

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Germinación y crecimiento temprano de ocho especies  
leñosas relevantes para la conservación de suelos  
dentro de un gradiente de integridad biológica en la  
Mixteca Alta Oaxaqueña, México.**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE**

**MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

**P R E S E N T A**

**BIOL. GILBERTO MARTÍNEZ PÉREZ**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**

**MÉXICO, D.F.**

**FEBRERO,2008**



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.

## **Agradecimientos**

Agradezco infinitamente:

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo otorgada con la beca CONACYT durante el año 2004-1 al 2005-2.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por las facilidades otorgadas para la obtención del grado en Maestro en Ciencias orientación en Biología Ambiental.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por el apoyo otorgado durante el periodo 2004-1 al término de esta tesis.

Al proyecto SEMARNAT-CONACyT (SEMARNAT-2002-C01-0591) por haber proporcionado recursos financieros para este estudio.

A la comunidad de Concepción Buenavista por su apoyo invaluable para la realización de este trabajo.

Agradezco a todos los miembros del Comité Tutoral por el apoyo recibido para la conclusión de esta tesis:

Dr. Carlos Martorell Delgado

Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia

Dr. Arturo Flores Martínez

M. en C. Ma. Julia Carabias Lillo

Dr. Roberto Antonio Linding Cisneros

Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup

*Dedicada a todas las personas y personajes que participaron activa y pasivamente para la realización de este enorme trabajo.*

A toda mi familia por su paciencia, cariño y comprensión. Principalmente a mi padre por su colaboración en el campo. A mi madre porque financió gran parte de este proyecto.

Al Dr. Carlos Martorell, por su valiosa contribución y comentarios a la realización de la tesis. Por sus conocimientos de la Mixteca Alta y de los procesos que nos asombran cada vez más de esa región tan perturbada por las actividades humanas.

Agradezco los comentarios tan atinados y vislumbradores de los revisores de esta tesis, por compartir conmigo un poco de su conocimiento y tiempo dedicado por cada uno ellos en la revisión de mi trabajo.

Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia  
Dr. Arturo Flores Martínez  
M. en C. Ma. Julia Carabias Lillo  
Dr. Roberto Antonio Linding Cisneros  
Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup

Mi agradecimiento más profundo a Itzel, por su ayuda en toda la realización de la tesis, desde su ayuda en el campo hasta la revisión del manuscrito final, como por su comprensión y cariño.

A la comunidad de Concepción Buenavista, Oaxaca.  
Principalmente a las Autoridades por su apoyo a la realización del proyecto, tanto logístico como por sus comentarios.

A Simona por su hospitalidad, cariño y dedicación. Su aporte en la parte logística del proyecto fue fundamental, no se hubiera logrado sin su valiosísimo apoyo.

A Marino y su hijo por su ayuda en el montaje de las exclusiones para conejos.

A Margarita Ibarra y Carlos Martínez por su ayuda y sus comentarios que siempre me animan a seguir adelante.

Por el apoyo recibido de la familia Baca Ibarra y anexos.

Infinitas gracias a todos los enlistados y a los que por falta de memoria omití.

Gilberto Martínez Pérez

## ÍNDICE

<b>Resumen</b>	<b>1</b>
<b><i>Abstract</i></b>	<b>3</b>
<b>Presentación</b>	<b>5</b>
<b>Introducción</b>	<b>7</b>
<b>Objetivos</b>	<b>17</b>
<b>Material y Método</b>	<b>18</b>
<b>Diseño experimental</b>	<b>20</b>
<b>Análisis estadísticos</b>	<b>23</b>
<b>Resultados</b>	<b>25</b>
<b>Discusión y Conclusiones</b>	<b>33</b>
<b>Literatura citada</b>	<b>46</b>
<b>Apéndice 1</b>	
<i>Información sobre la elaboración del índice de Integridad Biológica aplicado en el 2004 en la región de Concepción Buenavista Oaxaca, México.</i>	<b>54</b>
<b>Apéndice 2</b>	
<i>Efectividad de algunos tratamientos pre-germinativos para ocho especies leñosas de la Mixteca Alta Oaxaqueña con características relevantes para la restauración.</i>	<b>58</b>

