



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**Dinámica poblacional, germinación, establecimiento y crecimiento de
Flaveria chlorifolia (Asteraceae) en un sistema perturbado en el Valle de
Cuatrociénegas, Coahuila, México**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

MARIANA RODRÍGUEZ SÁNCHEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

M. en C. Irene Pisanty Baruch, Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR:

**Dra. María Hilda Flores Olvera, Instituto de Biología, UNAM y Dra. María del Carmen
Mandujano Sánchez, Instituto de Ecología, UNAM**

**ENERO, 2018
CD.MX.**



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

Dinámica poblacional, germinación, establecimiento y crecimiento de *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) en un sistema perturbado en el Valle de Cuatrociénegas, Coahuila, México

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARIANA RODRÍGUEZ SÁNCHEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

M. en C. Irene Pisanty Baruch, Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. María Hilda Flores Olvera, Instituto de Biología, UNAM y Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Instituto de Ecología, UNAM

MÉXICO, CD. MX. MES (EN EL QUE SE REALIZÓ EL EXAMEN), AÑO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/849/2017
ASUNTO: Oficio de Jurado


Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **28 de agosto de 2017** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno(a) **RODRÍGUEZ SÁNCHEZ MARIANA** con número de cuenta **409026368** con la tesis titulada "**Dinámica poblacional, germinación, establecimiento y crecimiento de *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) en un sistema perturbado en el Valle de Cuatrociénegas, Coahuila, México**", realizada bajo la dirección del (la) **M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH**:

Presidente: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Vocal: DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA
Secretario: DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA
Suplente: DR. FERNANDO VITE GONZÁLEZ
Suplente: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 8 de diciembre de 2017


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/MJFM/ASR/ipp

Agradecimientos institucionales

Al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Al proyecto PAPIIT/UNAM IN217915 “Germinación y establecimiento de especies riparias en un ambiente gipsófilo perturbado en el Valle de Cuatrociénegas, Coahuila”.

Al Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado, UNAM, por su apoyo para la realización de una estancia de investigación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la asignación de la beca durante el periodo 2015-2017, y por la beca mixta para realizar una estancia en el extranjero.

A la M. en C. Irene Pisanty Baruch por la dirección de esta tesis y al comité tutorial conformado por la Dra. María Hilda Flores Olvera y la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

Agradecimientos personales

A mis padres por su apoyo incondicional.

Al Laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM. A los técnicos académicos, la Dra. Mariana Hernández Apolinar, al Dr. Pedro Eloy Mendoza Hernández y al M. en C. Israel Solano Zavaleta.

A la M. en C. Laura Patricia Olgún Santos responsable del invernadero de la Facultad de Ciencias, y a la M. en C. María Eugenia Muñiz Díaz de León, responsable del Taller de Plantas de la Facultad de Ciencias.

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas de Cuatrociénegas, en especial a Juan Carlos Ibarra.

A la Dra. Valeria Souza por el apoyo brindado para la realización de este proyecto.

A Cynthia, Karen, Polenka y Stephanie por su ayuda en campo.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1 EL VALLE DE CUATROCIÉNEGAS	3
1.2 LOS SUELOS GÍPSICOS	4
1.3 PLANTAS QUE VIVEN EN SUSTRATOS DE YESO	5
1.4 GERMINACIÓN, ESTABLECIMIENTO Y CRECIMIENTO EN SUELOS GÍPSICOS	6
1.5 EL GÉNERO FLAVERIA	8
2. OBJETIVOS	10
2.1 GENERAL	10
2.2 PARTICULARES	10
3. METODOLOGÍA	11
3.1 SITIO DE ESTUDIO	11
3.1.1 CLIMA	11
3.1.2 EL SISTEMA CHURINCE	12
3.2 ESPECIE DE ESTUDIO	13
3.3 DEMOGRAFÍA	13
3.3.1 ANÁLISIS TRADICIONAL	18
3.3.2 ANÁLISIS PERIÓDICO	19
3.4 GERMINACIÓN	20
3.5 ESTABLECIMIENTO	21
3.6 CRECIMIENTO	21
3.7 ASIGNACIÓN DIFERENCIAL DE BIOMASA	22
4. RESULTADOS	23
4.1 DEMOGRAFÍA	23
4.1.1 TOTAL DE INDIVIDUOS	23
4.1.2 ESTRUCTURA POBLACIONAL	23

4.1.3 <i>DINÁMICA POBLACIONAL</i>	26
4.1.3.1 <i>MODELO ANUAL</i>	26
4.1.3.2 <i>MODELO PROMEDIO</i>	27
4.1.3.3 <i>MODELO PERIÓDICO</i>	28
4.2 GERMINACIÓN	30
4.2.1 <i>EN CAMPO</i>	30
4.2.2 <i>EN INVERNADERO</i>	31
4.3 ESTABLECIMIENTO Y CRECIMIENTO	32
4.4 ASIGNACIÓN DIFERENCIAL DE BIOMASA	33
5. DISCUSIÓN	36
5.1. DINÁMICA POBLACIONAL Y MODELOS MATRICIALES	36
5.2 GERMINACIÓN EN CAMPO	42
5.3 GERMINACIÓN EN INVERNADERO	44
5.4 ESTABLECIMIENTO, CRECIMIENTO Y ASIGNACIÓN DIFERENCIAL DE BIOMASA	45
6. CONCLUSIONES	47
7. LITERATURA CITADA	49
ANEXO I.	55
ANEXO II.	57
ANEXO III.	59

Resumen

El Valle de Cuatrociénegas, Coahuila, es una zona con alta diversidad ecosistémica y específica, y con numerosos endemismos. Se caracteriza por la presencia de sistemas hidrológicos complejos, y de suelos salinos o gípsicos que limitan el establecimiento de la vegetación. La sobreexplotación del manto acuífero ha desecado sistemas acuáticos como en el caso del sistema Churince, lo que ha modificado la dinámica de la vegetación. En este trabajo se analizó la dinámica poblacional de *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae), planta asociada a suelos yesíferos, en cuatro sitios en una zona circundante del sistema Churince, así como su respuesta germinativa, su establecimiento y su crecimiento en diferentes sustratos. Durante 20 meses se realizó un seguimiento bimestral de 805 individuos, que se categorizaron de acuerdo a la longitud de sus ramas. Se elaboraron matrices de transición anuales, promedio y periódicas, y se estimaron las tasas finitas de crecimiento, la sensibilidad y la elasticidad. En invernadero se evaluaron la germinación y el crecimiento en cuatro sustratos de la zona, así como en sustrato rico en nutrientes y en arena sílica. Los análisis promedio y periódicos mostraron que hay un comportamiento estacional con oscilaciones marcadas que se expresan en la desecación y el rebrote de las partes aéreas. La población en la zona de estudio está decreciendo debido al bajo establecimiento de plántulas, causado por las condiciones climáticas y por las características limitantes del suelo, especialmente por la costra de cristales que funge como barrera física para la emergencia de la plántula. La germinación en condiciones naturales responde al incremento en la precipitación, y es mayor a la observada en invernadero, debido probablemente a la compactación del suelo en los contenedores en el invernadero, y a la costra de cristales que mantiene la humedad del subsuelo en condiciones naturales. En condiciones de invernadero germinó y creció en todos los sustratos, pero la respuesta fue significativa mayor en aquél rico en nutrientes, así como la asignación de biomasa aérea y radicular. El modelo periódico refleja de mejor manera la dinámica de la población. La proyección indica que de mantenerse las condiciones actuales en el sitio de estudio, *F. chlorifolia* desaparecerá progresivamente. Sin embargo, es de esperarse que exista un nuevo pulso de germinación y establecimiento si las condiciones son favorables nuevamente. Debido a su respuesta demográfica, es posible decir que responde al modelo de refugio. A su vez, es posible clasificarla como una especie gipsovaga en función a su respuesta germinativa positiva en todos los sustratos.

Abstract

The Cuatrociénegas Basin harbors a high ecosystem and specific diversity, and numerous biological endemisms. It is characterized by the presence of several complex hydrological systems, and by saline and gypsic solis that restrict plant establishment. Water overexploitation has caused the disturbance and desiccation of aquatic systems, as the Churince system, thus modifying the vegetation dynamics. In this project we analyzed the population dynamics of *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae), a plant associated to gypsolis, in four sites in the surroundings of the Churince system, as well as its germinative response, its establishment and its growth in different substrates. For 20 months we followed 805 plants bimonthly, and categorized them by the length of their branches. Annual, average and periodic transition matrices were built, and the finite growth rate, sensibility and elasticity were estimated. In the greenhouse, germination and growth were evaluated in four substrates from the study site, a nutrient-rich substrate and silica sand. The average and periodic analysis showed that there is a seasonal behavior with marked oscillations that are expressed in the desiccation and regrowth of aerial parts. The population in the study site is decreasing due to the low establishment of seedlings, caused by the climatic conditions and the limiting characteristics of the soil, especially by a crystal crust that acts as a physical barrier for the emergence of seedlings. Germination in natural conditions responds to the increase in precipitation, and it is higher than that observed in the greenhouse, probably due to the compaction of soil in the pots in the latter, and to the crystal crust that retains the subsoil moisture in the study site. In greenhouse conditions, seeds germinated and plants grew in all substrates, but germination and growth were greater in the nutrient-rich substrate. The periodic model reflects better the dynamics of the population. Projections show that, if the conditions in the study site prevail through time, *F. chlorifolia* will progressively disappear. However, a new pulse of germination and establishment could take place if conditions become favorable again. Due to its demographic response we can say that this species follows to the refuge model, and it is possible to classify it as a gipsovague species according to its positive germinative response in all substrates.

1. Introducción

1.1 *El Valle de Cuatrociénegas*

El Valle de Cuatrociénegas se encuentra en el estado de Coahuila y forma parte del desierto Chihuahuense. Es una zona ecológicamente relevante, ya que alberga una diversidad muy amplia de ecosistemas y especies, así como un alto número de endemismos. Además éste es uno de los tres sitios del país en donde hay estromatolitos, que son únicos (Souza *et al.*, 2004). Una característica sobresaliente de este valle, que es parte del desierto más seco de México, es la presencia de cinco sistemas hídricos interconectados conocidos como Sistema Churince, Garabatal-Becerra-Río Mezquites, Tío Cándido-Hundido, Santa Tecla y El Anteojo (CONANP, 2002). A nivel superficial, estos sistemas forman pozas, ríos y lagunas, gracias a los cuales hay una gran diversidad de ambientes tanto terrestres como acuáticos y semiacuáticos. Una parte del Valle es un Área de Protección de Flora y Fauna (DOF, 7 de noviembre de 1994), forma parte de los humedales Ramsar y es un Área Importante para la Conservación de las Aves (AICA).

En la zona existe una fuerte problemática debida a la sobreexplotación de los mantos acuíferos y al cambio de uso de suelo. La sobreexplotación del recurso hídrico ha provocado un descenso general en los niveles de agua del sistema hidrológico subterráneo y la consecuente desecación progresiva de algunos de los diferentes sistemas dentro del valle. Uno de los sistemas más afectados es el Churince, en el que la parte terminal del río y su desembocadura, así como la gran laguna terminal, han ido perdiendo agua (Pisanty *et al.*, 2013) y actualmente se encuentran ya completamente secos (Rodríguez-Sánchez, 2014), mientras que la laguna Intermedia muestra ya signos de una severa desecación, seguramente irreversible.

Una de las consecuencias de esta sobreexplotación y del disturbio de los cuerpos acuáticos es la desestabilización del suelo, que conlleva cambios drásticos en la dinámica de la vegetación de las zonas afectadas (Pisanty *et al.*, 2013), parte de

esta vegetación incluye algunas especies típicas de zonas áridas (xerófilas, halófilas y gipsófilas) y de ambientes riparios, entre las cuales se encuentran numerosas especies endémicas (Pinkava, 1984; Sitio Desertfishes¹).

Una segunda consecuencia es la formación de estructuras llamadas abras o hundimientos diferenciales. Estas estructuras se presentan en sitios con suelos dispersivos, sobre todo en zonas áridas y semiáridas. Son el resultado de fuerzas naturales como la disolución de las sales del suelo, procesos de sedimentación o consolidación de suelos (Heinzen y Arulalandan, 1977; Fidelibus *et al.*, 2011; Umesh *et al.*, 2011), o de actividades antropogénicas como la extracción o sobreexplotación del agua subterránea o la construcción de túneles (Tomás, 2009). Son indicadores de alteración de los sistemas hídricos subterráneos y, dado que presentan un desnivel en relación a la matriz de suelo que las rodea, guardan humedad y fungen como pequeños microambientes que son colonizados por plantas riparias, que además de ser hidrófilas, son halófitas y gipsófilas en diferentes grados (Pisanty *et al.*, 2013; Rodríguez-Sánchez, 2014; Peralta-García *et al.*, 2016).

1.2 Los suelos gípsicos

Dentro de los ambientes terrestres del valle destacan, por su alta concentración de yeso, las dunas y las zonas aledañas a éstas, que también presentan altas concentraciones de yeso, además de otras sales. Los suelos con altas concentraciones de yeso son llamados suelos gípsicos, yesíferos o gypsosoles, y se caracterizan por una acumulación de yeso primario² ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) por encima del 5%, más de 1% de yeso secundario³ y un espesor de 15 cm o más. Estos suelos son exclusivos de regiones áridas y semiáridas y son principalmente depósitos aluviales o eólicos no consolidados, y cuya formación está fuertemente relacionada con la evaporación y sedimentación en cuencas cerradas. Algunas de las

¹ www.desertfishes.org

² Suelo que no procede de la transformación de fases minerales precursoras, que constituye un material sedimentario original, significativo en un depósito evaporítico.

³ Mineral que resulta de la transformación del material parental. Se forma principalmente a partir de la evaporación en climas con precipitaciones por debajo de los 400 mm.

características más notables de estos suelos son la poca retención de agua, la falta de cohesión y de plasticidad, una muy alta inestabilidad al hidratarse dada su alta solubilidad, así como la formación de una costra de cristales en la superficie (Verheye y Boyadgiev, 1997; Szykiewicz, 2010).

La vegetación natural que se desarrolla en los suelos yesíferos suele ser escasa y está dominada por arbustos xerofíticos o especies herbáceas. Se calcula que ocupan aproximadamente 100 millones de hectáreas de extensión a nivel mundial y los principales depósitos se encuentran ubicados en áreas desérticas del Cercano Oriente y partes adyacentes de Asia Central, al sureste y centro de Australia, al centro y sur de España, al sureste de Estados Unidos de América y al norte de México (Parsons, 1976; Verheye y Boyadgiev, 1997; Escudero *et al.*, 2014; Moore *et al.*, 2014; Base Referencial Mundial del Recurso Suelo, 2007).

1.3 Plantas que viven en sustratos de yeso

A pesar de sus características químicas limitantes, entre las que destacan las elevadas concentraciones de yeso, los suelos yesíferos albergan una gran diversidad de especies vegetales que forman comunidades de plantas que incluyen una gran cantidad de endemismos (Pinkava, 1984; Minckley, 1969; Meyer, 1986; Moore *et al.*, 2014; Escudero *et al.*, 2014; Aguirre-Liguori *et al.*, 2014). Este tipo de plantas ha sido clasificado de diferentes maneras a lo largo del tiempo, con base en características como la concentración de minerales en sus hojas (Duvigneaud y Smet, 1968), o por el tipo de suelos en los que pueden ser encontradas (Meyer, 1986; Escudero *et al.*, 2014). Para efectos de este estudio, se considerará la clasificación más sencilla, que abarca dos grandes grupos identificados con base en la capacidad de las plantas para germinar, establecerse y crecer. El primer grupo corresponde a las plantas gipsófilas, que crecen únicamente en suelos gípsicos, y el segundo a las gipsovagas, que crecen tanto en suelos yesíferos como en sustratos de otros tipos.

La presencia y, sobre todo, los mecanismos de supervivencia de estas plantas en sólo ciertas zonas restringidas ha generado un gran número de preguntas e hipótesis que involucran factores bióticos y abióticos, que incluyen tanto a las propiedades químicas y físicas del suelo y los patrones de distribución (Meyer, 1986; Meyer y García-Moya, 1989; Meyer *et al.*, 1992; Verheya y Boyadgiev, 1997; Kormaz y Ozcelik, 2013), como a la fisiología de las especies (Escudero *et al.*, 1997, 1999, 2000, 2007) y su sistemática y biogeografía (Moore y Jansen, 2007).

1.4 Germinación, establecimiento y crecimiento en suelos gípsicos

La germinación es un proceso fundamental que define qué tanto de la progenie de una planta parental es exitosa y, por lo tanto, implica la permanencia y perduración de su genotipo. La respuesta germinativa de las semillas influye directamente sobre la dinámica poblacional a través del establecimiento de individuos y genotipos nuevos. La germinación se conforma por tres fases principales: la imbibición, la fase estacionaria, y la elongación y el crecimiento, que se traducen en la emergencia de la radícula. La primera y la última etapa del proceso son reguladas por la cantidad de agua que entra a la semilla, aunque otros factores ambientales como la luz y la temperatura, así como factores endógenos, juegan un papel muy importante (Márquez-Guzmán *et al.*, 2012, Baskin y Baskin, 2014).

La mayoría de las especies herbáceas perennes establecidas en sistemas desérticos tienen semillas con latencia, principalmente fisiológica (Baskin y Baskin, 2014). Para la familia Asteraceae se ha reportado que en estos ecosistemas la ruptura de la latencia en condiciones naturales está determinada por la temperatura (Baskin *et al.*, 2014), sin embargo, existen aquenios de algunas especies de esta familia que no presentan latencia, y cuya germinación depende de la humedad en el suelo al momento de la dispersión (Baskin y Baskin, 1998).

Hay pocos estudios sobre la germinación de especies gipsófilas y gipsovagas, ya sean anuales o perenes, y se restringen en su mayoría a España y Turquía (Escudero *et al.*, 1997, 2000, 2007; Romao y Escudero, 2005; Cañadas *et al.*, 2014,

2015; Soriano *et al.*, 2014), y en mucho menor medida a América del Norte (Secor y Farhadjaned, 1978; Pando-Moreno *et al.*, 2014; Peralta-García *et al.*, 2016). Estos estudios han demostrado que la germinación, así como los patrones de distribución a lo largo de un gradiente de concentraciones variables de yeso en el suelo (Meyer *et al.*, 1986; Meyer y García-Moya, 1989) no se ven afectados o limitados por las propiedades químicas de estos suelos, y que no es la germinación el proceso clave en el éxito de este tipo de especies.

El establecimiento es una etapa vulnerable que depende importantemente de las condiciones ambientales bajo las cuales se llevó a cabo la germinación; implica la supervivencia de la plántula y la capacidad de ésta de convertirse en un organismo autótrofo autosuficiente, lo que conlleva el desprendimiento de las hojas cotiledonarias y la aparición de las hojas verdaderas. Esta fase corresponde a un segundo paso vital para el éxito de una especie, e impacta en la dinámica poblacional al definir la aportación de nuevos individuos capaces de crecer y eventualmente reproducirse, lo que determina la estructura y la densidad de la población.

En sistemas desérticos, las condiciones estresantes, tales como la baja precipitación, las temperaturas extremas, la alta irradiación solar y la baja disponibilidad de agua en el suelo (Tuner *et al.*, 1966; Jordan y Novel, 1979; Franco y Novel, 1989; Miriti *et al.*, 2007; McAuliffe y Hamerlynck; 2010), son determinantes para el establecimiento de las plantas. Por ello, el establecimiento es frecuentemente la etapa más crítica del ciclo de vida de una planta (Ackerman, 1979; Bowers, 1995; Chesson *et al.*, 2004). En suelos yesíferos, el establecimiento ha sido estudiado incluso menos que la germinación. El establecimiento en este tipo de suelos depende del tamaño de la planta, de la disponibilidad de agua y, muy característicamente, de la capacidad del individuo de atravesar la costra que se forma en la superficie del suelo cuando éste tiene yeso. Dicha costra actúa como barrera física para la emergencia de la planta, e incluso de los tallos de las plantas ya establecidas (Escudero *et al.*, 2000; Cañadas *et al.*, 2015; Palacio *et al.*, 2007; de la Cruz *et al.*, 2008).

