboratorio, que se realizaron para el análisis de la comunidad de anuales del Valle de Zapotitlán, han arrojado resultados que están coherentemente relacionados y han sido complementarios uno del otro. Respecto a los requerimientos ambientales de cada especie, se puede observar que la aproximación efectuada a través del CCA entre la distribución de especies y variables ambientales en campo concuerda con la encontrada en un análisis experimental del efecto del riego y la temperatura en 6 de estas especies (**Capítulo II, figura 2,**).

Allionia incarnata es la especie más abundante en el valle de Zapotitlán, encontrándose en todos los sitios y durante todos los años (**Capítulo I, cuadro 2 y figura 3**). Presenta porcentajes de germinabilidad bajos (**Apéndice I**), y requiere escarificación mecánica para que la semilla germine (latencia física); la dificultad en la escarificación y las implicaciones de tiempo impidieron que esta especie fuera una de las seleccionadas para trabajar con los experimentos de laboratorio.

Sin embargo, su conducta en campo, respecto a los factores ambientales, sugieren amplios intervalos en sus requerimientos de precipitación y temperatura, ya que parece ser la especie que germina también a altas temperaturas y con relativamente baja precipitación. Su distribución amplia en el Norte y centro de México confirma dicha tolerancia. Observaciones en campo señalaron que es una de las especies más visitadas por las hormigas y probablemente esto podría tener efectos sobre su dispersión. Es también la única especie que consistentemente se separa del resto en los análisis de conglomerados (**Capítulo I, figura 7**). Esta especie podría haberse adaptado a condiciones más variables y secas que las demás especies anuales (tal vez proviene de un ambiente mucho más seco, que el del Valle de Zapotitlán) ya que como se mencionó anteriormente y según el modelo *bet-hedging*, las plantas de ambientes más secos pueden madurar a una edad más temprana, y producir semillas al iniciarse la estación lluviosa. Podría ser entonces, la que resulta más compatible con dicho modelo. No se han hecho estudios poblacionales de esta especie, solo existen registros florísticos que la han reportado para desiertos de Norteamérica (Arizona, Texas, Nuevo México, California, Sonora y Chihuahua) y para Sud-América (Venezuela, Bolivia, Perú, Chile y Argentina) (Colección, Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México). Es importante notar que aunque para el Valle de Zapotitlán es la especie más abundante, los estudios hechos con anuales en otros desiertos de América no la mencionan (Inouye, Byers y Brown, 1980; Inouye, 1982; Freas y Kemp, 1983; Davidson, Samson e Inouye, 1985; Brown *et al.*, 1986; Evans y Young, 1989; Kemp, 1989; Vidiella y Armesto, 1989; Thompson *et al.*, 1997 y Preston y Baldwin, 1999). Esto podría deberse a que, en realidad, en la mayoría

de estos estudios se han seleccionado solo algunas especies de anuales para probar hipótesis de granivoría, competencia, tratamientos de humedad, etc. O bien, en los pocos estudios, donde se proporciona un listado florístico, podría haber sucedido que la especie no aparece por resultar escasa (no apareció en los sitios estudiados) o por falta de coincidencia con las áreas donde se encuentra. Sin embargo la falta de información hace que esta posibilidad quede en terreno de la especulación.

Aunque *Kallstroemia rosei* también está presente en los tres sitios (**Capítulo I, cuadro 2 y figura 3**), sólo resulta abundante en Tetechera, y solo en 3 años (1999, 2002, y 2003). Es de llamar la atención que en 1999, el año con menor precipitación y temperatura más baja, presenta su mayor abundancia, al mismo tiempo que en los años 2002 y 2003 resulta también abundante cuando la precipitación total fue de las más altas (**Capítulo I, figura 2**), aunque en el 2002, al igual que en 1999, la temperatura también fue baja, en el 2003 se presentan las temperaturas más altas. Esto podría estar sugiriendo un amplio intervalo de condiciones ambientales para las cuales germina. Entonces ¿por qué no es tan abundante como *A. incarnata*?. Por otro lado esta especie presenta una distribución restringida al centro del país. Una posible respuesta podría estar en las peculiares condiciones de rompimiento de la latencia para esta especie (**ver Apéndice I**) y que podría ser uno de las principales causas que limitan su distribución, ya que se requirieron tratamientos alternados de frío y calor para hacerla germinar y las semillas fueron fotoblásticas negativas (por tal motivo tampoco fue una de las especies que se trabajaron en laboratorio). No obstante, a pesar de esta compleja combinación de factores ambientales para germinar,