## Resumen

En la actualidad, la mayoría de los ecosistemas del mundo presentan un cierto grado de disturbio antropogénico, natural o una combinación de ambos. En muchos casos es necesaria la intervención humana para iniciar o acelerar la recuperación en términos de su salud e integridad. Dependiendo de su intensidad, el disturbio provoca diversas respuestas por parte de los ecosistemas que dependen de qué componentes y procesos fueron afectados. Los esfuerzos de restauración en diferentes condiciones de integridad biológica deberían variar en consecuencia.

El propósito del presente trabajo es determinar características biológicas relevantes de germinación y establecimiento de ocho especies nativas para ser incluidas dentro de los programas futuros de restauración ambiental de Concepción Buenavista, Oaxaca, México. Para ello, es fundamental elegir las especies más adecuadas para sitios con diferentes niveles de perturbación humana. Seleccionamos ocho especies potenciales para la restauración ambiental y evaluamos la efectividad de diferentes tratamientos pre-germinativos seleccionados con base en la literatura. *Acacia schaffneri*, *Ipomoea murucoides*, *Mimosa aculeaticarpa* y *Dodonaea viscosa* presentan latencia física, ya que basta quebrantar la testa mediante abrasión o calentamiento para lograr una germinación rápida. A pesar de pertenecer a familias que sólo presentan latencia fisiológica, las semillas de *Arctostaphylos pungens* y *Juniperus flaccida* germinan sumergiéndolas en ácido, lo que quizá facilitó al embrión inmaduro la ruptura de la testa. Encontramos latencia fisiológica somera en *Quercus deserticola* y aparente ausencia de latencia en *Quercus castanea*.

Se realizó la reintroducción de semillas de las ocho especies seleccionadas a las que se aplicaron los tratamientos pre-germinativos y de plantas de cuatro meses de edad para observar el efecto que tienen la integridad biológica y los herbívoros (ganado y

lagomorfos) sobre su emergencia y esperanza de vida en el campo. Se observó que tanto los herbívoros como la integridad de los sitios afectan de manera importante a estos parámetros. A partir de los resultados, se determinaron dos grupos principales de especies, unas que pueden emerger y sobrevivir en condiciones de integridad baja y otro que presenta mejores resultados en zonas con altas integridades. Estos resultados sostienen la importancia de conocer la integridad biológica de los sitios a restaurar, ya que en gran medida determina qué especies son las apropiadas para iniciar un programa de reforestación. Un proceso importante que podría mejorar el éxito de la restauración es la facilitación encontrada entre la vegetación herbácea (pastos amacollados) y las plantas de cuatro meses de edad, quienes vieron incrementada su esperanza de vida.

**Palabras clave:** restauración ecológica, integridad biológica, germinación, latencia, supervivencia, especies nativas, facilitación.

## Abstract

Nowadays, most of the ecosystems in the world have a certain degree of anthropogenic disturbance, natural or a combination of both. In many cases, human intervention is required to initiate or accelerate the recovery in terms of their health and integrity. Depending on its intensity, the disturbance causes various responses on the part of the ecosystems that depend on what components and processes were affected. The restoration efforts in different conditions of biological integrity should vary accordingly.

The purpose of this study is to determine relevant biological characteristics for germination and establishment of eight native species to be included in future programmes of environmental restoration of Concepción Buenavista region in Oaxaca, Mexico. To that end, it is crucial to choose the most suitable species for sites with different levels of human disturbance. We selected eight potential species for environmental restoration and evaluate the effectiveness of different pre-germination treatments selected based on the specialized literature. *Acacia schaffneri*, *Ipomoea murucoides*, *Mimosa aculeaticarpa* and *Dodonaea viscosa* present physical dormancy, as wearing off the seed coat by means of abrasion or heating promotes rapid germination. Despite belonging to families which only have physiological dormancy, seeds of *Arctostaphylos pungens* and *Juniperus flaccida* germinate immersing them in acid, which perhaps provided the not mature embryo the rupture of the seed coat. We found weak physiological dormancy in *Quercus deserticola*, and no apparent dormancy in *Quercus castanea*.