Los estudios sobre plantas perennes de desierto se centran principalmente en arbustos y pastos, y reportan muy bajos porcentajes de reclutamiento y establecimiento tanto en condiciones naturales como de laboratorio, debido principalmente a la disponibilidad de agua y a la temperatura. Las diferentes estrategias de vida son otro factor que afecta al reclutamiento, y con respecto a esto, se sabe que las plantas de vida corta tienden a presentar mayores porcentajes de reclutamiento, mientras que las de vida larga presentan baja supervivencia de plántulas pero un alto porcentaje de germinación y emergencia (Shreve, 1917; Ackerman, 1979; West, 1979; Conovan *et al.*, 1993; Bowers *et al.*, 2004; Benard y Toft, 2007).

1.5 El género *Flaveria*

Flaveria es un género de la familia Asteraceae, de la tribu Tageteae, y de la subtribu Flaveriinae. McKown *et al.* (2005) sugieren que México, en particular Puebla y Oaxaca, son el centro de origen y de diversificación de este género.

Flaveria tiene dos géneros hermanos, *Sartwellia* y *Haploësthes*, y cuenta con 23 especies reconocidas, la mayoría nativas de América del Norte, aunque su distribución abarca América del Sur, las Antillas, Australia, África e India. Las especies que se distribuyen al suroeste de Estados Unidos y al norte de México se encuentran generalmente en suelos muy salinos o en suelos gípsicos cercanos a cuerpos de aguas permanentes o efímeros (Powell, 1978). Presenta ciclos de vida que incluyen anuales y perennes.

Este género presenta un alto número de endemismos, y se ha utilizado ampliamente para el estudio de la evolución del metabolismo C₄, ya que es uno de los seis géneros de dicotiledóneas que presentan tanto metabolismo C₃ y C₄, como metabolismo intermedio C₃-C₄ (Powell, 1978; Ku *et al.*, 1991; Monson y Jaeger, 1991; Drincovich *et al.*, 1998; Westhoff y Gowick, 2004; McKown *et al.*, 2005, 2007; Sage *et al.*, 2012).

Hay pocos estudios sobre la ecología de este género. Ren *et al.* (2008) estudiaron la germinación de *F. bidentis* y Peralta-García *et al.* (2016) analizaron la de *F. chlorifolia*. No existen estudios poblacionales, de crecimiento ni de desarrollo de ninguna de las especies del género.

El Valle de Cuatrociénegas alberga una de las especies, *F. chlorifolia*. El estudio de la ecología de esta especie es muy interesante si se considera que los sistemas desérticos son muy dinámicos, y presentan falta de agua por la poca precipitación y la baja retención de la misma por parte de los suelos, que, además, tienen altos contenidos de diferentes sales. Además, muchas de estas zonas sufren un severo y constante disturbio antropogénico tanto hídrico como edáfico.

Flaveria chlorifolia es una especie herbácea, perenne, que coloniza a las zonas ribereñas y algunos ambientes resultantes de la perturbación, como las abras y el lecho seco de la laguna y del río. Además, se establece en una parte de las zonas planas no ribereñas aprovechando la humedad sub-superficial que se produce por la pérdida de agua. El conocimiento de los parámetros de historia vida y de la dinámica poblacional de esta especie, así como de algunos aspectos de su reproducción, germinación y crecimiento, permitirá comprender las estrategias de colonización que le permiten ser exitosa en un ambiente extremo. Además, podría aportar elementos para la eventual restauración de las zonas ribereñas y para la implementación de estrategias de manejo y conservación de la zona perturbada.

2. Objetivos

2.1 General

Describir y explicar la dinámica poblacional y las diferentes respuestas germinativas, de establecimiento y crecimiento de *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) en diferentes sustratos en el sistema Churince en el valle de Cuatrociénegas, Coahuila.

2.2 Particulares

- Registrar y describir las características (altura y cobertura) de los individuos maduros y juveniles de *F. chlorifolia*, para poder clasificar a los organismos y elaborar la matriz de transición.
- Identificar la estructura de tamaños de la población, obtener los porcentajes de supervivencia y mortalidad, calcular la tasa finita de crecimiento, y las matrices de sensibilidad y elasticidad para cada uno de los ambientes.
- Proyectar el comportamiento de la población con base en su estructura estable para cada uno de los ambientes.
- Conocer la respuesta germinativa bajo distintas condiciones de sustrato.
- Conocer el porcentaje de establecimiento de plántulas de *F. chlorifolia* bajo distintas condiciones de sustrato.
- Describir el crecimiento y desarrollo de la especie en diferentes sustratos, a partir de la emergencia del tallo después de la germinación.

3. Metodología

3.1 Sitio de estudio

El Valle de Cuatrociénegas se encuentra en el estado de Coahuila al NE de México (figura 1) a $26^{\circ} 42' 11''$ y $27^{\circ} 00' 05''$ Norte, $101^{\circ} 52' 07''$ y $102^{\circ} 25' 24''$ Oeste, a una altura aproximada de 740 metros sobre el nivel del mar. Cuenta con un área total de 84 347 ha.

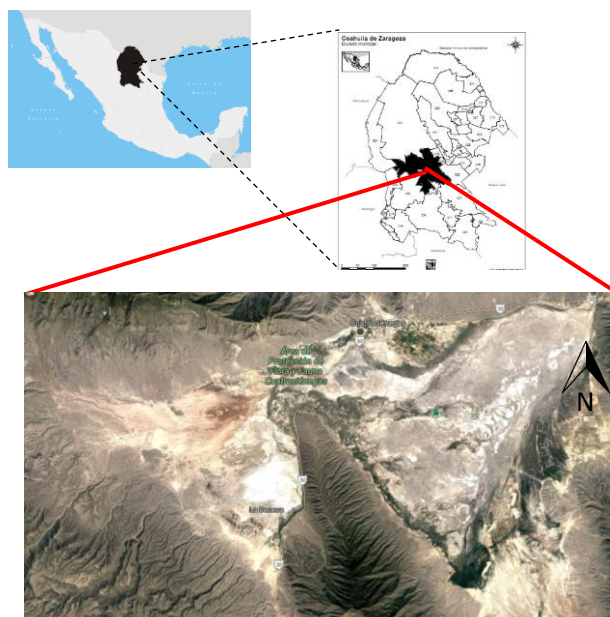


Figura 1. Ubicación del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila.

3.1.1 Clima

El clima es muy seco, semicálido, con fuertes variaciones de temperatura que oscilan entre los 0 y los 50° C, una media mensual máxima por encima de los 30° C y una mínima menor a los 12° C. Las temperaturas muy elevadas (mayores a 33° C) se presentan de abril a septiembre y las muy bajas (menores a 0° C) son frecuentes de diciembre a febrero. La temperatura media anual se encuentra en un rango de 16 a 22° C. La precipitación anual promedio es de 212 mm, con precipitaciones mínimas de 100 y máximas de 440 mm (figura 2) (CONANP, 1999, 2002).

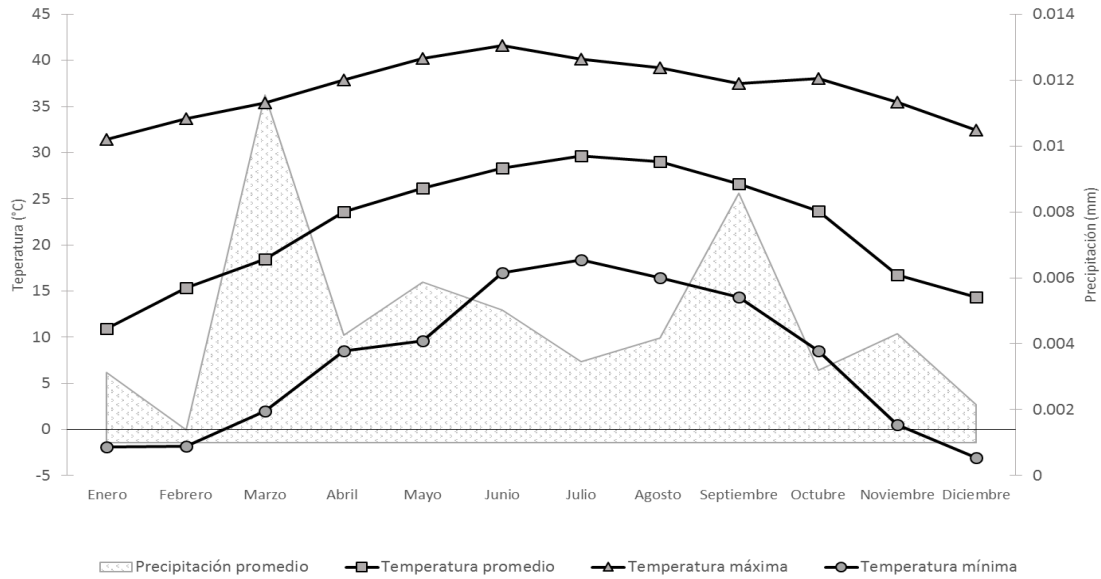


Figura 2. Climograma (2014-2016) del Valle de Cuatrociénegas. Fuente: elaboración propia con datos de la estación meteorológica “Cuatro Ciénegas” del Servicio Meteorológico Nacional.

3.1.2 El Sistema Churince

El sistema Churince se localiza al noroeste del Valle de Cuatrociénegas y está compuesto por los siguientes elementos: Poza Bonita, Poza Churince, Río Churince, Laguna Intermedia y Laguna Churince (o Laguna Grande) (figura 3). En la ribera sur del río (figura 5) se han formado los hundimientos ya mencionados generando un cambio en el paisaje.

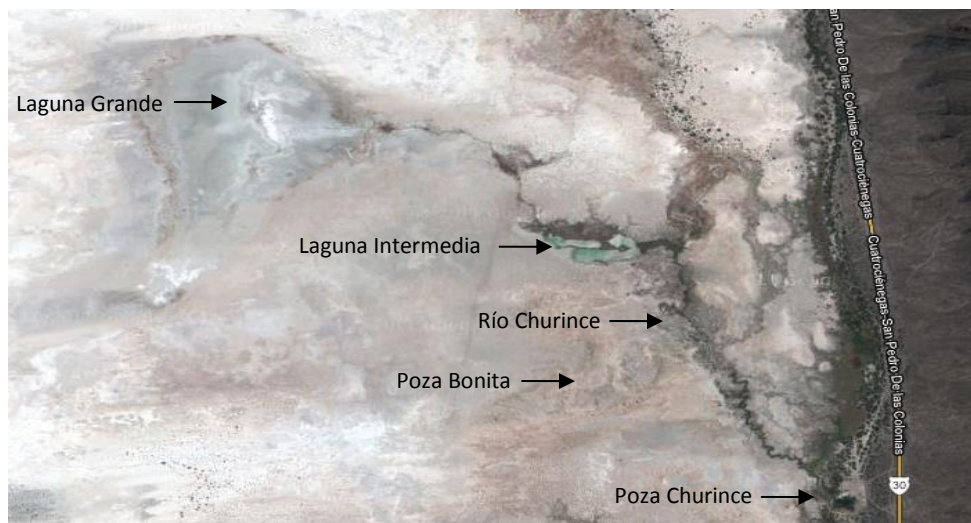


Figura 3. Componentes del sistema Churince. Fuente: Google maps, 2017.

3.2 Especie de estudio

Flaveria chlorifolia (Asteraceae) es una planta herbácea caducifolia (figura 4a), con tallos erectos o postrados de 0.2 a 3 m de longitud, glaucos aunque en ocasiones morados, con hojas opuestas, connadas-perfoliadas (figura 4b), de 3 a 10 cm de longitud y de 1 a 5 cm de ancho, glaucas o moradas; produce flores amarillas, en cabezuelas en un corimbo paniculado (figura 4c), con involucros de 6 a 7 mm de longitud con 5 brácteas y corola de 4 mm de longitud; los frutos son aquenios de 2.5 a 3 mm de largo de forma oblanceolada a linear (figura 4d). Florece y fructifica a finales del verano y durante otoño. Se distribuye en el norte del Desierto Chihuahuense, desde el sur y centro de Coahuila hasta la parte central de Nuevo México. Esta especie se encuentra asociada a cuerpos permanentes o efímeros de agua salobre como ciénegas, ríos o arroyos (Powell, 1978). *Flaveria chlorifolia* es una de las primeras plantas colonizadoras en las abras (Pisanty *et al.*, 2013; Rodríguez-Sánchez, 2014) y en ambientes como el lecho lacustre y del río (Torres-Orozco, 2017). Presenta altos porcentajes de germinación en condiciones naturales y de laboratorio, en contraste con el resto de las especies del sitio (Peralta-García *et al.*, 2016).

3.3 Demografía

Se eligieron cuatro zonas para realizar este estudio: abras, desembocadura, lecho y ribera (figura 5). Para las primeras tres se seleccionaron parches de *F. chlorifolia* con un muestreo dirigido y se trazaron cuadros de 5 por 5 m en cada uno, cuatro en la zona del lecho, dos en la desembocadura y uno en la ribera, de acuerdo a la distribución de la especie. Se marcaron todos los individuos dentro de cada cuadro (figura 6a). En el caso de las abras, se seleccionaron aquellas que albergaban uno o más individuos de *F. chlorifolia* tanto en el fondo (figura 6b), como en la pared o en la periferia (figura 6c), y se marcaron todos los individuos en cada una. Las abras se identificaron a partir de los censos realizados en estudios previos (Pérez y Sosa, 2009; Pisanty *et al.*, 2013; Rodríguez-Sánchez, 2014).

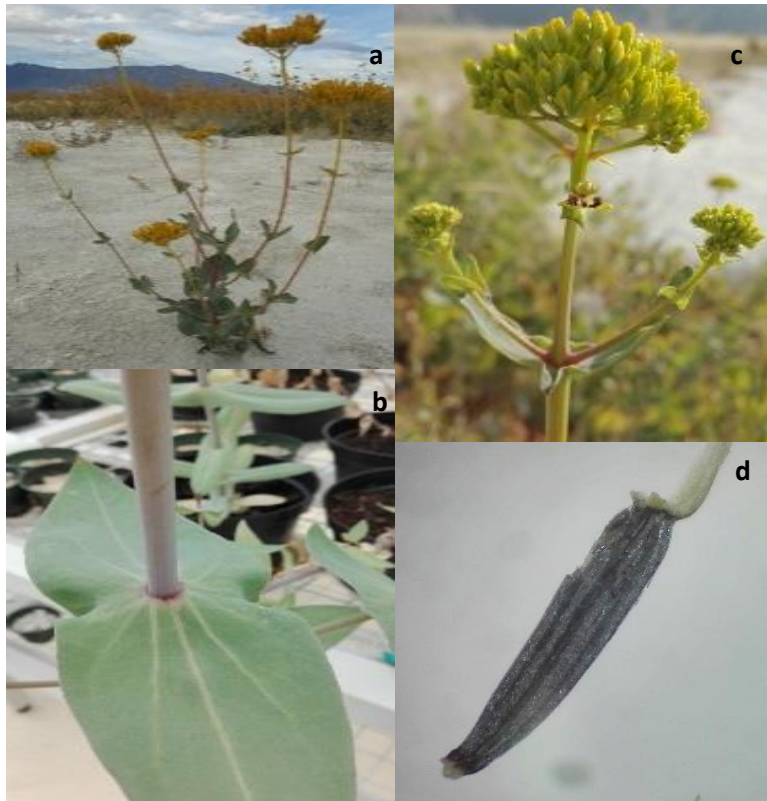


Figura 4. *Flaveria chlorifolia*. a) *Flaveria chlorifolia* madura; b) Hojas connadas-perfoliada; c) Inflorescencia; d) Aquenio.

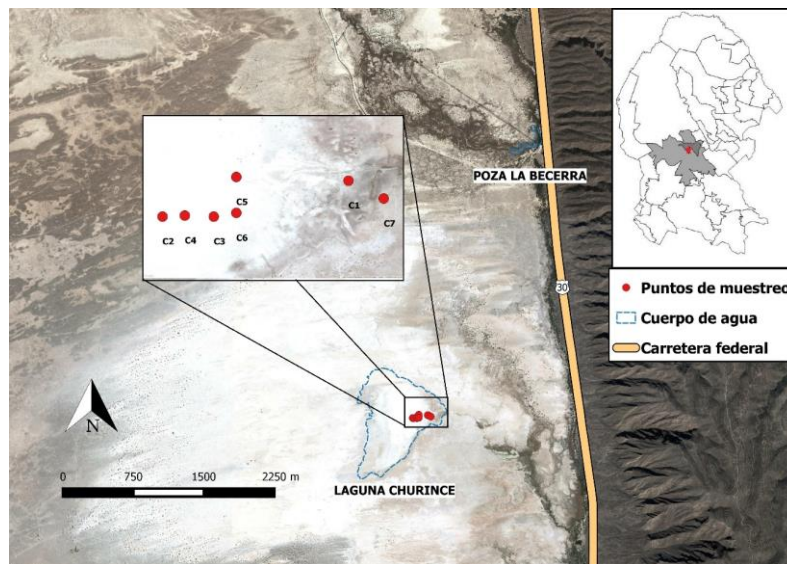


Figura 5. Ubicación de los puntos de estudio. C1) Ribera; C5 y C6) Desembocadura; C2-C4) Lecho; C7) Abras. Elaboró: Biól. Julieta Salomé Díaz.

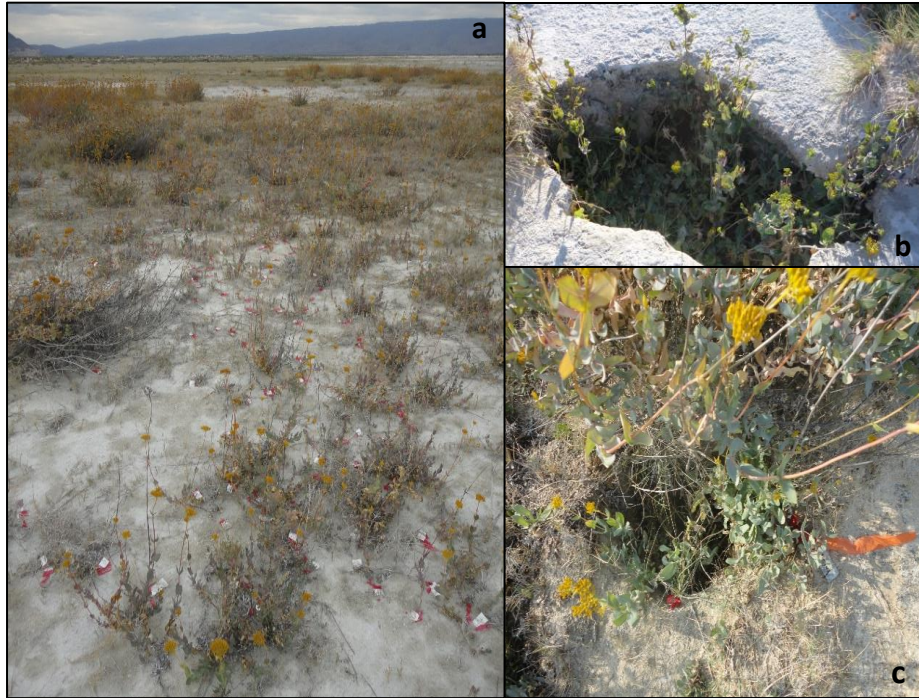


Figura 6. *Flaveria chlorifolia* en el sistema Churince. a) Individuos marcados dentro de cuadro; b) Individuos en el fondo de un abra; c) Individuos en la periferia de un abra.

Durante 20 meses se midió bimestralmente la altura de cada uno de los individuos marcados, considerando la longitud de las ramas desde la parte basal y hasta el ápice; cabe aclarar que la cobertura y el número de ramas primarias fueron descartadas como base para la clasificación, ya que la medición en campo no era factible debido a la forma de crecimiento de algunos de los individuos. Se definieron 4 categorías para describir adecuadamente a la población de tamaño, y debido a la naturaleza perenne y caducifolia de esta especie, se agregó una categoría más denominada “seco”, en la que se agrupó a los organismos que pudieran ser reconocidos en campo por la presencia de partes aéreas secas. Estos individuos suelen presentar rebrotes verdes al iniciarse la estación de crecimiento, de modo que no deben ser considerados como muertos. La categoría 1 corresponde a las semillas (Tabla 1).