resultó abundante en campo, mostrando intervalos amplios de requerimientos de temperatura y precipitación como lo mostró el análisis CCA (**Capítulo I, figura 6,**). Por lo que, es muy probable que también sea compatible con una hipótesis *bet-hedging*. A pesar de que otra especie del mismo género (*Kallstroemia grandiflora*) fue reportada en estudios de granivoría y competencia para el desierto de Chihuahua (Samson *et al.*, 1992), al igual que *A. incarnata*, no se han hecho estudios poblacionales de esta especie y solo existen registros florísticos que la han reportado para Noreste y Centro de México, existiendo solo un reporte para Chiapas (colección, Herbario de la Universidad de Texas y colección del Jardín Botánico de Missouri). Aunque en los estudios de anuales, no ha sido reportada para otros desiertos de América, el género tiene una distribución muy amplia en México y Centroamérica (Belice, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Puerto Rico, Honduras, Colombia) donde se presenta en regiones más bien del caribe.

De las especies que se trabajaron en laboratorio, *Parthenium bipinnatifidum*, *Portulaca pilosa* y *Florestina pedata* mostraron intervalos amplios en sus requerimientos ambientales con valores altos de germinación (**Capítulo II, figuras 1 y 2**), lo que explicaría la abundancia que presentaron en campo.

Particularmente *P. bipinnatifidum*, que es la segunda especie más abundante después de *A. incarnata*, tiene una amplia distribución en el país y los altos porcentajes de germinabilidad en sus semillas son consistentes con la amplitud de condiciones, mostrada en los experimentos de laboratorio (**Capítulo II, figuras 1 y 2**). Es posible que su sensibilidad a las bajas temperaturas y a la escasez de humedad, así como el efecto del sustrato en la cantidad de semillas

germinadas (**Capítulo II, figura 2**) sean los factores principales por los cuales esta especie, aunque estuvo presente en todos los sitios, no todos los años fue registrada, como ocurrió con *A. incarnata*.

CUADRO 1. Hipótesis acerca del seguimiento de estrategias de supervivencia que son compatibles con el modelo Bet- hedging, para las plantas anuales del valle de Zapotitlán. La columna para hipótesis sobre la

Especie	Requerimientos ambientales	Germinación laboratorio	Germinación campo	Germinabilidad de las semillas	Hipótesis de Mortalidad	Hipótesis de Historia de vida
<i>Parthenium bipinnatifidum</i>	20 – 80 mm 20°- 30° C	media	media-alta	96%	Baja (juv) Alta (adul)	<i>Bet-hedging</i>
<i>Portulaca pilosa</i>	30 – 80 mm 25° - 30° C	alta	alta	80%	Baja (juv) Alta(adul)	<i>Bet-hedging</i>
<i>Bouteloua barbata</i>	40 – 80 mm 20°- 25° C	baja	muy baja	38%	Alta (juv) Baja (adul)	No <i>Bet-hedging</i>
<i>Eragrostis mexicana</i>	40 – 80 mm 20° - 30° C	baja	media	88%	Baja (juv) Alta (adul)	<i>Bet-hedging</i>
<i>Florestina pedata</i>	40 – 80 mm 20° - 30° C	alta	media	36%	Baja (juv) Alta (adul)	<i>Bet-hedging</i>
<i>Allionia incarnata</i>	20 – 80 mm 20° - 30° C	¿?	muy alta	45%	Baja (juv) Alta (adul)	<i>Bet-hedging</i>
<i>Kallstroemia rosei</i>	Precip. Media Temp. media	¿?	alta	42%	Baja (juv) Alta (adul)	<i>Bet-hedging</i>
<i>Flaveria ramosissima</i>	Precip. baja Temp. Alta	alta (tratamientos de prueba)	baja	70%	Baja (juv) Alta (adul)	<i>Bet-hedging</i>
<i>Euphorbia cyathophora</i>	Precip. baja Temp.alta	¿?	baja	¿?	Alta (juv) Baja (adul)	?
<i>Gomphrena decumbens</i>	Precip. Alta Temp. media	¿?	baja	53%	Baja (juv) Alta (adul)	<i>Bet-hedging</i>
<i>Dalea humilis</i>	40 - 80 mm 20° - 30° C	media	baja	43%	Baja (juv) Alta (adul)	<i>Bet-hedging</i>

Esta especie podría haberse adaptado a condiciones secas pero con restricciones mayores que *A. incarnata* en cuanto a sus requerimientos. Aunque la fracción de semillas germinadas sería mucho menor que la de ésta última, la supervivencia de los adultos sería suficiente como para asegurar su permanencia en distintos microclimas, a través del mantenimiento de un buen banco de semillas. *P. bipinnatifidum* presenta muy altos porcentajes de germinabilidad (semillas con quiescencia) que asegurarían su permanencia en el banco de semillas. Es muy probable que esta especie esté siguiendo estrategias *bet-hedging*. También, es una especie que solo ha sido reportada en México (bases de datos de la REMIB que tienen conexión con CONABIO) página web (cómo se cita y como bva la referencia?). Y que no tiene reportes en los estudios hechos con anuales.