We performed the reintroduction of seeds of the eight selected species to which pre-germinative treatments were applied and of four months old plants to see the impact of the biological integrity and herbivores (livestock and lagomorphs) on its emergency and survival in the field. It was noted that both herbivores and the integrity of sites



significantly affect these parameters. Based on the results, we identified two main groups of species, some that may emerge and survive in conditions of low integrity and one that presents the best results in areas with high integrity. These results argue the importance of understanding the biological integrity of the sites to restore, as it largely determines which species are appropriate to begin a reforestation program. An important process that could improve the success of the restoration is the facilitation founded between the herbaceous vegetation (clumped grasses) and four months old plants, which had increased their life survival.

**Key words:** restoration ecology, biological integrity, germination, dormancy, survival, native species, facilitation.

## Presentación

En la actualidad, la mayoría de los ecosistemas de México y del mundo presentan un cierto grado de disturbio causado por las actividades antrópicas, los procesos naturales o una combinación de ambos (Barrow 1987). En ocasiones, el propio ecosistema no puede recuperarse de manera natural, por lo que es necesaria la intervención humana para manipular la composición de las especies y ayudar a acelerar los procesos sucesionales (Dobson *et al.* 1997). Una herramienta importante para ello ha sido la restauración ecológica, la que se ha definido como una actividad intencional que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema después de un disturbio con respecto a su salud, integridad y sustentabilidad (SER 2004).

El grado de perturbación de los ecosistemas puede variar según la magnitud, frecuencia y cantidad de área afectada por el disturbio, alterando diferentes atributos y procesos del sistema (Connell 1978; Sousa 1984). En consecuencia, los esfuerzos y estrategias de restauración bajo diferentes condiciones de disturbio deberían variar. Es fundamental elegir las especies más adecuadas para sitios con diferentes características, tanto por su capacidad para restablecer los procesos ecosistémicos, como por su afinidad con las comunidades que en el pasado existieron en la región (Hobbs y Saunders 1991; Vázquez-Yanes *et al.* 1995; Cervantes *et al.* 2001).

Sin embargo, una de las carencias más importantes a la que se enfrentan las personas que tratan de restaurar comunidades con especies nativas es la falta de información básica de éstas, como puede ser su biología y sus características ecológicas. Antes de poder evaluar la factibilidad de un proyecto de restauración que incluya la reintroducción de plántulas es necesario conocer las características básicas de las semillas de cada especie, si presentan latencia, y cómo romperla. En esta tesis se debió subsanar esta carencia de información y a su vez determinar algunas características de

ocho especies nativas, en cuanto a su germinación y supervivencia, que permitan su establecimiento en sitios con diferentes condiciones de perturbación antropogénica. Al iniciarse este proyecto se encontró que casi todas las especies que se pretendía utilizar presentaban algún tipo de latencia, y que en muchos casos no había información disponible en la literatura que indicara cómo lograr su germinación, por lo que la presente tesis consta de dos secciones.

La primera es la parte central del trabajo en la cual se abordan, en ocho especies leñosas relevantes para la conservación de suelos, la emergencia de las plántulas y su crecimiento temprano dentro de un gradiente de integridad biológica en la Mixteca Alta oaxaqueña. La segunda sección presenta la información generada sobre las semillas de especies nativas. En ella se evaluó la efectividad de diferentes tratamientos pregerminativos seleccionados con base en la literatura. Los resultados se analizaron con un método que resuelve algunos problemas estadísticos frecuentes en el análisis de este tipo de experimentos. Ya que esta información forma una unidad coherente en sí misma y a que ya fue publicada en el Boletín de la Sociedad Botánica de México, se le encontrará anexa como apéndice 2.