Tabla 1. Categorías de <i>Flaveria chlorifolia</i> en la parte terminal del sistema Churince	
Categoría	Longitud (cm)
1	Semilla
2	0.1-4
3	5-15
4	16-30
5	>30
6	seco

Debido a la variabilidad del ambiente en el que se desarrolla la población, se seleccionaron dos diferentes tipos de análisis matriciales con la finalidad de compararlos entre sí, para después elegir aquél con mayor ajuste a lo observado en campo. Los modelos elegidos fueron el clásico en su forma $t_1 \rightarrow t_2$ y en su forma promedio, y el periódico (Caswell, 2001), que se detallan más adelante. La dinámica poblacional en cada una de las zonas, así como la del conjunto del total de individuos, fue evaluada con cada uno de los modelos elegidos.

En la figura 7 se muestra el ciclo de vida general de *F. chlorifolia*. Para obtener los valores de las transiciones correspondientes a la fecundidad (F), establecimiento y crecimiento hasta la primera categoría de altura (G) y banco de semillas (P_1), se colectaron semillas de individuos seleccionados al azar (sin incluir a los individuos marcados para el estudio demográfico) durante toda la temporada de fructificación (noviembre 2015). El número de semillas colectadas no fue mayor al 5% por individuo a fin de minimizar el impacto de la colecta sobre la población. Para conocer el porcentaje final de germinación en condiciones naturales, se hicieron 30 bolsas de organza de 6 por 5 cm, se pusieron 20 semillas en cada una, y se colocaron alrededor de los cuadros usados para la demografía, así como dentro de las abras, fijándolas en el suelo con un clavo. Bimestralmente, durante 12 meses, se recogieron al azar cinco bolsas de cada una de las zonas, a modo de contar con 100 semillas por zona en cada ocasión. Se determinó el número de semillas que germinaron en campo, y aquellas semillas que no germinaron, a las que nos referiremos como recuperadas, fueron sembradas en condiciones controladas en

cajas de Petri con arena sílica en una cámara de germinación (Lab-Line Biotronette) a una temperatura constante de 25° C, que es aproximadamente la temperatura promedio del periodo de máxima germinación en campo, y con un fotoperiodo 18 luz/6 oscuridad.

Las estructuras reproductivas (flores y frutos) se cuantificaron en campo cuando se presentaban. Para conocer el número promedio de flores por inflorescencia se tomaron 100 corimbos al azar en los meses de septiembre y noviembre, y se obtuvo el promedio de cabezuelas por corimbo, así como el número promedio de aquenios por cabezuela.

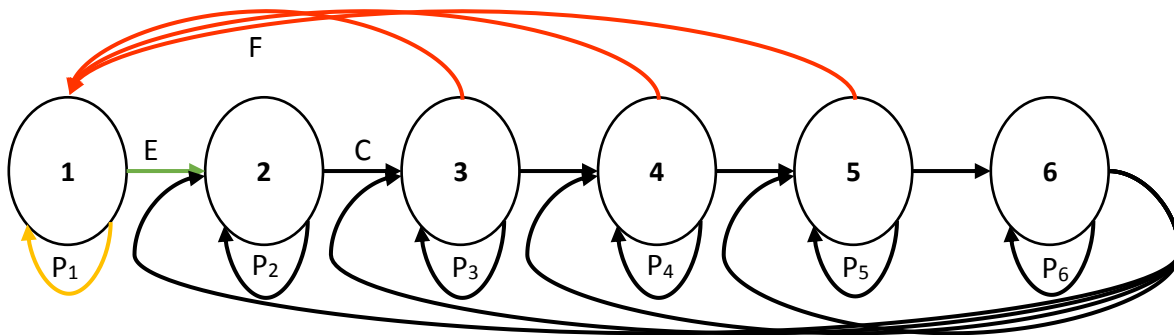


Figura 7. Ciclo de vida general de *Flaveria chlorifolia*. E=establecimiento; C=crecimiento, *i.e.*, paso a categorías subsiguientes; F=fecundidad (reproducción); P₁₋₆=permanencia en la misma categoría.

Los valores finales de F, E y P₁ se obtuvieron de acuerdo a las ecuaciones 1, 2 y 3. Cada elemento fue obtenido para cada categoría en cada una de las zonas y para el conjunto de individuos. Para el modelo periódico, que se describe más abajo, cada uno de los elementos se obtuvo para cada zona y para el conjunto de individuos para cada uno de los periodos seleccionados.

$$F = \frac{SIC_t}{N_t} \rho_c \quad \text{Ecuación 1}$$

$$E = \frac{R}{SIC_t \rho_c} \quad \text{Ecuación 2}$$

$$P_1 = \rho_r \quad \text{Ecuación 3}$$

En dónde:

F = fecundidad

G = paso de semilla a organismo fotosintéticamente autosuficiente de categoría 2

P_1 = probabilidad de permanencia en el banco de semillas

S = número promedio de frutos por cabezuela

I = número promedio de cabezuelas por corimbo

C_t = número total de corimbos por categoría

N_t = número total de individuos en la categoría

ρ_c = proporción de semillas viables

ρ_r = proporción de semillas recuperadas que germinaron en condiciones de laboratorio

R = reclutamiento en campo (plántulas nuevas observadas en campo)

3.3.1 Análisis tradicional

El modelo tradicional no varía en el tiempo, supone que las condiciones iniciales se mantendrán en el futuro, y que el crecimiento es independiente de la densidad inicial. Los valores obtenidos a partir de la matriz de transición son la tasa finita de crecimiento (λ , ecuación 4), la estructura estable de la población y el valor reproductivo, así como los análisis prospectivos de sensibilidad (ecuación 5) y elasticidad (ecuación 6) (de Kroon *et al.*, 1986). Para estos análisis se utilizaron los paquetes “pop bio 2.4.3” y “pop demo 0.1-4” de R. Los intervalos de confianza de las diferentes tasas finitas de crecimiento se calcularon por el método de *bootstrap*.

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t} \quad \text{Ecuación 4}$$

En dónde:

λ = tasa finita de crecimiento

N_t = tamaño poblacional tiempo t

N_{t+1} = tamaño poblacional al tiempo $t+1$

$$S_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle} \quad \text{Ecuación 5}$$

En dónde:

S_{ij} = sensibilidad de lambda al elemento ij

v_i = valor del elemento i del eigenvector izquierdo o vector de valores reproductivos

w_j = valor del elemento j del eigenvector derecho o vector de estructura estable

v = vector de valores reproductivos

w = vector de estructura estable

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} (s_{ij}) \quad \text{Ecuación 6}$$

En dónde:

e_{ij} = elasticidad de lambda al elemento ij

a_{ij} = elemento ij de la matriz A

λ = tasa finita de crecimiento

s_{ij} = sensibilidad de lambda al elemento a_{ij}

Se elaboraron dos matrices de transición:

a) Matriz t_1 a t_2

Se consideró únicamente la transición de septiembre 2015 a mayo 2017 para cinco casos: total de individuos (suma de todos los individuos en las cuatro zonas marcadas en campo), y total de individuos por zona: abras, desembocadura, lecho y ribera.

b) Matriz promedio.

Se elaboraron ocho matrices bimestrales por zona y una para todas las zonas juntas, y se promediaron para obtener la matriz promedio (de las matrices bimestrales) en cada caso.

3.3.2 *Análisis periódico*

El modelo periódico permite a la matriz cambiar en el tiempo, así como describir la dinámica poblacional considerando variaciones ambientales periódicas, cada una de las cuales representa una fase dentro de un ciclo, ya sea en intervalos cortos menores a un año, o en intervalos anuales (Caswell, 2001).

Se elaboraron tres matrices de transición (**A**), cada una de las cuales corresponde a una temporada. Las temporadas fueron delimitadas a partir de datos climatológicos de los años 2015 y 2016, tomados de la estación meteorológica automática “Cuatro Ciénegas” del Servicio Meteorológico Nacional, se consideraron únicamente 12 meses de datos para este análisis debido a que no se contó con el ciclo completo (24 meses). Las temporadas son las siguientes:

- Temporada fría o F (septiembre 2015 a enero 2016)
- Temporada templada o T (febrero 2016 a mayo 2016)
- Temporada de calor o C (junio 2016 a septiembre 2016)

Se obtuvieron los valores de lambda para cada zona, que resultan del producto de las matrices de cada fase del ciclo ($B_1... B_m$) y las proyecciones, que a su vez resultan de multiplicar la matriz resultante del producto de todas las matrices por el

vector inicial $\mathbf{n}(t)$ (ecuación 7). Las sensibilidades (ecuación 8) de cada fase (B_h ; $h=1, 2\dots m$) fueron obtenidas mediante el producto transpuesto de las matrices restantes del ciclo por la sensibilidad del producto de todas las matrices del ciclo (S_{Ah}). Las elasticidades (ecuación 9) para cada fase son el resultado de la división de los elementos de la matriz evaluada (B_h) entre lambda multiplicado por la sensibilidad de la fase evaluada (S_{Bh}) (Caswell y Trevisan, 1994; Caswell, 2001).

$$\mathbf{n}(t + m) = (B_m \dots B_2 B_1) \mathbf{n}(t) = \mathbf{A}_1 \mathbf{n}(t) \quad \text{Ecuación 7}$$

$$S_{B_h} = (B_{h-1} B_{h-2} \dots B_1 B_m B_{m-1} \dots B_{h+1})^T S_{A_h} \quad \text{Ecuación 8}$$

$$E_{B_h} = \frac{1}{\lambda} B_h \circ S_{B_h} \quad \text{Ecuación 9}$$

3.4 Germinación

Para conocer la respuesta germinativa de la especie de estudio en diferentes sustratos, se seleccionaron seis sustratos: tierra negra comercial (Miracle Gro – Moisture Control - Potting Mix; $\text{NH}_3\text{-N} = 0.113\%$, $\text{NO}_3\text{-N} = 0.097\%$, $\text{P}_2\text{O}_5 = 0.11\%$ y $\text{K}_2\text{O} = 0.16\%$), arena sílica (sin materia orgánica) y cuatro suelos de la zona de estudio, uno por cada zona seleccionada para la demografía. Los suelos se colectaron de la superficie a 30 cm de profundidad y se esterilizaron en una autoclave (Yamato SM3000) durante 25 minutos a 125°C .

En el invernadero de la Facultad de Ciencias (temperatura promedio: 19.57°C , máxima 37.8°C , mínima 10.3°C , HR promedio: 52.67% , medidas con sensor de datos (HOBO Pro V2, Onset)) se colocaron 50 réplicas (macetas de 9.5 cm de diámetro) por sustrato, con cinco semillas cada una, y se regaron cada tercer día. También cada tercer día, se contaron las semillas que presentaron protrusión de la radícula. Las diferencias entre los sustratos fueron analizadas mediante un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución de tipo binomial.

3.5 Establecimiento

Dado que las plántulas son sumamente pequeñas y al inicio de su desarrollo se encuentran debajo de la capa superficial de suelo, en condiciones naturales no fue posible marcarlas antes de su emergencia (figura 8), por lo que el establecimiento se analizó en condiciones experimentales a partir de las plántulas obtenidas en el experimento de germinación. Se consideraron como establecidas aquellas plantas que sobrevivieron hasta la aparición de las hojas verdaderas. Se registró la germinación de todas las semillas, pero sólo se mantuvo a la primera plántula de cada maceta para las mediciones de crecimiento que se detallan en el apartado siguiente.

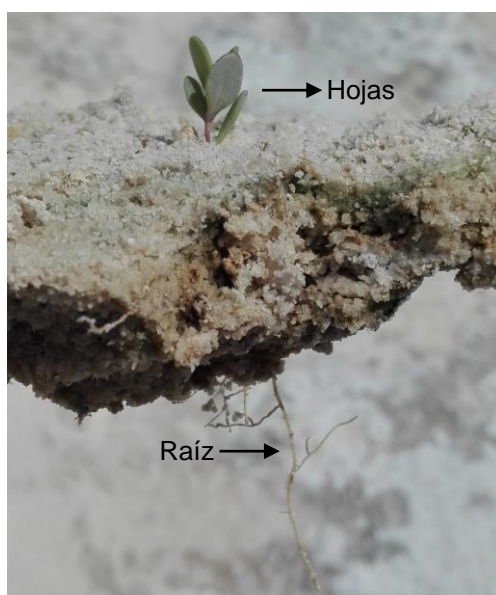


Figura 8. *Flaveria chlorifolia* creciendo a través de la costra de cristales de yeso en el sistema Churince de Cuatrociénegas.

3.6 Crecimiento

En el invernadero, se contó semanalmente el número de módulos de los individuos resultantes del experimento de germinación. Las diferencias en número final de módulos por individuo entre sustratos se analizaron con un GLM.

3.7 Asignación diferencial de biomasa

Los organismos fueron cosechados después de 17 semanas de ser montado el experimento de germinación. Las hojas, tallos y raíces, así como las estructuras reproductivas, cuando las había, se secaron por separado en un horno (Felisa FE-291) a 80°C durante 48 horas. Una vez secas, las partes aéreas y radicales se pesaron por separado en una balanza analítica (Sartorius LA-120S, ES ± 0.00005 g). Se obtuvo el porcentaje final de peso seco promedio por suelo para cada estructura, y se analizaron las diferencias entre zonas para cada una de las partes (aérea o radicular).

4. Resultados

4.1 Demografía

4.1.1 Total de individuos

El número de individuos en cada una de las cuatro zonas y el número total se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Número total de individuos y densidad de <i>Flaveria chlorifolia</i> en cuatro zonas del Sistema Churince		
Zona	No. Individuos	Densidad (ind/m²)
Desembocadura	184	3.68
Lecho lacustre	132	0.66
Ribera	359	14.36
Abras	130	-
TOTAL	805	-

La población total disminuyó 72% durante el tiempo de muestreo. La máxima mortalidad se presentó en mayo de 2017 (22%), enero de 2017 (19%) y noviembre de 2016 (16%), mientras que los meses que presentaron la menor mortalidad fueron noviembre de 2015 (1%), enero y marzo de 2016 (8%), y julio de 2016 (12%). La zona de mayor mortalidad fue la ribera, y la de menor las abras (figura 9). Sólo se encontraron individuos nuevos en el mes de noviembre de 2015, dos en la desembocadura y dos en la ribera.

4.1.2 Estructura poblacional

La categoría 3 es la que predomina en la desembocadura en septiembre 2015, marzo, mayo y julio 2016 y mayo 2017, en la ribera en septiembre 2015 y 2016, marzo 2016 y mayo 2016 y 2017, y en el lecho en septiembre 2015, marzo 2016 y mayo 2016 y 2017. En las abras esta categoría es predominante únicamente en marzo 2016, y la predominante durante cuatro meses fue la 5. Los organismos más grandes son mayoría en el lecho y la desembocadura en noviembre 2015 y septiembre 2016. En la ribera la proporción de individuos de esta categoría no

sobrepasó el 20% de la estructura de la población en ningún mes; sin embargo, esta es la única zona en la que los individuos más pequeños predominaron durante los meses de enero y marzo 2016 (figura 10).

El 62% de individuos que sobrevivió hasta el periodo de reproducción produjo flores y semillas, y la categoría con el mayor número de individuos reproductivos (42%) fue la 5. Se produjo un total de 4504 de corimbos con un promedio de 153.94 cabezuelas, y un promedio de 10.53 aquenios por cabezuela.

Los individuos secos alcanzan los mayores porcentajes en todas las zonas en los meses de enero 2016 y 2017, noviembre de 2016 en todas las zonas menos en el lecho, y en noviembre 2015 únicamente en la ribera.

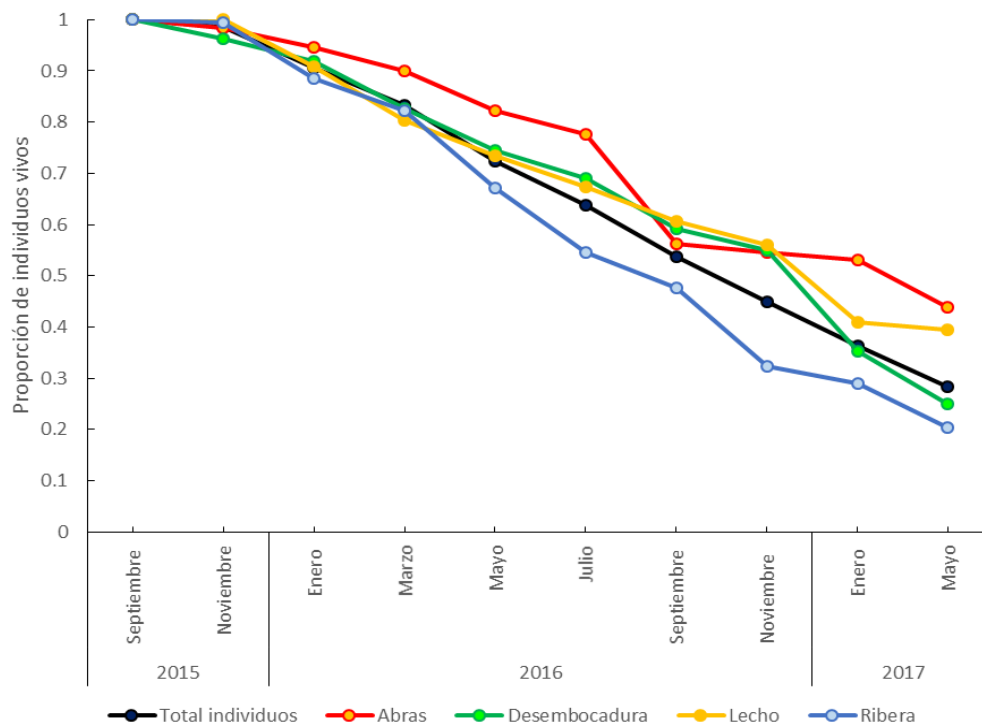


Figura 9. Supervivencia del conjunto de individuos y de cada zona de *Flaveria chlorifolia* (septiembre 2015-mayo 2017).