Portulaca pilosa mostró en laboratorio sensibilidad a niveles altos de humedad, y no registró diferencias de germinación debidas a la temperatura (**Capítulo II, cuadro 2 y figura 2**). Esta especie solo fue registrada en Sotolinera y Tetechera, con niveles altos de abundancia para el primer sitio. Aunque, al igual que *P. bipinnatifidum* no mostró diferencia entre los tres sustratos, si presenta respuestas significativas a la combinación de los tres factores. Es posible que su respuesta negativa a un alto aporte de agua esté en relación con los niveles de arcilla (**Capítulo II, Cuadro 1**) que presenta el Matorral (donde no fue registrada (**Ver Capítulo I, introducción**, Szarek *et al.* (1982), Evans and Young (1989), Vidiella y Armesto (1989), Smith (1997) y Reynolds *et al.* (1997). Además el contenido de arena (**Capítulo II, Cuadro 1**), en los sitios donde ésta se ubica, permitiría un drenaje rápido de agua impidiendo que la humedad aumente en exceso. Los porcentajes altos de germinabilidad de sus semillas (con quiescencia)

serían otro factor que contribuye a su abundancia (**Capítulo II, figura 1**). Presenta una distribución amplia en México y Centroamérica, llegando a haber registros de ella en Hawai, Vietnam y Kenia, (colección del Jardín Botánico de Missouri) ambientes que podrían ser más húmedos. Sería interesante realizar estudios poblacionales de esta especie similares a los que realizaron Clauss y Venable, (2000). para entender un poco más cómo ha sido su historia de vida. Al igual que las anteriores no hay reportes de ella en los estudios realizados con anuales en otros desiertos de América, sólo Samson (1992) reporta otra especie (*Portulaca pàrvula*) para el desierto de Chihuahua.

Eragrostis mexicana también mostró porcentajes altos de germinación con alta temperatura, pero resultó ser sensible a los cambios de precipitación, mostrando un porcentaje máximo de germinación a 40 mm, y porcentajes muy bajos con valores mayores y menores de precipitación (80 y 20 mm; **Capítulo II, cuadro 2 y figura 2**). Al igual que con las especies anteriores, el sustrato es importante cuando entra en combinación con estos factores. Es una especie abundante en campo, aunque solo fue registrada en dos sitios (Matorral y Sotolinera; **Capítulo I, cuadro 2**), mismos que presentan porcentajes altos de arena (**Capítulo II, Cuadro 1**), la cual podría jugar un papel importante para esta especie, moderando la disponibilidad de agua en el suelo Szarek *et al.* (1982), Evans and Young (1989), Vidiella y Armesto (1989), Smith (1997) y Reynolds *et al.* (1997).

También muestra porcentajes altos de germinabilidad (semillas quiescentes; **Capítulo II, figura 1**) lo cual concuerda con su estatus de

abundancia. Tiene una amplia distribución en América, habiéndose encontrado un solo registro en Alemania (colección del Jardín Botánico de Missouri). Aunque no hay reportes de esta especie en estudios previos en desiertos de América, la familia Poaceae tiene sin duda amplia representación en el hábito de vida anual como sucede en el desierto de Sonora (Smith, 1997), Mohave (Bowers, 1987), los pastizales de California (Evans y Young, 1989), Arizona (Kemp, 1989), en el desierto Chileno (Vidiela y Armesto, 1989) y de Chihuahua (Samson, 1992).

Dalea humilis fue tolerante a la temperatura pero requiere una alta precipitación para germinar en laboratorio (**Capítulo II, cuadro 2 y figura 2**), y aunque fue registrada en dos sitios (Sotolinera y Tetechera; **Capítulo I, Cuadro 2**) no es una especie abundante. Presenta también bajos niveles de germinabilidad (semillas quiescentes) (**Capítulo II, figura 1**), y una distribución restringida al centro de México. No hay reportes de esta especie en otros estudios, aunque existe mención de otra especie *Dalea brachystachys* en el desierto de Chihuahua (Samson, 1992).

Flaveria ramosissima que resultó ser endémica del Valle, fue registrada en Matorral (1999 y 2001) y Sotolinera (2003), en realidad fueron pocos años y su abundancia fue baja (**Capítulo I, cuadro 2 y figura 3**). Aunque para el sitio de Tetechera no fue registrada, sí fue observada dentro de esta asociación de perennes, principalmente cerca de las orillas del río, lejos del sitio de estudio. De acuerdo a su conducta en campo, es una especie que germina con temperaturas medias-altas y con relativamente baja precipitación (**Capítulo I, figura 6**), por lo que podría aparecer al inicio o mediados de la temporada lluviosa. Presentó porcentajes altos de germinabilidad (**ver Apéndice I**) y no requiere escarificación

para germinar, presenta quiescencia. Su escasez en campo impidió que fuera una de las especies que se trabajaran en laboratorio. Estas características hacen pensar que podría tener requerimientos muy específicos, los cuales solo le permiten germinar en sitios donde las condiciones micro-ambientales son adecuadas. El genero *Flaveria* tiene una amplia distribución en México, Norte y Sudamérica (bases de datos de la REMIB que tienen conexión con CONABIO)

Portulaca pilosa, *Eragrostis mexicana*, *Dalea humilis*, y *Flaveria ramosissima* son especies que se hallaron en 2 sitios y podrían encontrarse intermedias entre dos categorías: las presentes en los tres sitios y similares a las exclusivas de un sitio, pero con una tolerancia mayor a los cambios ambientales e intervalos mayores en sus fracciones de germinación. Por otro lado, también, podrían estar respondiendo de forma más clara (que las otras especies) a un gradiente en las condiciones ambientales (mayor abundancia en un sitio, más escasas en otro y ausentes en el tercero, **Capítulo I, figura 3**), situación que no ha permitido una distribución más amplia de estas especies. No podemos dejar de lado que, posiblemente las interacciones bióticas también podrían jugar un papel importante. Estas cuatro especies, muy posiblemente, serían también compatibles con el modelo *bet-hedging* de supervivencia.

Aunque *Florestina pedata*, también mostró niveles altos de abundancia (**Capítulo I, figura 3**), esta especie fue registrada en un solo sitio, y en laboratorio a pesar de germinar en intervalos amplios de precipitación y temperatura, mostró preferencia por temperaturas más bajas y abundante precipitación (**Capítulo II,**

figura 2). Fue una de las especies, junto con *D. humilis*, que no mostró sensibilidad al sustrato (**Capítulo II, cuadro 2**) por lo que su restricción a un solo sitio podría, probablemente, deberse a otro tipo de factores como su capacidad de dispersión, su historia de vida y la viabilidad de sus semillas. Es importante notar la baja germinabilidad (**ver Capítulo II, figura 1**) que presenta en las pruebas de laboratorio (semillas quiescentes), y su restringida distribución al centro de México. Al igual que las anteriores no hay reportes de ella en la literatura, salvo en listados florísticos y herbarios. Esta especie podría estar también ajustándose al modelo *bet-edging*.

Gomphrena decumbens, aunque muestra una distribución amplia, resulta más abundante hacia el centro y sur de México. En el Valle de Zapotitlán solo fue registrada en la Sotolinera, con abundancias relativamente bajas (**Capítulo I, cuadro 2 y figura 3**). Las pruebas de germinabilidad (**ver Apéndice I**) revelaron que esta especie requiere de escarificación para poder germinar (latencia física), y después de varias pruebas, fueron necesarias inmersiones en ácido sulfúrico durante un periodo de 30 segundos. Los porcentajes de germinabilidad fueron bajos, y el ACC (**Capítulo I, figura 6**) sugiere que podría tener preferencia por temperaturas medias y precipitación media-alta. Esto pudiera ser uno de los factores para que esta especie germine tardíamente durante la estación lluviosa. Y por otro lado las características de escarificación de sus semillas podrían estar relacionadas con algún tipo de asociación con organismos granívoros. No hay ningún reporte de la especie en estudios previos ni tampoco el género se encuentra reportado.

La única especie, de las trabajadas en laboratorio, que mostró sensibilidad al sustrato fue *Bouteloua barbata* (**Capítulo II, cuadro 2**) tanto para los porcentajes como en la velocidad de germinación. No germinó en ninguno de los tratamientos de 30°C, ni tampoco en el sustrato de Tetechera (**Capítulo II, figura 2**), requiriendo aportes altos de precipitación. Y a pesar de su amplia distribución en el Norte y centro de México, los porcentajes de germinabilidad de sus semillas (quiescencia), fueron bajos (**Capítulo II, figura 1**). En campo esta especie sólo fue registrada en el Matorral, con una abundancia muy baja (**Capítulo I, cuadro 2 y figura 3**). Es posible que su sensibilidad al sustrato y la necesidad de elevados niveles de humedad sean los factores responsables de su presencia solo en Matorral, donde el alto contenido de arcilla aporte la humedad necesaria para la germinación de esta especie, cuando la estación de lluvias está bien avanzada Szarek *et al.* (1982), Evans and Young (1989), Vidiella y Armesto (1989), Smith (1997) y Reynolds *et al.* (1997). Es la única especie que aparece mencionada en los estudios de Samson (1992) en el desierto de Chihuahua, donde es reportada también como anual de verano y fue excluida de los tratamientos para determinar granivoría y competencia debido a que fue muy escasa en todos los años.