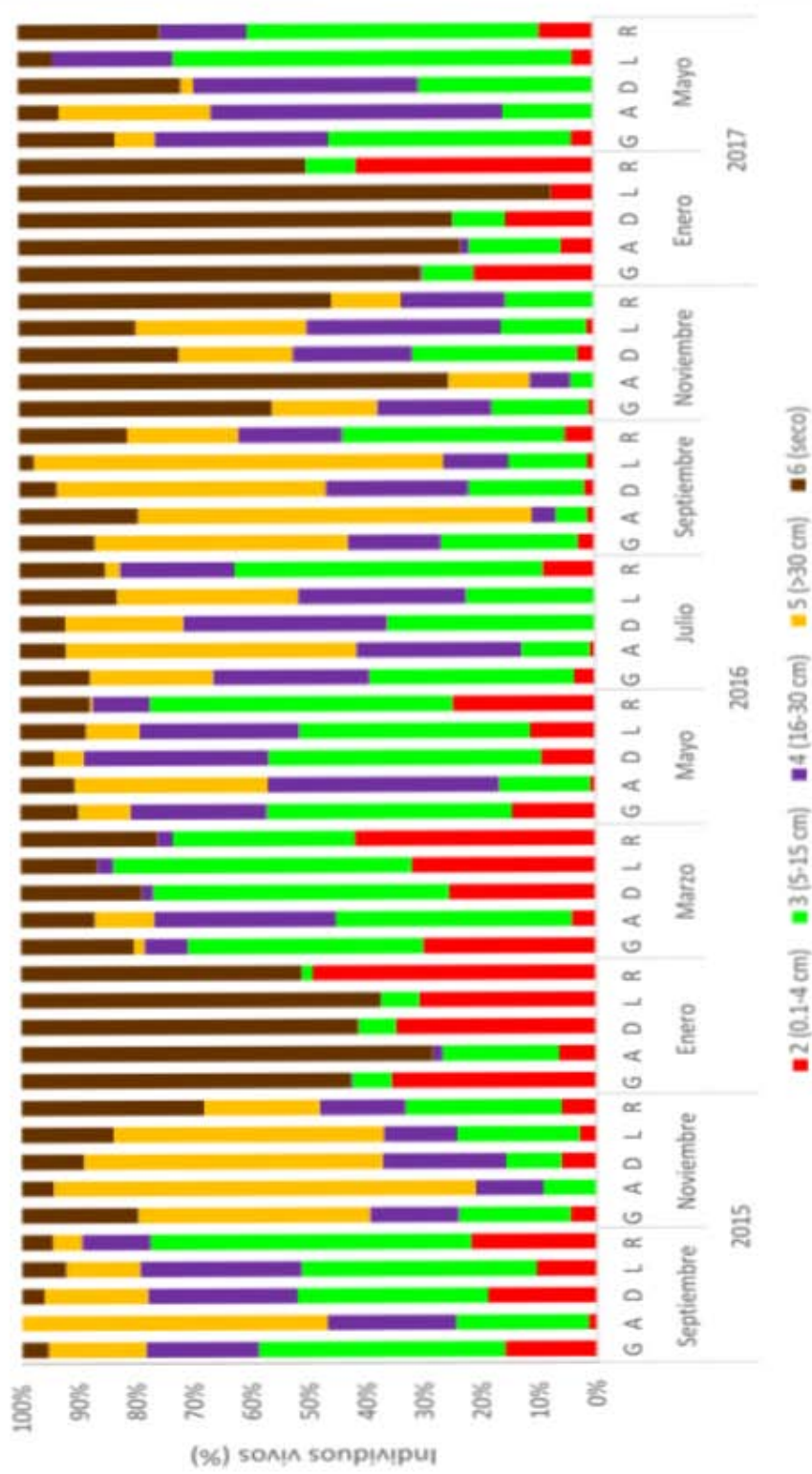


Figura 10. Estructura poblacional de *Flaveria chlorifolia* en cuatro zonas y del conjunto de individuos de septiembre 2015 a mayo 2017. G) Conjunto de individuos; A) Abras; D) Desembocadura; L) Lecho; R) Ribera. No se considera la categoría 1 (semilla).

4.1.3 Dinámica poblacional

En el caso de los modelos anual (anexo I) y promedio (anexo II) se construyeron cinco matrices de transición para cada uno, una por cada zona y una más considerando al total de los individuos muestreados, y se obtuvieron cinco matrices de sensibilidad y elasticidad por modelo. Para el modelo periódico (anexo III) se construyeron tres matrices por zona, y se obtuvieron tres matrices de sensibilidad y tres de elasticidad para cada una.

4.1.3.1 Modelo Anual

En este modelo, todas las lambdas son menores a uno; el valor más bajo lo presenta la ribera, mientras que el más alto se da en las abras (tabla 3).

Tabla 3. Tasa finita de crecimiento (λ) del modelo anual de <i>Flaveria chlorifolia</i>				
General	Abras	Desembocadura	Lecho	Ribera
0.260 \pm 0.12	0.414 \pm 0.14	0.229 \pm 0.15	0.349 \pm 0.18	0.170 \pm 0.12

El comportamiento poblacional del conjunto de organismos es dinámico y comprende los procesos de crecimiento, permanencia, rebrote y fecundidad. Las transiciones más altas en la matriz son a_{54} (0.23) y a_{34} (0.19). La permanencia de los individuos más pequeños, así como la de los organismos secos no se encuentra registrada en esta matriz.

En las abras y en la desembocadura los valores más altos de transición se observan en los elementos a_{44} (0.21) y a_{45} (0.25 y 0.12, respectivamente) y no hay permanencia de las categorías 2 y 6. En esta última, en el caso de las abras, no se registran transiciones a otras categorías de tamaño. En el lecho y la ribera, las transiciones más altas corresponden, respectivamente, a los elementos a_{34} (0.46 y 0.19) y a_{45} (0.29 y 0.28). En el lecho no hay permanencia de la categoría 5 ni rebrotes de los organismos secos, mientras que en la ribera no hay permanencia de las categorías 2, 5 y 6. En ninguna de las matrices se cumple el supuesto de primitividad e irreducibilidad.

Sensibilidad y elasticidad

Para el conjunto de individuos, la desembocadura y la ribera, el elemento de la matriz de sensibilidad que presenta el valor más alto es a_{21} . En las abras y el lecho los valores más altos de sensibilidad corresponden a las transiciones a_{45} y a_{43} . En las abras, en la desembocadura, y en el caso del conjunto de individuos, el valor más alto de elasticidad se observa en la transición a_{44} (0.27, 0.32 y 0.27), y en el lecho y la ribera en a_{33} (0.62 y 0.37). La permanencia es el proceso que más efecto tiene sobre λ en todas las zonas analizadas (Tabla 4), la fecundidad y la desecación de las partes aéreas son los procesos de menor impacto en el caso de las abras y el lecho.

Proceso/Zona	General	Abras	Desembocadura	Lecho	Ribera
Fecundidad	0.007	2.7E-16	0.027	1.1E-16	0.032
Crecimiento	0.266	0.319	0.110	0.157	0.221
Permanencia	0.454	0.400	0.805	0.687	0.433
Rebrote	0.262	0.282	0.058	0.157	0.239
Seco	0.013	0	0	0	0.084

4.1.3.2 Modelo Promedio

Los valores de λ para este modelo son menores a uno para todos los casos, con el valor más alto en las abras y el más bajo en la ribera (Tabla 5).

General	Abras	Desembocadura	Lecho	Ribera
0.801 ± 0.19	0.811 ± 0.22	0.798 ± 0.19	0.756 ± 0.22	0.755 ± 0.19

Las transiciones de mayor peso en la matriz de transición promedio en las abras, la desembocadura, el lecho y el conjunto de individuos se encuentran en los elementos a_{55} (0.38, 0.41, 0.35 y 0.42, respectivamente) y a_{66} (0.35, 0.38, 0.40 y 0.38, respectivamente), en la ribera se localizan en la transición a_{33} (0.24) y a_{66} (0.38).

Sensibilidad y elasticidad

La sensibilidad en todos los casos está concentrada en la transición a_{21} y en todas las transiciones que corresponden al rebrote de los organismos secos a las categorías 2, 3, 4 y 5. La contribución relativa más grande a λ en todas las zonas proviene de la permanencia de los individuos, sobre todo de los secos (a_{66}) con valores de 0.14 en el caso del conjunto de individuos, 0.15 en la zona de abras, en la desembocadura y en la ribera, y 0.19 en el lecho. La permanencia en la categoría 3 tiene valores en la desembocadura, la ribera y en el conjunto de individuos de 0.10, 0.17 y 0.14 respectivamente, y en las abras el valor de la permanencia de los organismos de la categoría 5 es 0.11. En cuanto a procesos, la permanencia es el que más aporta, seguido del rebrote y, en contraste, la fecundidad aporta muy poco en todas las zonas (Tabla 6).

Proceso/Zona	General	Abras	Desembocadura	Lecho	Ribera
Fecundidad	0.003	0.013	0.005	0.023	0.007
Crecimiento	0.183	0.166	0.183	0.192	0.174
Permanencia	0.380	0.337	0.384	0.378	0.422
Rebrote	0.273	0.290	0.272	0.232	0.243
Seco	0.160	0.195	0.156	0.176	0.155

4.1.3.3 Modelo Periódico

En este modelo la tasa finita de crecimiento tampoco alcanza valores mayores a uno en ninguna de las zonas. El valor más bajo se presenta en la zona del lecho, con una pérdida del 56% de la población, seguida de las abras (0.513) y la ribera (0.517), finalmente se encuentran la desembocadura y el lecho, con pérdidas del 40% de los individuos (Tabla 7).

Todas	Abras	Desembocadura	Lecho	Ribera
0.604	0.513	0.595	0.442	0.517

El valor más alto de la matriz de la temporada fría (F) en el lecho, la ribera y el conjunto de individuos se encuentra en la transición a_{66} (0.66, 0.74 y 0.64, respectivamente), en las abras en la a_{62} (0.50) y en la desembocadura en la a_{55} (0.50). El segundo valor más alto se encuentra en transiciones que implican la desecación de los individuos de la categoría 2 en todas las zonas menos en el lecho, en éste se ubica en la permanencia de los organismos de la categoría 5. En la temporada templada (T) los valores más altos están en la desembocadura, la ribera y el total de individuos en la transición a_{33} (0.62, 0.76 y 0.52, respectivamente), y en las abras y el lecho en la a_{32} (0.55 y 0.56, respectivamente). En la temporada caliente (C) la transición más alta en la ribera es en la a_{44} (0.54), mientras que en el conjunto de individuos, las abras, la desembocadura y el lecho es en a_{55} (0.80, 0.70, 0.96 y 0.93, respectivamente).

Sensibilidad y elasticidad

En todos los casos, a excepción de las abras, los valores más altos de sensibilidad se encuentran en la transición a_{21} en la temporada F, en las transiciones que implican el rebrote de los organismos secos en la T, y en la permanencia y crecimiento de los organismos de la categoría 3 en la temporada C. En las abras, la sensibilidad en la F se concentra en el rebrote de los organismos de la categoría 5, en la temporada T en el rebrote de los organismos de la categoría 5 y 6, y en la temporada C en el rebrote o permanencia de los organismos de la categoría 5.

En el lecho y en el conjunto de individuos la mayor aportación relativa a la tasa de crecimiento en todas las temporadas es la permanencia (Tabla 8), en las abras en la temporada fría lo es la desecación de los individuos y en la temporada T y C la permanencia. En el lecho y la desembocadura se observa el mismo patrón que en las abras en la temporada F, pero en la temporada T el proceso de mayor relevancia es el rebrote y en la temporada C el crecimiento en el lecho, y la permanencia en la desembocadura (tabla 8). De manera puntual, en las abras el valor más alto en todas las temporadas se localiza en el elemento a_{55} , en la desembocadura en a_{63} , a_{36} y a_{33} para las temporadas F, T y C respectivamente; en el lecho el elemento a_{63}

en la temporada F, a_{36} en temporada T y a_{33} en la temporada C, en la ribera es a_{23} , a_{32} y a_{33} para F, T y C.

4.2 Germinación

4.2.1 En campo

En la figura 11a se muestra la proporción de germinación total por mes. Como se puede ver, la germinación más alta se observó en el mes de agosto (0.86), y es significativamente mayor que en el resto de los meses, mientras que la de enero fue menor (GLM, $\chi^2=100.13$, $gl=3$, $P<2.2E-16$). En la figura 11b, se muestra la germinación promedio por zona, la mayor germinación fue en la desembocadura; sin embargo no hay diferencias significativas entre sitios (GLM, $\chi^2=214$, $gl=3$, $p=0.2$)

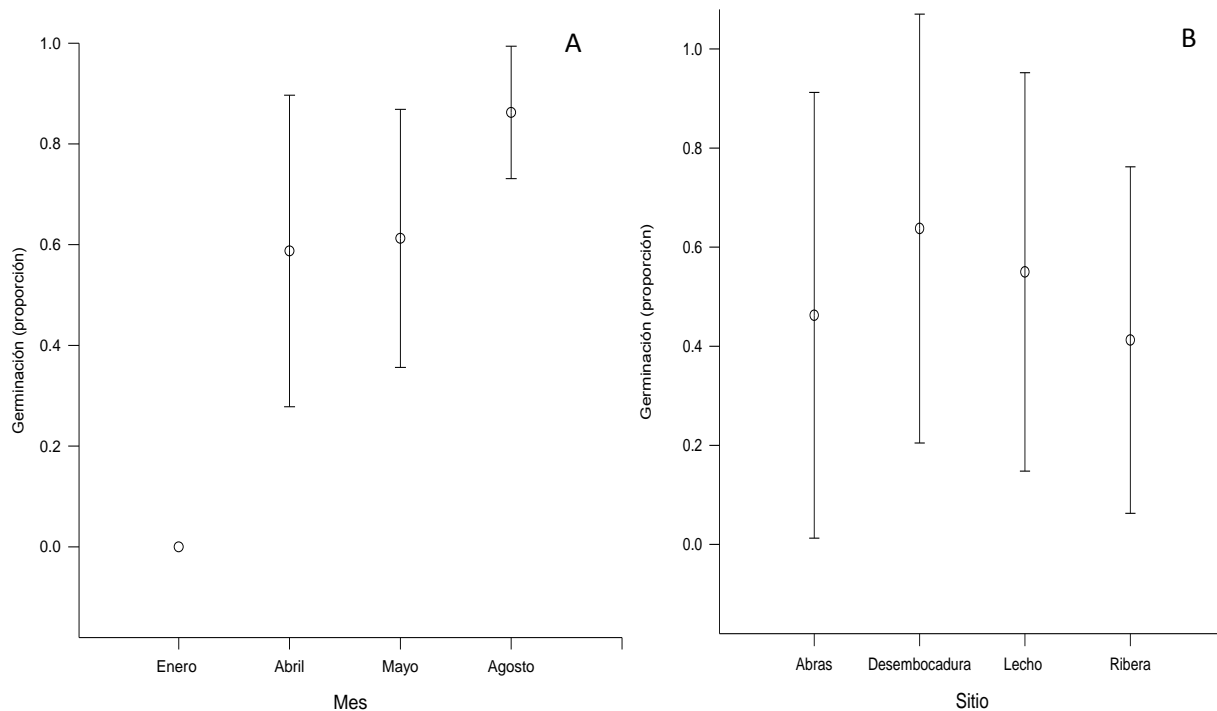


Figura 11. Germinación final promedio de *Flaveria chlorifolia* en condiciones naturales. A) Germinación por mes; B) Germinación por zona. Las barras representan desviación estándar.

4.2.2 En invernadero

La germinación empezó dos semanas después del primer riego en suelo negro, en la arena sílica y en el de las abras. En el suelo negro alcanzó su máxima germinación a la semana 15, en arena sílica en la ocho y en abras en la semana 18. En la ribera y el lecho el inicio fue en la semana 4 y 5 respectivamente, y en la desembocadura inició en la semana 6. En estos tres últimos suelos, la máxima germinación se alcanzó en la semana 18, como en las abras.

El porcentaje de germinación total fue de 51%. En suelo negro y en arena sílica se observaron los mayores porcentajes, mientras que el menor fue en las abras (figura 12). El modelo indica que el sustrato tiene un efecto significativo sobre el porcentaje final de germinación (GLM, $\chi^2=107.82$, $gl=5$, $P<0.0001$). Sin embargo, si se comparan únicamente los sustratos del sitio de estudio, no hay efecto del sustrato sobre la germinación (GLM, $\chi^2=2.99$, $gl=3$, $n=0.394$).

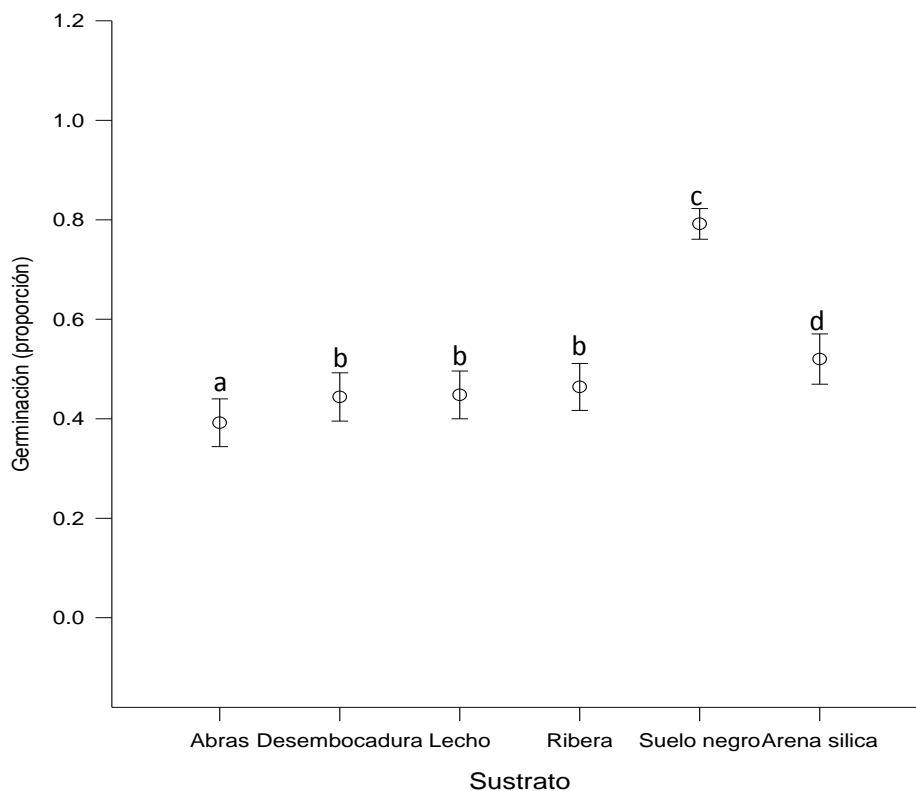


Figura 12. Germinación promedio de *Flaveria chlorifolia* en seis sustratos en condiciones de invernadero. Las letras diferentes indican diferencias significativas.

4.3 Establecimiento y crecimiento

En el suelo negro, la arena sílica y las abras el porcentaje de establecimiento fue más alto que en el resto de los suelos (figura 13). El porcentaje más alto de mortalidad (82%) se presentó en el suelo de la desembocadura. El sustrato tiene un efecto significativo sobre el número de nodos (GLM, $\chi^2=107.82$, $gl=5$, $P<0.0001$), con marcadas diferencias entre ellos (figura 14). El promedio más alto del número de nodos se registró en el suelo negro, en la arena sílica y en las abras. El resto de los suelos presenta un promedio por debajo de los tres nodos.

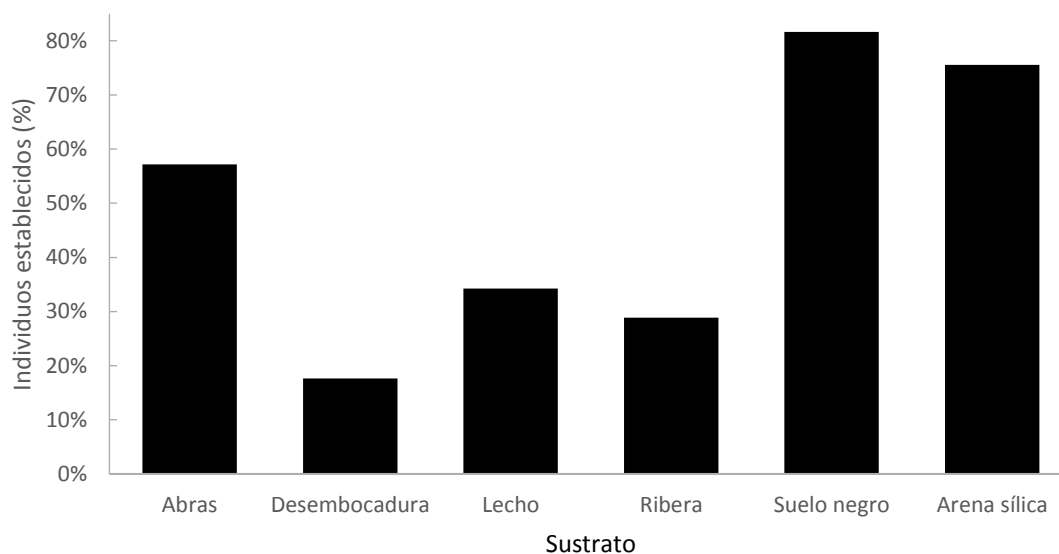


Figura 13. Porcentaje de plantas establecidas de *Flaveria chlorifolia* en seis sustratos en condiciones de invernadero.