Bouteloua barbata, *Gomphrena decumbens* y *Florestina pedata* serían las especies con el intervalo más estrecho de requerimientos ambientales. Representarían el caso opuesto de *A. incarnata* y tendrían una distribución mucho más restringida. Parecen muy sensibles a los cambios microambientales por lo que presentarían una fracción de germinación baja en sus semillas. Todas

presentan porcentajes bajos de germinabilidad. Sin embargo, y de acuerdo al análisis de **Cuadro 1** podemos separarlas en dos grupos claros, donde *G. decumbens* y *F. pedata* tiene mayor abundancia que *B. barbata* y con mayor tolerancia a temperaturas altas, y baja precipitación, y *B. barbata* con intervalos estrechos y preferencia por las temperaturas bajas y mayor humedad. Así mientras que el primer grupo todavía es compatible con un modelo *bet-hedging*, *B. barbata* no, ya que la poca tolerancia a altas temperaturas y requerimientos elevados de humedad, podrían encaminarse a una mayor mortalidad infantil, en años donde pudiera haber lluvias esporádicas y abundantes en combinación con altas temperaturas.

En el caso de *Euphorbia cyathophora* el registro de abundancia fue de los más bajos (**Capítulo I, figura 3**), y por esta razón no se contó con la cantidad de semillas requeridas para las pruebas de germinabilidad, ni tampoco hubo suficientes para realizar pruebas en laboratorio. Aunque el ACC (**Capítulo I, figura 6**) muestra que sus requerimientos de precipitación son bajos y requiere temperaturas de medias a bajas, sólo se encuentra presente en un sitio, lo cual podría indicar que el sustrato y otros factores bióticos (como competencia, falta de polinizadores, herbivoría, etc) estarían jugando un papel importante en la distribución de esta especie, ya que se encuentra ampliamente distribuida en México y habría de esperarse fuese más abundante en el Valle de Zapotitlán. De manera que resulta imposible avanzar ninguna hipótesis sobre su compatibilidad con un modelo *bet-hedging*. No hay registro de la especie en estudios previos, sin embargo, tres géneros de *Euphorbia* fueron reportados dentro de las anuales de

verano para el desierto de Chihuahua (Samson, 1992) (*Euphorbia existipula*, *E. micromera* y *E. serrula*) todas muy raras durante los años de estudio.

Riqueza de especies de plantas anuales en desiertos del mundo

Resulta interesante notar que las once especies anuales encontradas en el Valle de Zapotitlán, constituyen un número bajo si lo comparamos con el número de especies que se han reportado para otros desiertos del mundo (**ver Cuadro 2**), con excepción de Palestina y el Valle del Mar Muerto, que muestran un número muy bajo de especies anuales (5 y 15 respectivamente) los demás desiertos presentan números elevados. En ninguno de estos estudios se reporta tampoco si son sistemas diversos en cuanto a plantas perennes.

Aunque resulta tentador suponer que en el valle de Zapotitlán podría estarse corroborando lo reportado en la literatura (Went, 1949; Koller, 1972 y Whittaker, 1975) respecto a que una zona árida con alta diversidad de perennes debe presentar una baja diversidad de especies anuales, no existen estudios que relacionen la diversidad de anuales con la diversidad de especies perennes, y por tanto, no es posible aseverar que la baja diversidad de anuales encontradas en el Valle de Zapotitlán se deba únicamente a este hecho.