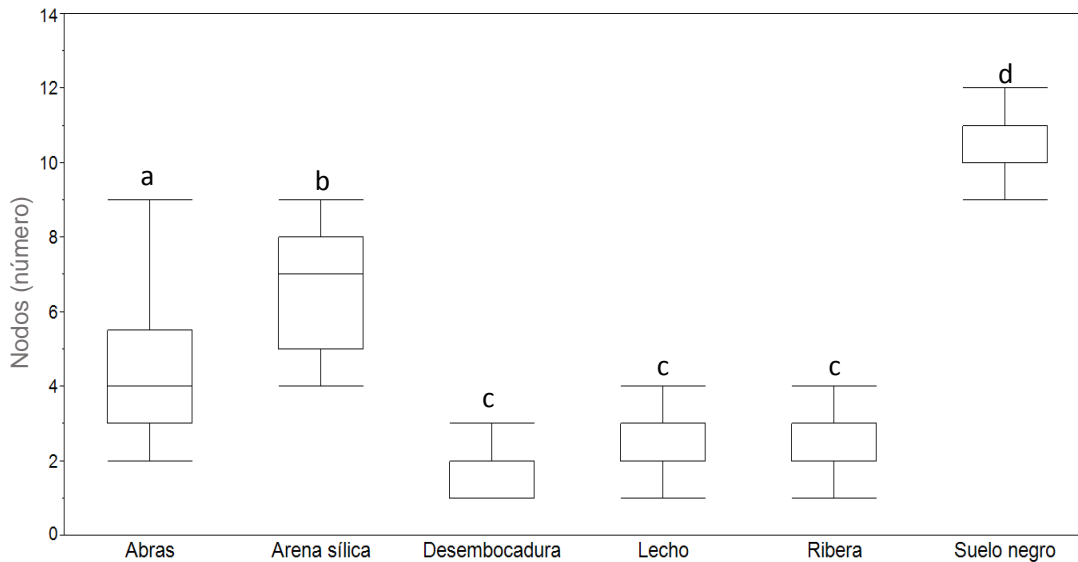


Figura 14. Promedio de nodos de *Flaveria chlorifolia* en seis sustratos en condiciones de invernadero. Letras diferentes indican diferencias significativas.

4.4 Asignación diferencial de biomasa

En la figura 15 se muestra el porcentaje de peso seco por estructura (hoja, tallo, flor y raíz) en los seis sustratos considerados. Como se observa, el suelo negro es el único en el que se registró floración. No hay diferencias significativas entre peso aéreo y radicular dentro del mismo sustrato en cinco de los seis casos; en suelo negro el sustrato tiene un efecto significativo sobre la proporción del peso seco asignado a las partes aérea y radicular de la planta (GLM, $\chi^2=5.449$, $gl=1$, $P<0.0196$).

El peso seco aéreo (suma de hojas, tallos y flores) y el peso seco radicular promedio (figura 16) fue mayor en el suelo negro (1.48 ± 0.16 y 1.06 ± 0.08 g, respectivamente) y menor en la desembocadura (0.007 ± 0.003 g; 0.003 ± 0.001 g). El análisis muestra diferencias significativas entre sustratos tanto en el peso seco aéreo (GLM, $\chi^2=143.79$, $gl=5$, $P<0.0001$) como en el radicular (GLM, $\chi^2=218.86$, $gl=5$, $P<0.0001$).

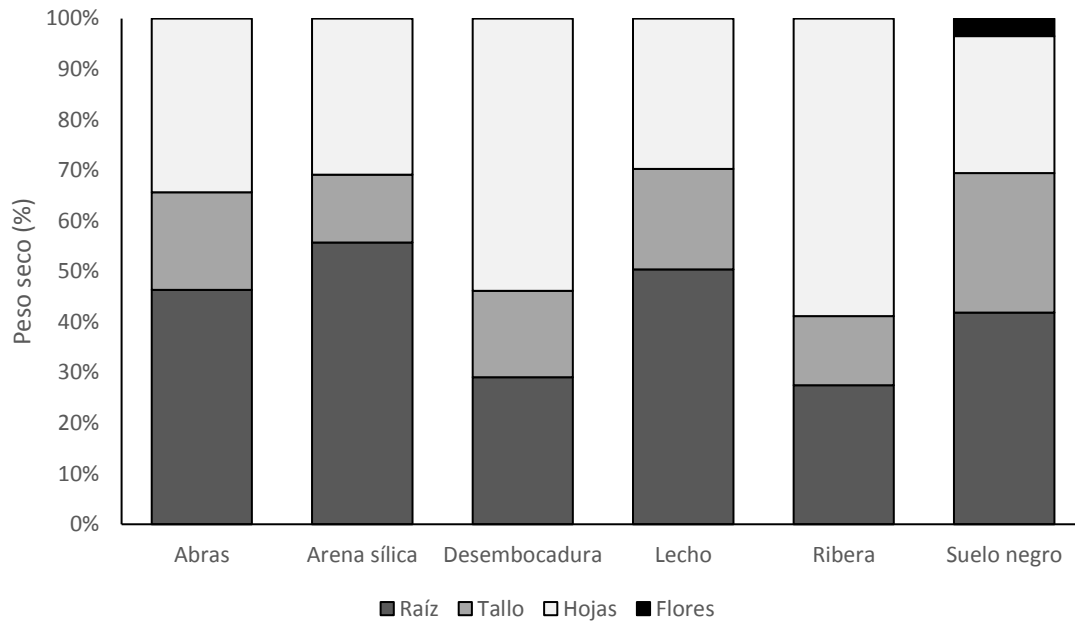


Figura 15. Porcentajes finales promedio de peso seco de hojas, tallos, raíces y flores de *Flaveria chlorifolia* en seis sustratos.

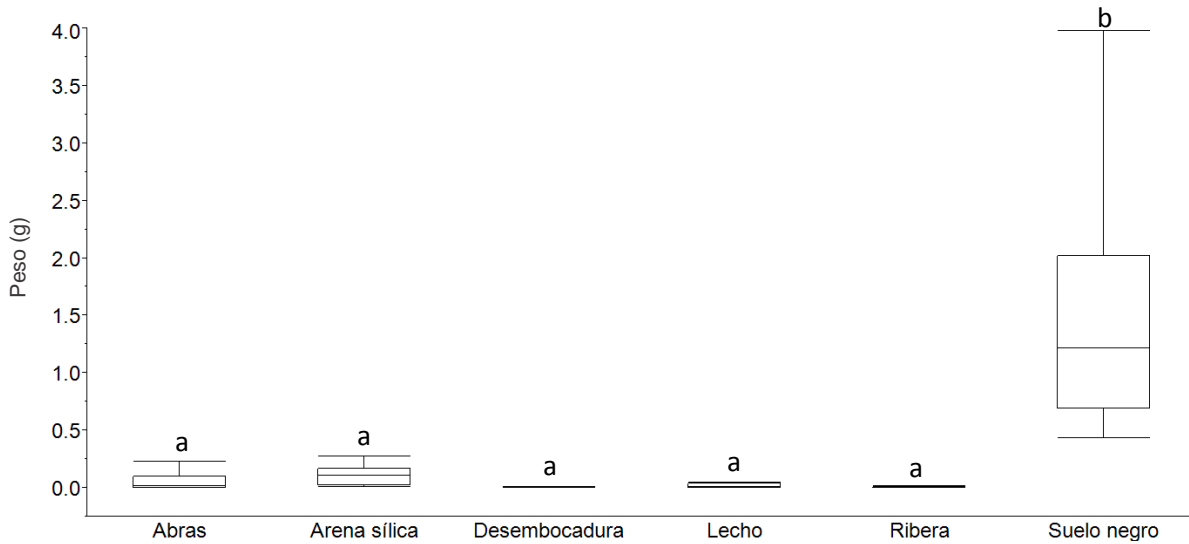


Figura 16. Peso aéreo de *Flaveria chlorifolia* en seis sustratos. Letras diferentes indican diferencias significativas.

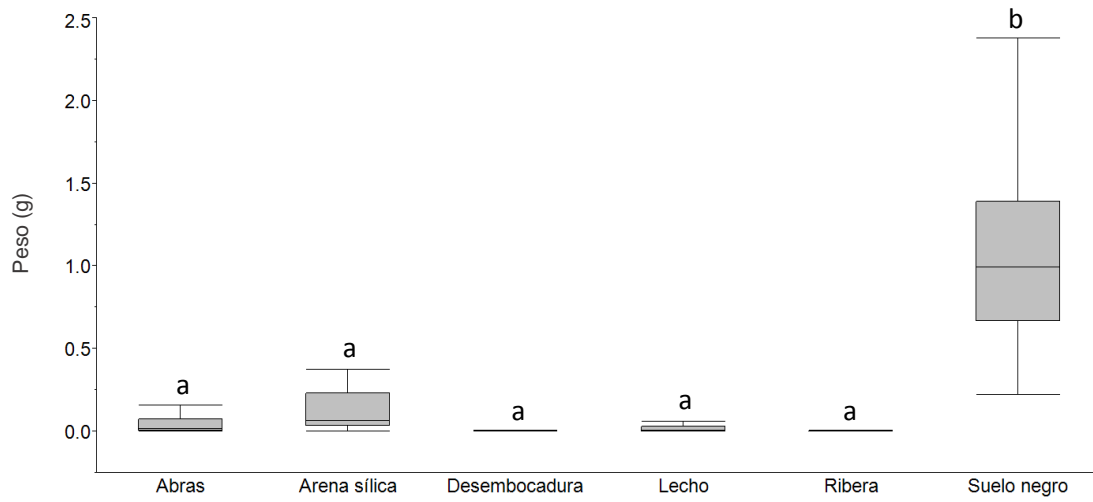


Figura 17. Peso radicular de *Flaveria chlorifolia* en seis sustratos. Letras diferentes indican diferencias significativas.

5. Discusión

5.1. Dinámica poblacional y modelos matriciales

Los modelos demográficos han sido empleados frecuentemente en el estudio de las especies perennes de las zonas áridas; sin embargo, son muy pocos los estudios de esta índole aplicados a especies que se establecen y crecen en ambientes que además de presentar los cambios de temperatura drásticos y la limitación de agua característicos de las zonas áridas y semiáridas, presenten grandes concentraciones de sales o de yeso, o bien una barrera física para la emergencia de la plántula a la superficie (Escudero *et al.*, 2015). En este trabajo se analizó la dinámica poblacional de una especie herbácea perenne nativa de América del Norte, establecida en un sistema desértico perturbado, con características físicas y químicas limitantes, y reportada como especie asociada a suelos gípsicos.

Se desconoce la longevidad de esta especie en general y en esta zona en particular, pero, las tasas finitas de crecimiento obtenidas a partir de los tres diferentes análisis matriciales (anual, promedio y periódico) indican que la población de *F. chlorifolia* decrecerá en el tiempo independientemente de su zona de distribución en el sitio de trabajo. Sin embargo, los modelos indican comportamientos diferentes en cuanto al ciclo de vida y la aportación relativa a lambda de cada transición y proceso.

El modelo anual para *F. chlorifolia*, que considera sólo dos momentos en el tiempo (septiembre 2015 y mayo 2017), presenta las lambdas más bajas tanto para el conjunto completo de individuos como para las cuatro zonas. En este modelo la proyección indica que se perderá el 74% del total de los individuos, y las sensibilidades más altas se concentran en la transición semilla-planta joven y en el crecimiento. En todas las zonas, sin embargo, el proceso que más aporta a lambda es siempre la permanencia, sobre todo la de las categorías intermedias, lo que podría indicar que los organismos grandes y reproductivos son imprescindibles para mantener a la población. En este modelo, las matrices anuales de transición omiten procesos, de tal manera que no todos los nodos del ciclo de vida están conectados, lo que rompe con el supuesto de irreducibilidad, y la matriz es entonces imprimitiva,

y por ello, inestable. Aun cuando los valores que hacen falta pueden ser inferidos a partir de los datos de campo o ajustarse, esto llevaría a una subestimación o sobreestimación de la tasa de crecimiento y de los procesos con mayor sensibilidad (Caswell, 2001).

En comparación con el modelo anual, el modelo promedio considera un gran conjunto de datos, de tal manera que permite la incorporación de información más detallada y de más procesos a través del promedio de cada una de las matrices elaboradas para cada momento. El modelo promedio representa lo observado mejor que el anual, y se puede ver como un resumen de los procesos a lo largo del tiempo. Los valores de λ son mayores a los obtenidos en el modelo anual y la proyección también indica una pérdida de individuos de hasta 24% en el caso de la ribera, o 20% si consideramos a todo el conjunto. Todas las transiciones están representadas en la matriz promedio, lo que hace que se cumpla con el supuesto de matriz irreducible, y que sea una matriz primitiva y estable. El proceso de mayor contribución relativa sobre λ en las abras, la desembocadura y el lecho es la permanencia en la categoría 5, al igual que en el modelo anual. Por su parte, en la ribera la permanencia de los individuos secos es la más importante y la de los individuos más grandes ocupa el segundo lugar, lo que podría indicar, a diferencia de los resultados del modelo previo, que la desecación de la parte aérea es una estrategia viable para los organismos que viven en estos ambientes tan extremos y de estaciones tan marcadas.

El modelo periódico permite hacer análisis entre varios años o dentro de un mismo año, y considera ciclos conformados por temporadas, que en este caso son tres. Las λ s obtenidas son el resultado de la interacción de las tres temporadas sobre toda la población en un intervalo de tiempo que las abarca a todas, y no al producto de las λ s por estación. Por ello, el resultado puede considerarse más robusto que el de los dos modelos previos (Golubov, 1999; Caswell, 2001, Hernández-Pedrero y Valverde, 2017). En este modelo las tasas de crecimiento se encuentran por debajo de 1 y dentro del intervalo de los modelos anual y promedio;

sin embargo, las sensibilidades y elasticidades son dadas en función del comportamiento de la población por temporada y no como resultado del análisis general. Este método permite analizar más claramente qué proceso afecta más o menos a la tasa de crecimiento en función de las elasticidades en cada temporada, por lo que es el que se ajusta más a lo observado en campo y es el que aporta mayor información sobre el comportamiento de la especie, por lo que será el que se retome a continuación para el análisis general, tanto por zona como en conjunto.

De acuerdo al modelo periódico, *F. chlorifolia* tiene un ciclo de vida ligado a las temporadas seleccionadas, con procesos vitales bien definidos. Durante la temporada fría, lo más importante es la capacidad de la parte aérea de secarse y de perder las hojas sin que esto implique la pérdida de meristemos. Este comportamiento se observa en otras especies perennes de desiertos con lluvia en verano (West, 1979; Goldberg y Turner, 1986; Silvertown *et al.*, 1993; Casper, 1996). Durante la temporada templada el proceso que más impacta a λ es el crecimiento, lo que implica que los recursos de la planta están siendo dirigidos a la producción de biomasa hasta alcanzar tamaños grandes y la etapa reproductiva. Estas categorías se alcanzan cuando se da el aumento gradual de la temperatura y se reduce su variación a lo largo del día, y con el inicio de la temporada de lluvias, con lo que las condiciones se vuelven menos estresantes que aquellas del invierno. Finalmente, en la temporada caliente, la permanencia de los organismos vivos de las categorías reproductivas es el proceso que más aporta a λ .

Aunque éste es el comportamiento general, el comportamiento por zonas varía. La desembocadura y el lecho son las zonas con mayor mortalidad. En las abras y la ribera el comportamiento de λ es similar, con pérdidas menores al 50% de individuos. También se observan diferencias entre temporadas. En las abras los individuos de la categoría más grande se mantienen por más tiempo, y es en donde los más pequeños representan el menor porcentaje en la estructura poblacional. Esta característica de la estructura de la población puede deberse a las características físicas de las abras y a las especies que se establecen en ellas. Las

abras pueden presentar profundidades de 10 cm hasta más de un metro, lo que propicia que la cantidad de luz que penetra en el abra sea menor durante la mayor parte del día en comparación con la zona que las rodea. En la periferia de las abras, suelen establecerse otras especies además de *F. chlorifolia*, y pueden alcanzar coberturas por encima del 100%, produciendo sombra sobre el abra, impidiendo o disminuyendo la entrada de luz y manteniendo una temperatura más baja y más estable (García-Rodríguez, 2014). La combinación de estos dos factores puede verse reflejada en la elongación del tallo por la falta de luz (Hutchings y de Kroon, 1994; McIntyre, 1997; Sultan, 2000), lo que explica los altos porcentajes de individuos en la categoría más grande. Este comportamiento se ha observado también en *Samolus ebracteatus* var. *coahuilensis* (Cervantes-Campero, 2015), que también coloniza las abras, y presenta plasticidad fenotípica de acuerdo a la zona en la que se encuentre establecida. En las abras las hojas de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* son más grandes y sus tallos más elongados, tal como se observó en *F. chlorifolia*. Dado que el crecimiento y la acumulación de biomasa fue limitado en los sustratos utilizados en el invernadero, es necesario realizar medidas de acumulación de biomasa en el tiempo en condiciones naturales antes de llegar a conclusiones definitivas sobre el efecto que ésta pudiera tener en la dinámica poblacional.

En general, las abras representan un refugio a las condiciones externas, lo que permite que la humedad del suelo propicie un medio menos estresante que el prevaleciente fuera del abra (Pisanty *et al.*, 2013; Rodríguez-Sánchez, 2014). A su vez, esto permite a la parte aérea mantenerse viva por más tiempo y que el tiempo de permanencia en la categoría seca sea menor que en las otras zonas.

En contraste con este comportamiento, la ribera es la zona en la que la categoría más grande está menos representada, y en la que los individuos permanecen durante un periodo corto de tiempo, mientras que las categorías 2 y 3 son las predominantes. Como lo denotan los valores de elasticidad, la permanencia de las plantas más pequeñas es lo que más influye en estructura y la dinámica de la

población, lo que contrasta con lo que sucede en las abras. Esto puede ser explicado por la alta densidad de *F. chlorifolia* en esta zona, tanto al inicio como al final de este trabajo, así como por la interacción con otras especies. La alta densidad inicial contrasta con las bajas tasas de supervivencia observadas, lo que sugiere un evento masivo de germinación y establecimiento propiciado por algunas condiciones especialmente favorables que propiciaron un crecimiento poblacional que incluso modificó el paisaje de la zona durante un breve periodo, y que han ido cambiando a lo largo del tiempo, generando condiciones desfavorables para la especie en general y para los individuos grandes en particular.

En la ribera, están establecidos dos pastos perennes, *Sporobolus airoides* y *Distichlis spicata*, ambos ampliamente distribuidos tanto en las abras como en la planicie (Pinkava, 1984; Pisanty *et. al.*, 2013; Rodríguez-Sánchez, 2014) y capaces de alcanzar grandes porcentajes de cobertura a lo largo de un gradiente amplio en la planicie (obs. pers.) y en el antiguo lecho del río, ahora seco (Torres-Orozco, 2017). La alta densidad de *F. chlorifolia* y la alta cobertura de los dos pastos propician la formación de un pequeño dosel, que limita el paso de la luz a los organismos, y podrían estar limitando también el acceso a los nutrientes y la humedad a otras especies, debido a la competencia. Estos dos factores podrían explicar la predominancia de las categorías más pequeñas, ya que la limitación de los recursos provoca un crecimiento lento o nulo de los individuos.

Aunque la densidad puede limitar el crecimiento, puede también ser benéfica en las primeras etapas de desarrollo, ya que brinda un micrositio más seguro para el reclutamiento, proporcionando sombra y la conservación de la humedad. En esta zona, se observaron dos de los cuatro reclutamientos, que probablemente están asociados a las condiciones favorables antes mencionadas, aun cuando en esta zona la germinación es menor que en las otras tres y se presenta la menor proporción de individuos reproductivos a pesar de ser la de mayor densidad.

La lambda de la ribera similar a las abras y por encima de la de las otras dos zonas, puede también ser explicada por la densidad, ya que aunque los organismos no alcanzan grandes alturas, mantienen la parte aérea esperando mejores condiciones, probablemente refugiados debajo o cerca de las plantas más grandes, como un proceso de facilitación inicial que deriva en competencia denso dependiente, ambos procesos son frecuentes en sistemas áridos y semiáridos (Friedman y Orshan, 1975; Fowler, 1986; Valiente y Ezcurra, 1991; Silvertown y Wilson, 1994; Flores y Jurado, 2003; Al-Namazi *et al.*, 2017).

El comportamiento de *F. chlorifolia* en la desembocadura y en el lecho es muy similar, con los valores de sensibilidad y elasticidad más altos ubicados en las mismas transiciones. La desecación de las partes aéreas y el rebrote son los procesos más importantes en las temporadas templada y fría, pero en la temporada caliente la permanencia es lo más importante en la desembocadura, mientras que en el lecho lo es el crecimiento. En estas dos zonas la densidad de *F. chlorifolia* y la cobertura de *D. spicata* y *S. airoides* son mucho menores que en la ribera (obs. pers.), lo que deja más expuestos a los individuos ahí establecidos, lo que puede implicar una mayor exposición a la intensa irradiación solar, una mayor propensión a ser removidos por los fuertes vientos, y una mayor probabilidad de quedar enterrados por las tormentas de arena, lo que podría explicar el gran aporte del rebrote y del crecimiento durante la época templada y caliente, y al gran porcentaje de individuos secos inmediatamente después de la etapa reproductiva.

En la desembocadura y en el lecho, los individuos grandes son abundantes en la temporada fría; sin embargo, las categorías pequeñas dominan en las otras dos temporadas como en el caso de la ribera, pero a diferencia de esta última aquí puede ser explicada por las características del suelo y no por la densidad o competencia.

El lecho y la desembocadura fueron las primeras zonas en secarse dentro del sistema Churince, lo que aunado a la evaporación del suelo favoreció la formación

de una costra física (característica en sistemas con presencia de yeso y sales), el aumento de la concentración de sales, una mayor compactación, una baja disponibilidad de nutrientes y una baja infiltración de agua (Meyer 1986, Moore *et al.*, 2014, Escudero *et al.*, 2015). Todas las condiciones antes mencionadas son limitantes para crecer, lo que podría explicar por qué los individuos se mantienen en categorías pequeñas o secas la mayor parte del tiempo; explica también el bajo reclutamiento, ya que como se ha observado en otros trabajos (Escudero *et al.*, 1997; Escudero *et al.*, 2000), la costra representa una barrera para la emergencia de las plántulas.

A pesar de ser un factor limitante para los procesos antes mencionados todo indica que la presencia de la costra permite que se mantenga la humedad por debajo de ésta, ya que una vez que se forma la evaporación disminuye, lo que se ve reflejado en porcentajes de germinación más altos que en el caso de las abras y la ribera.

Escudero *et al.* (1999, 2000) proponen que el establecimiento (entendido como la incorporación de nuevos individuos en la población) en estos suelos estresantes es dependiente del tamaño de la plántula y de su capacidad y velocidad de enraizar antes de que empiece la temporada de secas. En este caso en particular, parece que no es sólo este factor, sino que también pudo haber influido la formación de pequeñas grietas dentro de esta matriz de suelo duro cubierto por la costra física, que fungieron como un micrositio de fácil penetración de la raíz y emergencia de las hojas verdaderas a la superficie, la gran producción de semillas y la tasa alta de germinación observada en campo.

5.2 Germinación en campo

El porcentaje final de germinación promedio más alto en campo fue de 64%, y muestran un patrón muy similar en las cuatro zonas. En la temporada fría no hubo germinación en ninguna de las zonas, pero en las abras, el lecho y la ribera fue aumentando a partir de marzo, conforme la precipitación y la temperatura incrementaban. En las abras, la germinación alcanzó el 100%. En la

desembocadura se presenta un patrón inverso, pues el porcentaje va disminuyendo en el tiempo después de alcanzar un máximo en abril. En todo caso, el porcentaje máximo de germinación es comparable con el porcentaje reportado para especies perennes de desierto de la familia Asteracea (Valencia-Díaz y Montaña 2003). Este comportamiento puede deberse a que las semillas de un gran número de especies perennes herbáceas de desierto presentan algún tipo de latencia, ya sea fisiológica o morfológica. Las semillas con latencia fisiológica requieren fluctuaciones de temperatura o temperaturas dentro de un intervalo específico favorable (Baskin y Baskin, 1998). Se ha observado también que las semillas de las especies perennes de América del Norte no germinan en la temporada fría, sin embargo, las bajas temperaturas parecen ser el factor que rompe la latencia, propiciando la germinación en primavera y verano, lo que permite el éxito de las plántulas (Baskin *et al.*, 1994; Baskin *et al.*, 1998; Baskin y Baskin, 1998). Ren *et al.* (2008) muestran que los porcentajes de germinación de *Flaveria bidentis* incrementan con el aumento de temperatura y alcanzan los valores máximos a altas temperaturas (35°C). Este comportamiento germinativo también coincide con lo observado por Peralta *et al.* (2016) y, aunque estos autores reportan porcentajes que no rebasaron el 60% en ningún mes, el patrón en el tiempo es muy similar y la germinación en ese año (2009-2010) aumentó conforme aumentaron la temperatura y la precipitación. En ese año la germinación aumentó importantemente en julio, debido a un potente huracán (“Alex”), pero incluso con esa entrada inusual de agua los porcentajes se encuentran por debajo de los obtenidos en el presente trabajo, por lo que puede ser que las semillas pertenecientes a esta cohorte sean más viables, probablemente debido a que las condiciones en el periodo de formación de las semillas fueron diferentes entre años, modificando el desarrollo de las semillas y provocando efectos sobre la latencia y éxito germinativo (Baskin y Baskin, 1998).

Los resultados de germinación de las semillas recuperadas no son incluidos porque los lotes de semillas se contaminaron en las cámaras de germinación, incluso después de aplicar diferentes tratamientos de desinfección. Por ello, no fueron consideradas en el cálculo de la fecundidad.

5.3 Germinación en invernadero

En condiciones de invernadero *F. chlorifolia* germina en todos los sustratos. En suelo negro y en arena sílica alcanzó el mayor porcentaje de germinación, lo que puede ser adjudicado a que en estos suelos la humedad se mantiene por más tiempo que en los suelos de la zona de estudio, lo que mantiene a la semilla en una matriz húmeda constante que propicia la germinación. En los suelos del sitio de estudio, que son ricos en sales, y específicamente en yeso, la germinación fue menor, probablemente debido a que sus características físicas propician la compactación y el aumento del potencial osmótico, dificultando por ello la toma de agua por parte de la semilla.

A diferencia de las condiciones de campo, en el invernadero no se observó la formación de costra, lo que podría explicar también el bajo porcentaje de germinación, bajo el supuesto de que la costra mantiene la humedad en el suelo evitando la evaporación.

Los resultados que se observan en los suelos de la zona coinciden con los observados en experimentos previos realizado por Escudero *et al.* (1997, 2000) en los que se demuestra que no existe una relación, negativa ni positiva, para ninguna de las concentraciones de yeso probadas en ese trabajo, a excepción de especies estrictamente gipsófilas. Las diferencias entre los porcentajes de germinación del invernadero y los de campo probablemente se deban a las fluctuaciones de temperatura, ya que se sabe que las semillas de las plantas de desierto tienden a responder a señales de este tipo (Baskin y Baskin, 1998). Además, responden a la presencia de la costra física, que si bien puede ser un impedimento físico para el establecimiento, también funciona como una barrera para la evaporación del agua, lo que se propicia la formación de un refugio relativamente húmedo para las semillas.

En general, todo indica que la respuesta germinativa es mucho mayor en sustratos capaces de retener mayor cantidad de agua, como el suelo negro o la arena sílica;

sin embargo, cuando estas condiciones no se presentan, la semilla requiere de oscilaciones de temperatura para romper la latencia común en plantas de desierto. Para determinar el efecto de las variaciones térmicas y el de la costra son necesarios estudios experimentales adicionales, antes de poder llegar a conclusiones definitivas.

Estas características sugieren que la tolerancia de esta planta es muy amplia, de tal manera que responde al modelo de refugio planteado por Meyer (1986), en el que se propone que aquellos endemismos edáficos, o especies que se establecen en suelos estresantes, se encuentran en éstos no porque presenten especializaciones para tolerar las condiciones del suelo, sino porque son malas competidoras en zonas no estresantes y se “refugian” en suelos menos fértiles en donde la competencia es menor. Sin embargo, no hay información sobre cómo interactúa realmente con otras especies que también colonizan varios de los sitios en los que ésta se establece, como las abras. Antes de llegar a una conclusión firme, cabe, sin embargo, recordar que esta especie tiene metabolismo intermedio (C3-C4), por lo que es necesario ahondar en la relación que hay entre lo observado a nivel poblacional y las respuestas fisiológicas y anatómicas.

5.4 Establecimiento, crecimiento y asignación diferencial de biomasa

En el invernadero, el establecimiento en el suelo negro fue alto y puede explicarse por la constante humedad y por la alta disponibilidad de nutrientes, lo cual se ve reflejado también en el mayor número de nodos, en la producción de flores y la mayor acumulación de biomasa que en el resto de los suelos. En la arena sílica, el porcentaje de establecimiento fue menor que en el suelo negro, y los mismo sucedió con el número de nodos. En la arena, además, al alcanzar los 7 nodos las plantas comenzaban a secarse y morían, lo que indica que la humedad que brinda este sustrato no permite la supervivencia de los individuos, ya que la falta de nutrientes es un factor limitante al alcanzar este tamaño. En las abras el establecimiento y el número de nodos fue mayor que en el resto de los suelos de la zona, y esto puede deberse a la presencia de más materia orgánica debido a que en estos

hundimientos se establecen otras especies (de 2 y hasta 9 especies) con coberturas que pueden llegar a más del 100% del abra (Pisanty *et al.*, 2013; Rodríguez-Sánchez, 2014). En el resto de los suelos el establecimiento es menor, y el crecimiento parece similar al observado en campo, es decir, sólo se alcanzan alturas pequeñas.

Debido a que las semillas germinaron en intervalos de tiempo diferentes, la biomasa y el tamaño corresponden a plantas de edades diferentes, lo cual dificulta mucho el análisis aun cuando todas las semillas se colocaron en el invernadero simultáneamente. Una dificultad adicional se presenta al comparar el comportamiento en invernadero y en condiciones naturales, a pesar de que los sustratos utilizados provenían de la zona de estudio. En el campo, por ejemplo, la formación de la costra hace difícil el establecimiento de los organismos, cosa que se ve reflejada con el bajo establecimiento. La preferencia mostrada por *F. chlorifolia* tanto en términos de germinación como de crecimiento y de reproducción, por los suelos ricos en nutrientes con disponibilidad continua de agua denota el amplio rango de tolerancia que tiene a condiciones ambientales muy variadas. Podemos así concluir que esta especie es muy plástica y que se desarrolla en sitios con condiciones que pueden considerarse extremas, gracias a esta capacidad de responder a variables ambientales que abarcan un amplio rango.

6. Conclusiones

Para el análisis demográfico de *Flaveria chlorifolia* desarrollado en este estudio, los modelos matriciales periódicos aportan una gran cantidad de información detallada debido al análisis por fases o temporadas. La combinación del análisis periódico con el promedio permite explicar mejor el comportamiento poblacional relacionado con fases o temporadas con diversas condiciones abióticas.

En el sistema Churince es de esperarse que *F. chlorifolia* desaparezca de las zonas en las que se distribuye actualmente si las condiciones actuales prevalecen; sin embargo, es de esperarse que comience un nuevo periodo de crecimiento poblacional mediante un nuevo pulso de germinación y establecimiento masivos, como suele suceder con las especies perennes de desierto, cuyas cohortes se establecen cuando las condiciones son favorables, de modo que hay periodos en los que son muy abundantes y periodos en los que no.

Esta especie presenta características que varían en función de la zona en la que se encuentre, que se ven reflejadas en parámetro como la altura que alcanza según las condiciones de luz, humedad, temperatura y densidad, así como en su comportamiento germinativo y demográfico. Esta respuesta apunta a una plasticidad fenotípica que le permite responder a las condiciones agrestes, cambiantes e impredecibles determinadas tanto por la zona en la que vive como por el intenso disturbio que ésta presenta.

Dado su establecimiento en nuevas zonas sin vegetación aparente o con vegetación que alcanza poca cobertura, y su expansión y alta cobertura en las abras ahora que su competidora más probable, *Samolus ebracteatus* var. *coahuilensis*, ha visto reducida su distribución y abundancia, es posible decir que *Flaveria chlorifolia* responde al modelo de refugio planteado.

Con base en los resultados demográficos y a la respuesta germinativa positiva en suelos ricos en nutrientes y pobres en sales y yeso, podemos decir que esta especie responde al modelo de refugio y no necesariamente a una especialización

específica a este tipo de suelos. Es posible entonces, clasificarla como una especie hidrófila, gipsovaga y halófila de zonas áridas y semiáridas, aunque más estudios deben ser llevados a cabo para determinar cómo es que se adapta a estas tres condiciones.

Flaveria chlorifolia responde de manera positiva a un gran intervalo de condiciones de temperatura y tipos de sustrato, lo que se ve reflejado en la colonización de nuevos espacios, por lo que podría suponerse que su adaptación a los cambios globales proyectados será positivo.

7. Literatura citada

- Ackerman, T. L. 1979. Germination and survival of perennial plant species in the Mojave Desert. *The Southwestern Naturalist*, 24(3), 399-408.
- Aguirre-Liguori, J. A., Scheinvar, E. y Eguiarte, L. E. 2014. Gypsum soil restriction drives genetic differentiation in *Fouquieria shrevei* (Fouquieriaceae). *American Journal of Botany*, 101(4), 730-736.
- Al-Namazi, A. A., El-Bana, M. I. y Bonser, S. P. 2017. Competition and facilitation structure plant communities under nurse tree canopies in extremely stressful environments. *Ecology and Evolution*, 7(8), 2747-2755.
- Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. 2007. (BRMRS). IUSS grupo de trabajo WRB. Primera actualización. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos No. 103. FAO, Roma. 117 p.
- Baskin, C. C., Baskin, J. M. y Auken, O. W. 1994. Germination response patterns during dormancy loss in achenes of six perennial Asteraceae from Texas, USA. *Plant Species Biology*, 9(2), 113-117.
- Baskin, C. C. y Baskin, J. M. 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. California, USA.
- Baskin, C. C., Baskin, J. M. y Auken, O. W. 1998. Role of temperature in dormancy break and/or germination of autumn-maturing achenes of eight perennial Asteraceae from Texas, USA. *Plant Species Biology*, 13(1), 13-20.
- Benard, R. B. y Toft, C. A. 2007. Effect of seed size on seedling performance in a long-lived desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, 168(7), 1027-1033.
- Bowers, J. E., Webb, R. H. y Rondeau, R. J. 1995. Longevity, recruitment and mortality of desert plants in Grand Canyon, Arizona, USA. *Journal of Vegetation Science*, 6(4), 551-564.
- Bowers, J. E., Turner, R. M. y Burgess, T. L. 2004. Temporal and spatial patterns in emergence and early survival of perennial plants in the Sonoran Desert. *Plant Ecology*, 172(1), 107-119.
- Cañadas, E. M., Ballesteros, M., Valle, F. y Lorite, J. 2014. Does gypsum influence seed germination? *Turkish Journal of Botany*, 38(1), 141-147.
- Cañadas, E. M., Ballesteros, M., Foronda, A., Navarro, F. B., Jiménez, M. N. y Lorite, J. 2015. Enhancing seedling production of native species to restore gypsum habitats. *Journal of Environmental Management*, 163:109-114.
- Casper, B. B. 1996. Demographic consequences of drought in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*: effects of density, associations with shrubs, and plant size. *Oecologia*, 106(2), 144-152.
- Caswell, H. y Trevisan, M. C. 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology*, 75(5), 1299-1303.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. 2ª ed. Sunderland, Massachusetts, EUA.
- Cervantes-Campero, G. 2015. Variaciones morfológicas de *Samolus ebracteatus* var. *coahuilensis* en diferentes condiciones microambientales en el Valle de Cuatrociénegas,

- Coahuila. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Chesson, P., Gebauer, R. L., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S., y Weltzin, J. F. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, 141(2), 236-253.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 1999. *Programa de Manejo del Área de Protección de Flora y Fauna Cuatrociénegas*, México. Consultado en http://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/cuatrocienegas.pdf
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (2002). Ficha informativa de los Humedales de Ramsar. Consultado en <http://ramsar.conanp.gob.mx/documentos/fichas/4.pdf>
- De Dios Miranda, J., Jorquera, M. J., y Pugnaire, F. I. 2014. Phenological and reproductive responses of a semiarid shrub to pulsed watering. *Plant Ecology*, 215(7), 769-777.
- De Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67(5), 1427-1431.
- De La Cruz, M., Romao, R. L., Escudero, A., y Maestre, F. T. 2008. Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography*, 31(6), 720-730.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 1994. DECRETO por el que se declara como área natural protegida, con el carácter de área de protección de flora y fauna, la región conocida como Cuatrociénegas, con una superficie de 84,347-47-00 hectáreas, municipio del mismo nombre, Coah. Publicado el 7 de noviembre. Consultado en <http://dof.gob.mx/index.php?year=1994&month=11&day=07>
- Drincovich, M. F., Casati, P., Andreo, C. S., Chessin, S. J., Franceschi, V. R., Edwards, G. E., y Ku, M. S. 1998. Evolution of C4 Photosynthesis in Flaveria Species Isoforms of NADP-Malic Enzyme. *Plant Physiology*, 117(3), 733-744.
- Duvigneaud, P. y Smet, S. D. D. 1968. Essai de classification chimique (éléments minéraux) des plantes gypsicoles du bassin de l'Ebre. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique/Bulletin van de Koninklijke Belgische Botanische Vereniging*, 101(2), 279-291.
- Escudero, A., Carnes, L. F. y Pérez-García, F. 1997. Seed germination of gypsophytes and gypsosvags in semi-arid central Spain. *Journal of Arid Environments*, 36(3), 487-497.
- Escudero, A., Somolinos, R. C., Olano, J. y Rubio, A. 1999. Factors controlling the establishment of *Helianthemum squamatum*, an endemic gypsophile of semi-arid Spain. *Journal of Ecology*, 87(2), 290-302.
- Escudero, A., Iriando, J. M., Olano, J. M., Rubio, A. y Somolinos, R. C. 2000. Factors affecting establishment of a gypsophyte: the case of *Lepidium subulatum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 87(6), 861-871.
- Escudero, A., Martínez, I., De la Cruz, A., Otálora, M. A. G. y Maestre, F. T. 2007. Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *Journal of Arid Environments*, 70(1), 18-28.
- Escudero, A., Palacio, S., Maestre, F. T. y Luzuriaga, A. L. 2014. Plant life on gypsum: a review of its multiple facets. *Biological Reviews*, 90(1), 1-18.

- Flores, J., y Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, 14(6), 911-916.
- Fidelibus, M. D., Gutiérrez, F. y Spilotro, G. 2011. Human-induced hydrogeological changes and sinkholes in the coastal gypsum karst of Lesina Marina area (Foggia Province, Italy). *Engineering Geology*, 118(1), 1-19.
- Fowler, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual review of ecology and Systematics*, 17(1), 89-110.
- Franco, A. C., y Nobel, P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77(3), 870-886.
- Friedman, J., y Orshan, G. 1975. The distribution, emergence and survival of seedlings of *Artemisia herba-alba* Asso in the Negev desert of Israel in relation to distance from the adult plants. *Journal of Ecology*, 63(2), 627-632.
- García Rodríguez, Lidia. 2014. Efectos de los factores abióticos sobre la germinación de *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) en las abras del Sistema Churince del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Giménez-Benavides, L., Escudero, A., e Iriando, J. M. 2007. Local adaptation enhances seedling recruitment along an altitudinal gradient in a high mountain Mediterranean plant. *Annals of Botany*, 99(4), 723-734.
- Goldberg, D. E., y Turner, R. M. 1986. Vegetation change and plant demography in permanent plots in the Sonoran Desert. *Ecology*, 67(3), 695-712.
- Golubov, J., Mandujano, M. D. C., Franco, M., Montana, C., Eguiarte, L. E., y Lopez-Portillo, J. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*, 87(6), 955-962.
- Heinzen, R. T. y Arulanandan, K. 1977. Factors Influencing Dispersive Clays and Methods of Identification. En Sherard JL, Decker RS (eds), *Dispersive clays, related piping, and erosion in geotechnical projects*. ASTM Special Technical Publication. 623, pp. 202- 217.
- Hernández-Pedrero, R., y Valverde, T. 2017. The use of periodic matrices to model the population dynamics of the long-lived semelparous *Furcraea parmentieri* (Asparagaceae) in a temperate forest in central Mexico. *Population Ecology*, 59(1), 3-16.
- Hutchings, M. J., y De Kroon, H. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 25, 159-238.
- Jordan, P. W., y Nobel, P. S. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the north-western Sonoran Desert. *American Journal of Botany*, 66(9), 1079-1084
- Korkmaz, M., y Özçelik, H. 2013. Soil-plant relations in the annual *Gypsophila* (Caryophyllaceae) taxa of Turkey. *Turkish Journal of Botany*, 37(1), 85-98.
- Ku, M. S., Wu, J., Dai, Z., Scott, R. A., Chu, C., y Edwards, G. E. 1991. Photosynthetic and photorespiratory characteristics of *Flaveria* species. *Plant Physiology*, 96(2), 518-528.
- Lai, L., Chen, L., Jiang, L., Zhou, J., Zheng, Y., y Shimizu, H. 2016. Seed germination of seven desert plants and implications for vegetation restoration. *AoB Plants*, 8, plw031.