CUADRO 2. Riqueza de especies de plantas anuales en otros desiertos

DESIERTO	NÚMERO DE ESPECIES ANUALES REPORTADAS	ESTACIÓN	AUTOR
Desierto del Sureste de California	30		Went, 1942
Desierto de Mohave (Joshua Tree Nat. Mont., CA)	49	verano e invierno	Juhren, Went y Philipps, 1956
Desierto de Sonora y Arizona	100	invierno	Shreve y Wiggins, 1964
Desierto de Baja California	114	invierno	Aschmann, 1967
Desierto de Mohave (Rock Valley, NV)	58	invierno	Beatley, 1967
Desierto de Palestina	5	verano	Negby, 1968
Desierto de Sonora (Silverbell, AZ)	57	verano e invierno	Thames, 1974, 1975
Desierto de Sonora (Cave Creek, AZ)	38	invierno	Halvorson y Patten, 1975
Valle del Mar Muerto	15	verano	Danin, 1976
Desierto de Negev	62	invierno	Loria y Noy-Meir, 1980
Desierto de Judea	38	invierno	Danin, 1978
Har Gilo, Israel	187		Shmida y Ellner, 1984
Desierto de Mohave (Rock Valley, NV)	56	invierno	Bowers, 1987
Desierto costero de Chile	24	invierno	Vidiella y Armesto 1989
Desierto de Chihuahua	58	verano invierno	Samson <i>et al.</i> , 1992
Desierto de Kuwait	37	verano	Brown, 2002

Existen otros factores que también podrían estar influyendo, como las historias de vida de las especies anuales, donde la aparición de barreras geográficas hubiese limitado la dispersión, ya que después de todo, el alto grado de endemismo del valle es una indicación clara de un cierto grado de aislamiento geográfico. Sería interesante realizar estudios más detallados a este respecto, pues la comprensión de la interacción entre anuales y perennes es un paso más hacia el entendimiento del papel que juegan estas comunidades, en los ecosistemas desérticos.

La dinámica de la comunidad de anuales del valle de Zapotitlán está intrínsecamente ligada a las características de las especies que la constituyen. Resultó claro que la estructura de las comunidades analizadas es diferente en los tres sitios de estudio, y que dichas diferencias en estructura no son debidas únicamente a diferencias en el sustrato, como se había supuesto al inicio de éste estudio. No obstante el sustrato está jugando un papel importante cuando se considera en combinación con los otros dos factores, y para aquellas especies donde la humedad es muy importante, podría ser un factor limitante en la distribución y desempeño de éstas.

A pesar de que los resultados del análisis de relación de especies con sitios abiertos o sombreados no resultaron concluyentes, es necesario llevar a cabo mayores estudios enfocados a esta cuestión, ya que no se tienen los elementos necesarios para asegurar que en el Valle de Zapotitlán las plantas anuales no tienen preferencia por germinar en sitios bajo arbusto o en sitios abiertos, como se ha reportado en otros desiertos. Por otro lado, a través del análisis de laboratorio queda claro el por qué el análisis de conglomerados no mostró claras similitudes

entre las especies, ya que éstas muestran diferencias marcadas en sus requerimientos y estrategias de germinación.

Por otro lado, las comunidades de plantas anuales difieren entre los tres sitios, no solamente por sus características de diversidad, estructura y abundancias, sino también por la presencia de diferentes comunidades de plantas perennes. El hecho de que haya una relación entre la alta diversidad de perennes y la baja diversidad de anuales (como ha sido reportada en la literatura) no se cumple a escala local, ya que la diversidad en los tres sitios parece ser proporcional, es decir, a mayor diversidad de perennes mayor diversidad de anuales (**Capítulo I, figura 5**). De cualquier forma la baja diversidad de anuales en el valle de Zapotitlán podría obedecer a otros factores y no necesariamente a la presencia de perennes como sugiere la literatura. Es importante notar, sin embargo, que el sitio de Sotolinera (el más diverso en anuales y en perennes) podría estar presentando condiciones ambientales muy favorables para la flora perenne del valle, siendo al mismo tiempo uno de los sitios con mayor grado de perturbación humana, lo cual explicaría la presencia de una gran cantidad de especies anuales.

De cualquier forma, podría ser posible que la presencia de una gran cantidad de perennes en la zona, haya limitado la distribución y permanencia de las plantas anuales, siendo solo algunas especies las que han sido capaces de adaptarse y permanecer a pesar de la escasa disponibilidad de sitios adecuados para la germinación de las semillas. Pero para probar esta hipótesis es necesario un muestreo mucho mas extenso donde un análisis exhaustivo mostrara una

relación significativa entre diversidades, además de mayores estudios encaminados a probar este hecho.

Aún quedan muchas interrogantes por responder respecto a la dinámica de las plantas anuales de esta zona tropical. Estudios acerca del banco de semillas, de competencia entre anuales, competencia entre anuales y perennes, sobre granivoría y hervivoría, quedan aún por realizarse. Sin embargo, este trabajo representa una primera aproximación a la comprensión del funcionamiento de este tipo de comunidades, bajo condiciones de alta diversidad y donde la presencia de especies perennes con ciclos de vida muy largos (muchas de ellas endémicas) podría estar relacionada con estados sucesionales tardíos. Bajo estas circunstancias, resulta interesante la presencia de comunidades de plantas anuales, ya que esto podría verse desde dos enfoques: taxa anuales con características que les han permitido permanecer a través del tiempo, adaptándose a las modificaciones realizadas por la vegetación de sucesión secundaria; o bien taxa anuales que han comenzado a invadir áreas cada vez más perturbadas, presagiando tal vez una pérdida gradual de éste único y peculiar ecosistema mexicano.