- Márquez-Guzmán, J., Collazo, M., Martínez, M., Orozco, A., y Vázquez, S. 2012. *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Coordinación de Servicios Editoriales. México, D. F., México.
- McAuliffe, J. R., y Hamerlynck, E. P. 2010. Perennial plant mortality in the Sonoran and Mojave deserts in response to severe, multi-year drought. *Journal of Arid Environments*, 74(8), 885-896.
- McIntyre, G. I. 1987. Studies on the growth and development of *Agropyron repens*: interacting effects of humidity, calcium, and nitrogen on growth of the rhizome apex and lateral buds. *Canadian Journal of Botany*, 65(7), 1427-1432.
- McKown, A. D., Moncalvo, J. M., y Dengler, N. G. 2005. Phylogeny of *Flaveria* (Asteraceae) and inference of C4 photosynthesis evolution. *American Journal of Botany*, 92(11), 1911-1928.
- McKown, A. D., y Dengler, N. G. 2007. Key innovations in the evolution of Kranz anatomy and C4 vein pattern in *Flaveria* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 94(3), 382-399.
- Meyer, E. R. 1973. Late-Quaternary Paleoecology of the Cuatro Ciénegas Basin, Coahuila, Mexico. *Ecology*, 54(5), 982-995.
- Meyer, S. E. 1986. The ecology of gypsophile endemism in the eastern Mojave Desert. *Ecology*, 67(5), 1303-1313.
- Meyer, S. E. y García-Moya, E. 1989. Plant community patterns and soil moisture regime in gypsum grasslands of north central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 16, 147-155.
- Meyer, S. E., García-Moya, E. y Lagunes-Espinoza, L. D. C. 1992. Topographic and soil surface effects on gypsophile plant community patterns in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 3(3), 429-438.
- Minckley, W. L. 1969. Environments of the Bolsón of Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. *Science Series, University of Texas, El Paso, Texas*. (2), 1-65.
- Miriti, M. N. 2007. Twenty years of changes in spatial association and community structure among desert perennials. *Ecology*, 88(5), 1177-1190.
- Miriti, M. N., Rodríguez-Buriticá, S., Wright, S. J., y Howe, H. F. 2007. Episodic death across species of desert shrubs. *Ecology*, 88(1), 32-36.
- Monson, R. K., y Jaeger, C. H. 1991. Photosynthetic characteristics of C3-C4 intermediate *Flaveria floridana* (Asteraceae) in natural habitats: evidence of advantages to C3-C4 photosynthesis at high leaf temperatures. *American Journal of Botany*, 78(6), 795-800.
- Moore, M. J., y Jansen, R. K. 2007. Origins and biogeography of gypsophily in the Chihuahuan Desert plant group *Tiquilia* subg. *Eddyia* (Boraginaceae). *Systematic Botany*, 32(2), 392-414.
- Moore, M. J., Mota, J. F., Douglas, N. A., Flores-Olvera, H. y Ochoterena, H. 2014. The ecology, assembly, and evolution of gypsophile floras. En Rajakaruna, N., Boyd, R. S., Harris, T. (eds.). *Plant Ecology and Evolution in Harsh Environments*. Eds. Nova Science, Hauppauge, NY. pp. 97-128.
- Padilla Ruiz, F.M. 2008. Factores limitantes y estrategias de establecimiento de plantas leñosas en ambientes semiáridos. Implicaciones para la restauración. *Ecosistemas*, 17(1): 155-159.

- Palacio, S., Escudero, A., Montserrat-Martí, G., Maestro, M., Milla, R., y Albert, M. J. (2007). Plants living on gypsum: beyond the specialist model. *Annals of Botany*, 99(2), 333-343.
- Pando-Moreno, M., Molina, V., Jurado, E., y Flores, J. 2014. Effect of biological soil crusts on the germination of three plant species under laboratory conditions. *Botanical Sciences*, 92(2), 273-279.
- Parsons, R. F. (1976). Gypsophily in plants-a review. *American Midland Naturalist*, 96(1), 1-20.
- Peralta-García, C., Sánchez-Coronado, M. E., Orozco-Segovia, A., Orozco-Segovia, S. y Pisanty-Baruch, I. 2016. Germination of four riparian species in a disturbed semi-arid ecosystem. *South African Journal of Botany*, 106, 110-118.
- Pérez y Sosa, M. C. 2009. Dinámica de la colonización de hundimientos diferenciales (ABRAS) en el sistema Churince del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Pinkava D. 1984. Vegetation and flora of the Bolson of Cuatro Ciénegas region Coahuila, México: IV. Summary, endemism and corrected catalogue. *Journal of the Arizona Nevada Academy of Science*. 19(1), 23-47.
- Pisanty, I., Pérez y Sosa, C. and Gálvez, G. 2013. Agriculture, water mismanagement and ecosystem transformations in the Cuatrociénegas Valley in the Chihuahuan Desert, Drought. En Schwabe, K., Albiac, J., Connor, J. D., Hassan, R. M. y Meza, L. G. (eds.), *Arid and Semi-Arid Regions: A Multi-Disciplinary and Cross-Country Perspective* (pp. 199-216). Ed. Springer. Dordrecht, Holanda.
- Powell, M. 1978. Systematics of *Flaveria* (Flaveriinae-Asteraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 65(2), 590-636.
- Ren, Y., Gu, S., Jiang, S., Wang, Y., y Zheng, S. 2008. Influence of light, temperature and salinity on seed germination of *Flaveria bidentis* (Compositae), a new exotic plant. *Acta Botanica Yunnanica*, 30(4), 477-484.
- Rodríguez-Sánchez, Mariana, 2014. Análisis de la dinámica de los hundimientos diferenciales en el Sistema Churince en Cuatrociénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Romão, R. L., y Escudero, A. 2005. Gypsum physical soil crusts and the existence of gypsophytes in semi-arid central Spain. *Plant Ecology*, 181(1), 127-137.
- Rubio, A., y Escudero, A. (2000). Small-scale spatial soil-plant relationship in semi-arid gypsum environments. *Plant and Soil*, 220(1-2), 139-150.
- Sage, R. F., Sage, T. L. y Kocacinar, F. 2012. Photorespiration and the evolution of C4 photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 19-47.
- Secor, J. B., y Farhadnejad, D. O. 1978. The seed germination ecology of three species of *Gaillardia* that occur in the gypsumland areas of eastern New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 23(2), 181-186.
- Shreve, F. 1917. The establishment of desert perennials. *Journal of Ecology*, 5(3/4), 210-216.
- Silvertown, J., y Wilson, J. B. 1994. Community structure in a desert perennial community. *Ecology*, 75(2), 409-417.

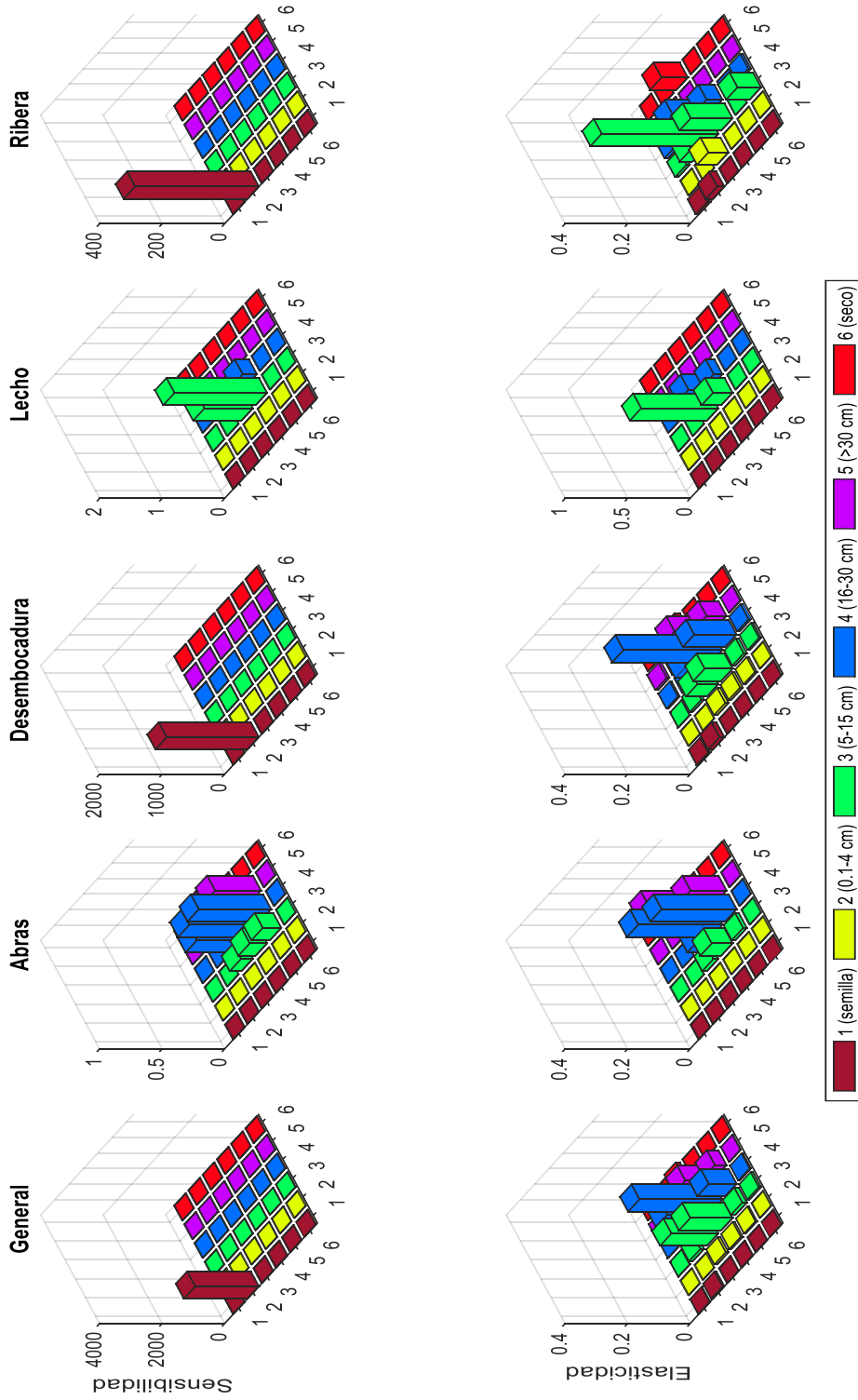
- Soriano, P., Moruno, F., Boscaiu, M., Vicente, O., Hurtado, A., Llinares, J. V., y Estrelles, E. 2014. Is salinity the main ecologic factor that shapes the distribution of two endemic Mediterranean plant species of the genus *Gypsophila*? *Plant and soil*, 384(1-2), 363-379.
- Souza, V., Escalante, A.E., Espinoza L., Valera A., Cruz A., Eguiarte, E., Pichel, F.G. y Elser, J. (2004). Cuatro Ciénegas: un laboratorio natural de astrobiología. *Revista Ciencias*. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México. 75, 4-12.
- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5(12), 537-542.
- Szynkiewicz, A., Ewing, R. C., Moore, C. H., Glamoclija, M., Bustos, D. y Pratt, L. M. 2010. Origin of terrestrial gypsum dunes—implications for martian gypsum-rich dunes of Olympia Undae. *Geomorphology*, 121(1), 69-83.
- Tomás, R., Herrera G., Delgado J. y Peña F. (2009). Subsistencia del terreno. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*. 17(3). España.
- Torres-Orozco, I. P. 2017. Dinámica de colonización de especies vegetales en el lecho seco del Río Churince, Cuatrociénegas, Coahuila, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Turner, R. M., Alcorn, S. M., Olin, G., y Booth, J. A. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, 127(2/3), 95-102.
- Umesh, T. S., Dinesh, S. V. y Sivapullaiah, P. V. (2011). Characterization of dispersive soils. *Materials Sciences and Applications*. 2(06), p. 629.
- Valencia-Díaz, S., y Montaña, C. 2003. Effects of seed age, germination substrate, gibberelic acid, light, and temperature on seed germination in *Flourensia cernua* (Asteraceae), a Chihuahuan Desert shrub. *The Southwestern Naturalist*, 48(1), 1-13.
- Valiente-Banuet, A., y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79(4), 961-971.
- Verheye, W. H., y Boyadgiev, T. G. 1997. Evaluating the land use potential of gypsiferous soils from field pedogenic characteristics. *Soil Use and Management*, 13(2), 97-103.
- West, N. E. 1979. Survival patterns of major perennials in salt desert shrub communities of southwestern Utah. *Journal of Range Management*, 32(6), 442-445.
- Westhoff, P., y Gowik, U. 2004. Evolution of C4 phosphoenolpyruvate carboxylase. Genes and proteins: a case study with the genus *Flaveria*. *Annals of Botany*, 93(1), 13-23.
- Willis, C. G., Baskin, C. C., Baskin, J. M., Auld, J. R., Venable, D. L., Cavender-Bares, J., Donohue, K., y Rubio de Casas, R. 2014. The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytologist*, 203(1), 300-309.

Anexo I.

Modelo anual

MODELO ANUAL													
Conjunto de individuos						Abras							
Matriz de transición						Matriz de transición							
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.0530	0.0000	218	1197	15758	0.0000	1	0.025	0.0000	86	622	14882	0.0000
2	7.6E-07	0.0000	0.0203	0.0064	0.007	0.0000	2	2.8E-06	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
3	0.0000	0.0538	0.1217	0.1847	0.1241	0.0278	3	0.0000	0.0000	0.0667	0.0345	0.0870	0.0000
4	0.0000	0.0154	0.0406	0.1401	0.2263	0.0000	4	0.0000	0.0000	0.2000	0.2069	0.2464	0.0000
5	0.0000	0.0077	0.0029	0.0318	0.0657	0.0000	5	0.0000	0.0000	0.0333	0.1724	0.1304	0.0000
6	0.0000	0.0385	0.0812	0.0764	0.0949	0.0000	6	0.0000	0.0000	0.0000	0.0690	0.0290	0.0000
Desembocadura						Lecho							
Matriz de transición						Matriz de transición							
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.075	0.0000	113	922	5402	0.0000	1	0.062	0.0000	483	1593	41754	0.0000
2	2.7E-06	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	2	1.5E-06	0.0000	0.0185	0.0270	0.0000	0.0000
3	0.0000	0.0571	0.0820	0.063	0.1212	0.0000	3	0.0000	1E-06	0.2778	0.4595	0.2353	0.0000
4	0.0000	0.0571	0.033	0.2083	0.1212	0.0000	4	0.0000	0.0000	0.0370	0.108	0.2941	0.0000
5	0.0000	0.0286	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
6	0.0000	0.0000	0.0820	0.1042	0.0909	0.0000	6	0.0000	0.0000	0.0370	0.0000	0.1176	1E-06
Ribera													
	1	2	3	4	5	6							
1	0.05	0.0000	95	661	5030	0.0000							
2	9.8E-06	0.0000	0.0300	0.0000	0.0556	0.0000							
3	0.0000	0.0633	0.1000	0.1860	0.1667	0.0526							
4	0.0000	0.0000	0.0200	0.0465	0.2778	0.0000							
5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000							
6	0.0000	0.0253	0.0950	0.0930	0.2778	0.0000							

Sensibilidades y elasticidades: modelo anual



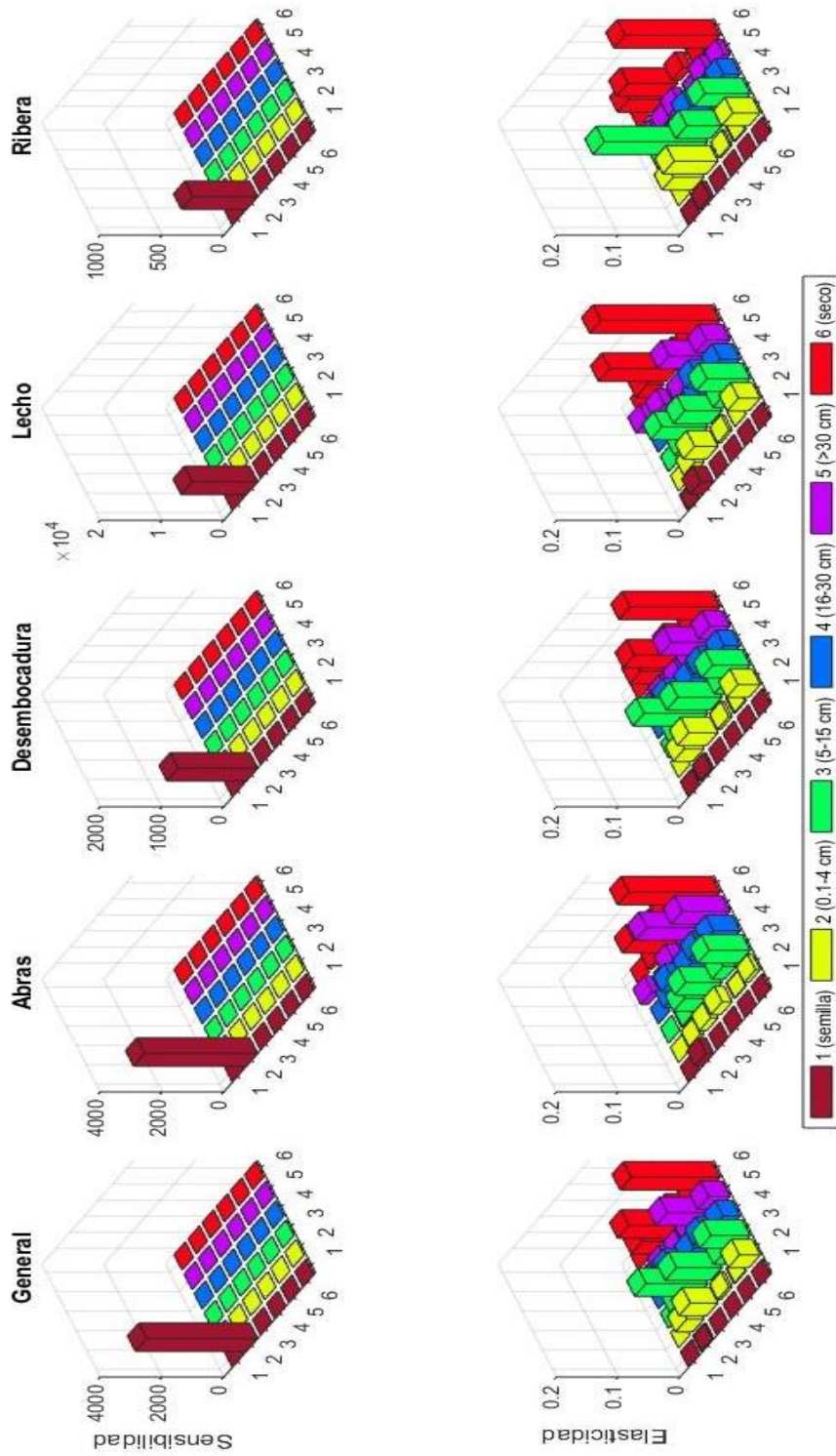
Sensibilidad y elasticidad del modelo anual de *Flaveria chlorifolia* del conjunto de individuos y en cuatro zonas del sistema Churince. Eje X, elemento j de la matriz de transición; eje Y, elemento i de la matriz de transición.

Anexo II.

Modelo promedio

MODELO PROMEDIO													
Conjunto de individuos							Abras						
Matriz de transición							Matriz de transición						
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.053	0.0000	218	1197	15758	0.0000	1	0.0250	0.0000	86	622	14882	0.0000
2	7.6E-07	0.1970	0.0747	0.1069	0.0602	0.0930	2	2.8E-06	0.1111	0.0116	0.1074	0.0071	0.0204
3	0.0000	0.2518	0.2896	0.2341	0.0366	0.1699	3	0.0000	0.1500	0.1655	0.1937	0.0671	0.1472
4	0.0000	0.0277	0.2071	0.1565	0.0508	0.0628	4	0.0000	0.1944	0.2505	0.1525	0.0326	0.1127
5	0.0000	0.0135	0.0707	0.2577	0.4187	0.0451	5	0.0000	0.0222	0.1096	0.2438	0.3814	0.1469
6	0.0000	0.2327	0.2266	0.1862	0.1723	0.3789	6	0.0000	0.1111	0.3348	0.2351	0.2557	0.3501
Desembocadura							Lecho						
Matriz de transición							Matriz de transición						
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.0750	0.0000	113	922	5402	0.0000	1	0.0620	0.0000	483	1593	41754	0.0000
2	3E-06	0.2035	0.0808	0.1172	0.0586	0.0967	2	2E-06	0.1186	0.0462	0.0196	0.0675	0.0603
3	0.0000	0.2449	0.2992	0.2370	0.0450	0.1468	3	0.0000	0.2780	0.2374	0.0684	0.0166	0.2251
4	0.0000	0.0266	0.2005	0.1642	0.0482	0.0675	4	0.0000	0.0408	0.2135	0.1192	0.0409	0.0455
5	0.0000	0.0138	0.0661	0.2417	0.4062	0.0444	5	0.0000	0.0033	0.0709	0.3315	0.3534	0.0451
6	0.0000	0.2357	0.2234	0.1766	0.1794	0.3847	6	0.0000	0.2601	0.2233	0.1980	0.1554	0.3951
Ribera													
Matriz de transición													
	1	2	3	4	5	6							
1	0.0500	0.0000	95	661	5030	0.0000							
2	1E-05	0.2184	0.1144	0.0863	0.1010	0.1327							
3	0.0000	0.2325	0.3657	0.0661	0.1429	0.1411							
4	0.0000	0.0170	0.1638	0.2363	0.0264	0.0342							
5	0.0000	0.0108	0.0263	0.1653	0.2118	0.0077							
6	0.0000	0.2044	0.2234	0.1918	0.1456	0.3757							

Sensibilidades y elasticidades del modelo promedio



Sensibilidad y elasticidad del modelo promedio de *Flaveria chlorifolia* del conjunto de individuos y en cuatro zonas del sistema Churince. Eje X, elemento j de la matriz de transición; eje Y, elemento i de la matriz de transición.

Anexo III.

Modelo periódico

Conjunto de individuos																				
Fría							Templada						Caliente							
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.5	0	3.2E-05	0.00017	0.002	0	1	0.044	0	20	88	553	0	1	0.063	0	0	0	26	0
2	7.7E-07	0.2640	0.2121	0.1545	0.1906	0.0951	2	0	0.3198	0.0201	0.2500	0	0.1918	2	0	0.2520	0.0177	0	0.0045	0.0167
3	0	0.1000	0.1833	0.0267	0.0641	0.0479	3	0	0.4848	0.5172	0.2696	0	0.2154	3	0	0.2876	0.4578	0.0722	0.0140	0.2536
4	0	0.0154	0.1319	0.0837	0.0125	0	4	0	0.0483	0.3488	0.2059	0.0417	0.0543	4	0	0.0118	0.2437	0.3074	0.0514	0.0662
5	0	0.0154	0.0971	0.3758	0.4781	0	5	0	0.0050	0.0482	0.2647	0.4583	0.0222	5	0	0.0263	0.0496	0.4834	0.8011	0.1318
6	0	0.4817	0.3359	0.3472	0.2531	0.6424	6	0	0.0680	0.0301	0.0098	0	0.2617	6	0	0.1759	0.1111	0.0325	0.0741	0.2739

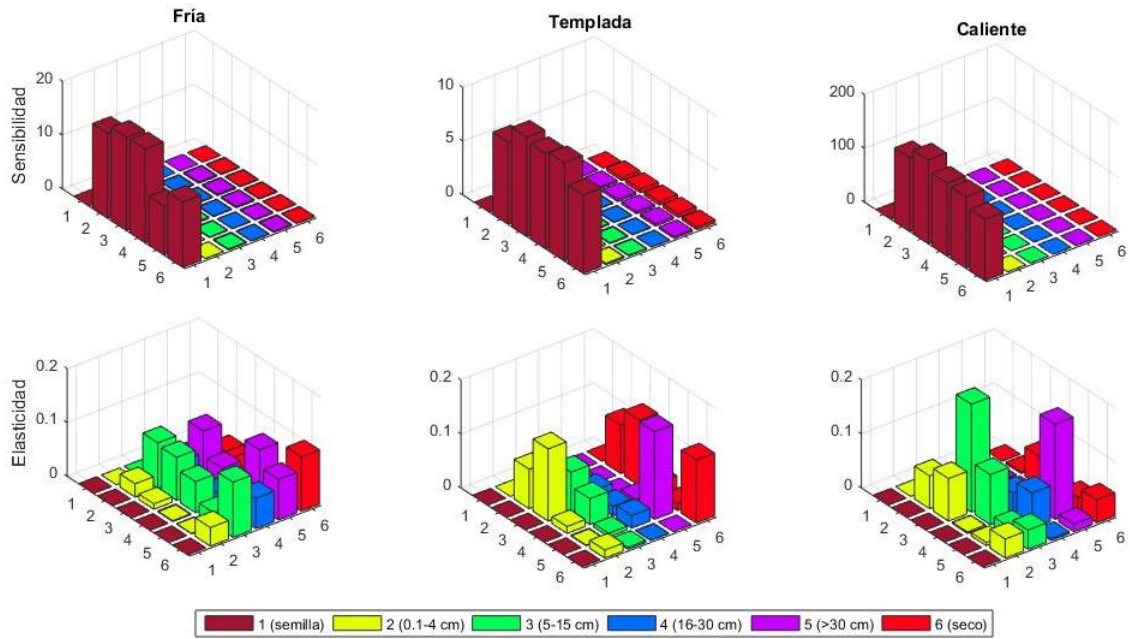
Abrás																				
Fría							Templada						Caliente							
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.5	0	1E-05	0.0001	0.0024	0	1	0.05	0	0	0	0	0	1	1E-04	0	0	0	0	0
2	8E-07	0	0.0417	0.0333	0.0319	0	2	0	0	0.01042	0.25	0	0.0227	2	0	0.5	0	0	0	0.05
3	0	0	0.2083	0.0678	0.1223	0	3	0	0.5500	0.33542	0.26351	0	0.1875	3	0	0	0.201	0.0405	0.0098	0.3
4	0	0	0.1167	0.1368	0.0198	0	4	0	0.2500	0.50042	0.2027	0.0417	0.1860	4	0	0.5	0.2941	0.18	0.0752	0
5	0	0	0.1	0.3621	0.4855	0	5	0	0.1	0.09125	0.28378	0.4583	0.0511	5	0	0	0.0294	0.4511	0.7026	0.425
6	0	0.5	0.4167	0.3667	0.3404	0.3571	6	0	0	0.03125	0	0	0.3186	6	0	0	0.1838	0.0577	0.1201	0.175

Desembocadura																				
Fría							Templada						Caliente							
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.5	0	1.3E-05	0.00011	0.001	0	1	0.050	0	0	30	0	0	1	0.1000	0	0	0	34	0
2	7.7E-07	0.310	0.096	0.105	0.212	0.132	2	0	0.196	0.013	0.000	0	0.188	2	0	1E-08	0.0109	0	0	0.0500
3	0	0.114	0.066	0.013	0.049	0.026	3	0	0.583	0.621	0.000	0	0.317	3	0	0	0.4386	0.1010	0.0000	0.1250
4	0	0.000	0.246	0.083	0.000	0	4	0	0.094	0.276	0.000	0.000	0.031	4	0	0	0.3508	0.3386	0.0192	0.1125
5	0	0.029	0.148	0.406	0.500	0	5	0	0.000	0.006	0.000	0.000	0.047	5	0	0	0.0448	0.4374	0.9615	0.1000
6	0	0.458	0.407	0.392	0.239	0.327	6	0	0.068	0.058	0.000	0	0.210	6	0	0	0.0371	0.0225	0	0.4500

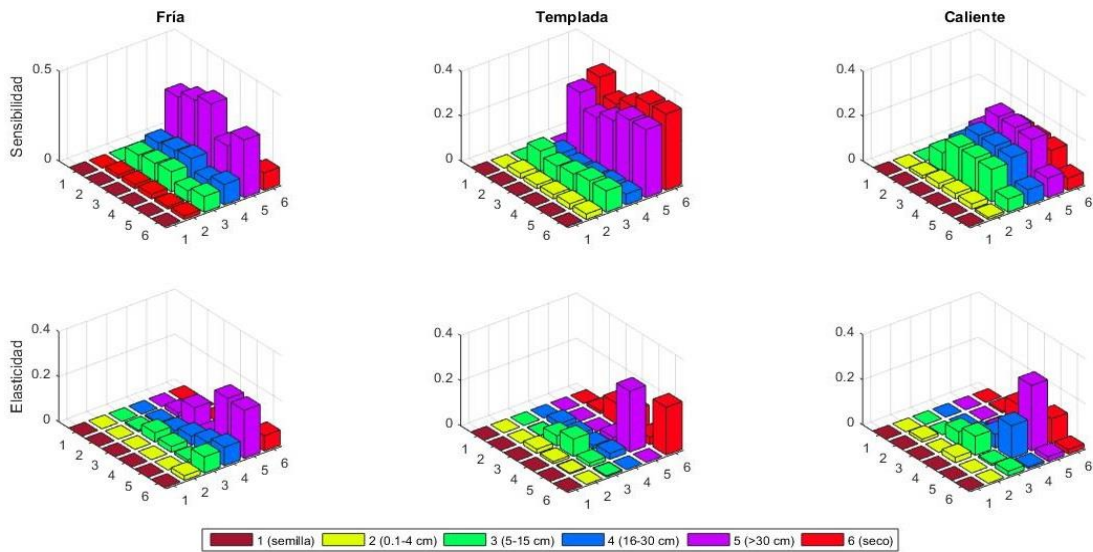
Lecho																				
Fría							Templada						Caliente							
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.5	0	6.6E-05	0.00022	0.0057	0	1	0.075	0	0	333.889	4149.8	0	1	0.0500	0	0	0	0	0
2	7.7E-07	0.3214	0.1078	0.0882	0.2177	0	2	0	0.2122	0.0091	0	0	0.2514	2	0	0	0	0	0.0179	0
3	0	0.2143	0.1759	0.0294	0.0484	0.1738	3	0	0.5596	0.4318	0	0	0.2871	3	0	0.2273	0.2788	0.0563	0	0.2121
4	0	0	0.1204	0.0541	0	0	4	0	0.0588	0.3693	0.167	0	0.0714	4	0	0	0.3801	0.2044	0	0.0333
5	0	0	0.1389	0.4189	0.4706	0	5	0	0.0147	0.0545	0.333	0	0	5	0	0	0.1256	0.7393	0.9266	0.2030
6	0	0.3393	0.4213	0.3800	0.2552	0.6595	6	0	0.0700	0.0273	0	0	0.2876	6	0	0.1364	0.1019	0	0.0556	0.2606

Ribera																				
Fría							Templada						Caliente							
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.5	0	1.7E-05	0.00012	0.001	0	1	0.0001	0	157	2262	0	0	1	0.1000	0	0	0	0	0
2	7.7E-07	0.234	0.284	0.245	0.347	0.119	2	0	0.4050	0.0376	0	0	0.2399	2	0	0.2722	0.0269	0	0	0
3	0	0.076	0.218	0.019	0.021	0	3	0	0.4311	0.7608	0.0625	0	0.1249	3	0	0.2694	0.5414	0.0801	0.5000	0.2759
4	0	0.025	0.103	0.081	0.028	0	4	0	0.0200	0.1747	0.3125	0	0.0136	4	0	0.0083	0.1510	0.5080	0	0.0862
5	0	0.013	0.070	0.314	0.417	0	5	0	0	0	0.0625	1E-07	0	5	0	0.0278	0.0373	0.3189	0.4000	0.0345
6	0	0.509	0.296	0.331	0.188	0.735	6	0	0.0690	0.0161	0.0625	0	0.3039	6	0	0.1611	0.1375	0.0465	0	0.2759

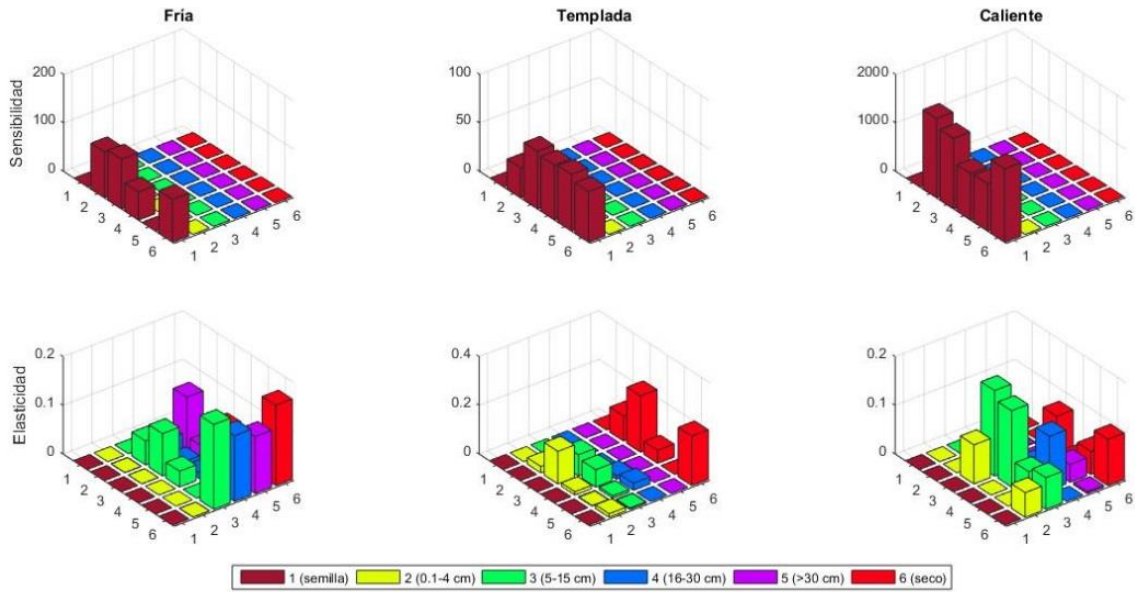
Sensibilidades y elasticidades del modelo periódico



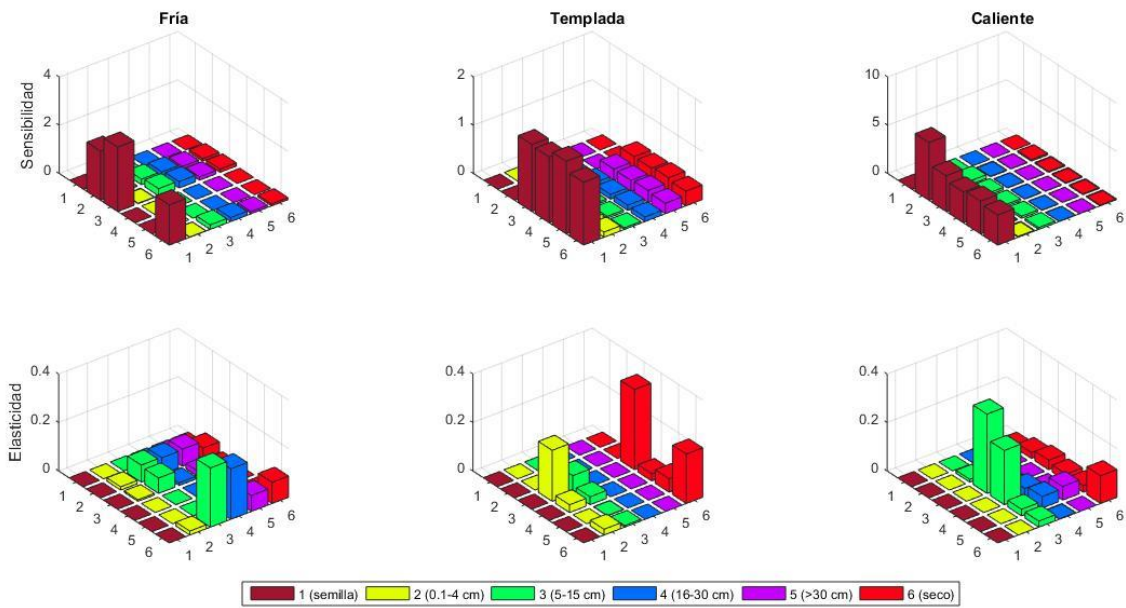
Sensibilidades y elasticidades del modelo periódico del conjunto de individuos. Eje X: elemento j de la matriz de transición; eje Y, elemento i de la matriz de transición.



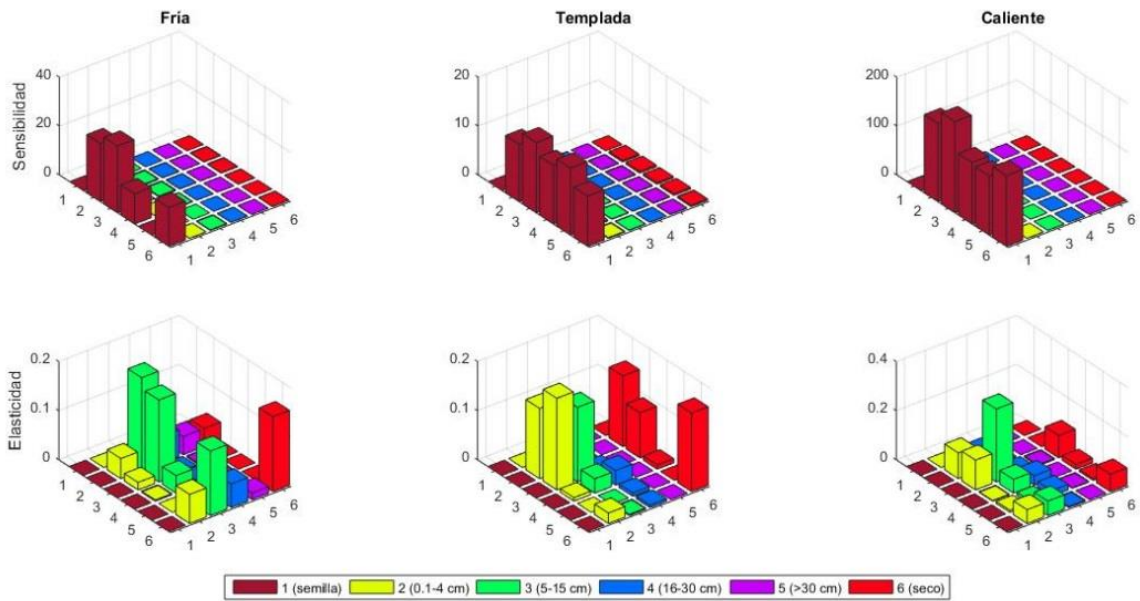
Sensibilidades y elasticidades del modelo periódico en las abras. Eje X: elemento j de la matriz de transición; eje Y, elemento i de la matriz de transición.



Sensibilidades y elasticidades del modelo periódico en el lecho. Eje X: elemento j de la matriz de transición; eje Y, elemento i de la matriz de transición.



Sensibilidades y elasticidades del modelo periódico en la desembocadura. Eje X: elemento j de la matriz de transición; eje Y, elemento i de la matriz de transición.



Sensibilidades y elasticidades del modelo periódico en la ribera. Eje X: elemento j de la matriz de transición; eje Y, elemento i de la matriz de transición.