REFERENCIAS

- Aschmann, H. 1967. The central desert of Baja California: demography and ecology. Riverside, California. Manessier. 282 pp.
- Beatley, J. C. 1967. Survival of winter annuals in the northern Mojave desert. Ecology. 48: 745-750.
- Bowers, M. A. 1987. Precipitation and the relative abundances of desert winter annuals: a 6-Years Study in the Northern Mohave Desert. Journal of Arid Environments. 12: 141-149.
- Brown, J. H., Davidson, D. W., Munger, J. C. e Inouye, R. S. 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. J. Diamond and T.J. Case (eds.), Community Ecology. New York: Harper and Row.
- Brown, G. 2002. Species richness, diversity and biomass production of desert annuals in an ungrazed *Rhanterium epapposum* community over three growth seasons in Kuwait. Plant Ecology. 165:53-68.
- Clauss, M. J. y Venable, D. L. 2000. Seed germination in desert annuals: an empirical test of adaptive bet hedging. American Naturalist. 155: 168-186.
- Danin, A. 1976. Plant species diversity under desert conditions. I. Annual species diversity in the Dead Sea Valley. Oecologia. 22: 251-259.
- Danin, A. 1978. Species diversity of semishrub xerohalophyte communities in the Judean desert of Israel. Israel Journal of Botany. 27: 66-76.

- Davidson, D. W., Samson, D. A. e Inouye, R. S. 1985. Granivory in the Chihuahuan Desert: Interaction Within and Between Trophic Levels. *Ecology*. 66: 486-502.
- Evans, R. A. y Young, J. A. 1989. Characterization and analysis of abiotic factors and their influences on vegetation, in: Huenneke L.F and H.A. Mooney (Eds.), *Grassland structure and function: California annual grassland*. Kluwer Academic Publisher. Netherlands. 13-28.
- Freas, K. E. y Kemp, P. R. 1983. Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *Journal of Ecology*. 71: 211-217.
- Halvorson, W. L. y Patten, D. T. 1975. Productivity and flowering of winter ephemerals in relation to Sonora desert shrubs. *American Midland Naturalist*. 93: 311-319.
- Inouye, R. S., Byres, G. S. y Brown, J. H. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology*. 61: 1344-1351.
- Inouye, R. S. 1982. *Population Biology of Desert Annuals Plant*. Ph.D dissertation, University of Arizona, Tucson.
- Jamali, T. I. K. 1990. Temperature regulating germination mechanism in *Indigofera hochstetteri*. Baker in a semi-arid region and its survival value. *Environmental Education and Information. A Quarterly International Journal*.

- University of Salford in association with The Tidy Britain Group. Vol 9 3: 131-140.
- Juhren, M., Went, F. W. y Philipps, E. 1956. Ecology of desert plants. IV Combined field and laboratory works on germination of annuals in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology*. 37, 318-330.
- Kemp, P. R. 1989. Seed banks and vegetation processes in deserts, *in* " Ecology of soil seed bank (Mary Alessio Leck, V.Thomas Parker, Rober L. Simpson, eds). Academic Press Inc. USA. 257-281.
- Koller, D. 1959. Germination. *Scientific American*. 200: 75-84.
- Koller, D. 1972. Environmental control of seed germination. In: Kozlowski, T. (Ed.), *Seed biology*. Academic Press. New York. 1-101.
- Loria, M y Noy-Meir, I. 1980. Dynamics of some annual populations in a desert loess plain. *Israel Journal of Botany*. 28: 211-225
- Negby, M. 1968. The status of summer annuals in Palestine. *Israel Journal of Botany*. 17: 217-221.
- Preston, C. A. y Baldwin, I. T. 1999. Positive and negative signals regulate germination in the post-fire annual: *Nicotiana attenuata*. *Ecology*. 80: 481-494.
- Reynolds, H. L., Hungate, B. A., Chapin III, F. S. y D'Antonio, C. M. 1997. Soil heterogeneity and plant competition in an annual grassland. *Ecology*. 78(7): 2076-2090.

- Samson, D. A., Philippi, T. E. y Davidson, D. W. 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan desert. *Oikos*. 65: 61-80.
- Szarek, S. R., Smith, S. D. y Ryan, R. D. 1982. Moisture stress effects on reproductive growth of two Sonoran desert annuals. *American Midland Naturalist*. 108: 338-3345.
- Shmida, A. y Ellner, S. 1984. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetation*. 58: 29-55
- Shreve, F. y Wiggins, I. 1964. *Vegetation and flora of the Sonora desert*. Stanford, Calif. Stanford University Press.
- Smith, S. D., Monson, R. K. y Anderson, J. E. 1997. *Physiological ecology of North American desert plants*. Ed. Springer. Germany.
- Thames, J. L. 1974. Tucson basin validation site report, U.S. International Biological Program Desert Biome Research Memo 74-3. Logan, Utah: Utah State University. 33 pp.
- Thames, J. L. 1975. Tucson basin validation site report, U.S. International Biological Program Desert Biome Research Memo 75-3. Logan, Utah: Utah State University. 26 pp.
- Thompson, K., Bakker, J. P. y Bekker, R. M. 1997. *Soil seed banks of North-West Europe: Methodology, Density and Longevity*. University Press. Cambridge.
- Venable, D. L. y Brown, J. S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*. 131: 360-384.

- Vidiella P. E y Armesto, J. J. 1989. Emergence of ephemeral plant species from soil Samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. *Revista Chilena de Historia Natural*. 62: 99-107.
- Went, F. W. 1942. The dependence of certain annual plants on shrubs in Southern California desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 69 (2): 100-114.
- Went, F. W. 1949. Ecology of desert plants II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology*. 30: 1-13.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. third ed. Mcmillan, New York.

APÉNDICE I

Las pruebas de germinabilidad también fueron efectuadas para aquellas especies que solo se analizaron en campo, la **Figura 1** muestra el resultado de dichas pruebas para las especies que no se trabajaron en laboratorio.

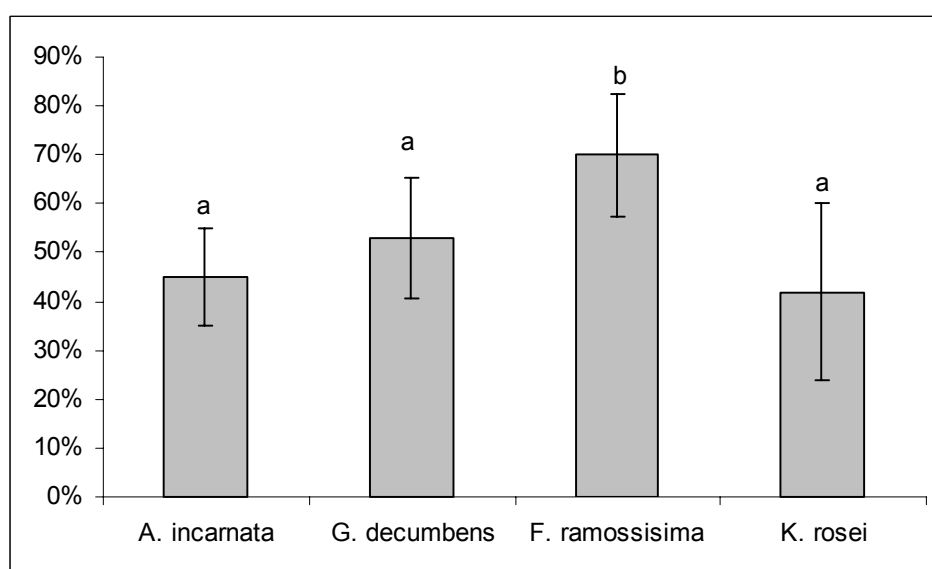


FIGURA 1. Germinabilidad (media \pm error estándar) estimada para las pruebas de germinación realizadas con las especies que no se trabajaron en laboratorio. Diferentes letras indican diferencias significativas, después de aplicar la prueba de ANOVA de una vía y comparaciones múltiples a través del algoritmo LSD.

La germinabilidad de la especie *Acalypha monostachia*, no pudo ser probada, debido a su escasez en campo y la carencia de semillas con las cuales realizar las pruebas.

A excepción de *Flaveria ramosissima*, todas las especies presentadas en la **Figura 1** necesitaron de escarificación para romper su latencia. *Allionia incarnata* requirió de escarificación mecánica. Para el caso de *Gomphrena decumbens* la escarificación se llevó a cabo con inmersiones en ácido sulfúrico, durante un periodo de 30 segundos. En el caso de *Kallstroemia rosei*, se requirió de tratamientos alternados de frío y calor, además de que fue la única especie que mostró ser fotoblástica negativa.