## Introducción

El impacto de las actividades humanas sobre los ambientes naturales ocurre en una gran variedad de escalas espacio-temporales, dando como resultado un sinnúmero de pérdidas en los valores de producción y conservación de los ecosistemas (Hobbs y Norton 1996; Dobson *et al.* 1997). Dentro de los ecosistemas más afectados se encuentran las regiones áridas y semiáridas, generando en estos sitios uno de los principales problemas ambientales mundiales llamado desertificación (Schlesinger *et al.* 1990; Maestre *et al.* 2001). La degradación de estas zonas a menudo da como resultado el deterioro de la cobertura vegetal, seguido del cambio en la composición y estructura de los ecosistemas, al mismo tiempo que modifica sus funciones principales. Además, esto fomenta el deterioro de las características físicas y químicas del suelo y su pérdida por procesos de erosión (Maestre *et al.* 2001). Para revertir el efecto de las actividades humanas y detener los problemas de desertificación, es necesario el empleo de técnicas ecológicas e inclusive ingenieriles para regenerar las condiciones y funciones de los ecosistemas (Aronson *et al.* 1993; Dobson *et al.* 1997).

Una de las técnicas que han cobrado una gran relevancia en la actualidad es la restauración ambiental, vista como “el conjunto de acciones o manipulaciones planificadas que conforman una estrategia para mejorar las condiciones del sistema degradado e incrementar su calidad ambiental” (Carabias *et al.* 2007). Sin embargo, se han generado una gran cantidad de confusiones a su alrededor debido al inconsistente uso de la terminología en diferentes modalidades del proceso de restauración ambiental, conocidas como rehabilitación, reconstrucción y aminoración, entre otras. Cada una de éstas tiene sus propias metas a corto, mediano y largo plazo con respecto al proceso de recuperación, por lo que es poco claro cuándo se realiza restauración o algún otro proceso (Hobbs y Norton 1996; Young *et al.* 2005; Carabias *et al.* 2007).

La primera técnica de restauración ambiental que se haya aplicado fue la restauración ecológica, la cual consiste en devolver a una zona las condiciones que tenían sus comunidades naturales antes de la intervención humana —incluida la diversidad biológica original— lo que supuestamente le conferiría cierta estabilidad sin necesidad de un manejo posterior (Collins *et al.* 1985; Bradshaw 1987; Luken 1990, Carabias *et al.* 2007). Esto puede ser posible aún en zonas perturbadas de lugares como reservas de la naturaleza en las que sólo una parte de la comunidad original ha sido alterada (Reay y Norton 1999). Sin embargo, en sitios con diferentes niveles de degradación la meta de la restauración ambiental cambia de acuerdo al proceso que se realice. Así, por ejemplo, se habla de aminoración cuando se tienen sitios con un nivel de deterioro extremo y se requieren de manipulaciones que incluyan el mejoramiento ambiental del suelo y el de plantas mejoradoras de las características químicas y físicas del suelo y del microclima aún cuando éstas no sean las mismas que había en el sitio previamente. En áreas alteradas o en las que se presenta una invasión natural o inducida de especies de plantas foráneas se podrían requerir de acciones como la eliminación de la vegetación invasora, el mejoramiento ambiental del sitio por medio de especies vegetales nativas o introducidas adecuadas para el fin buscado, e incluso pueden requerirse cambios utilizando técnicas de ingeniería del paisaje para mejorar las condiciones de establecimiento de las plantas que se utilicen en la reforestación, a lo que se conoce como rehabilitación (Hobbs y Norton 1996; Vázquez-Yanes *et al.* 1995; Cervantes *et al.* 2001).

A pesar de estas diferencias, la propuesta de Hobbs y Norton (1996), es que los objetivos de la restauración ambiental no deberían variar con el grado de deterioro o tipo de proceso que se realiza ya sea rehabilitación, restauración ecológica u otro proceso; invariablemente se pretende incrementar el valor para la conservación y la

productividad del sistema. En todos los casos este proceso seguirá siendo restauración ambiental. Bajo esta concepción, la restauración ambiental estaría dirigida a tratar de recuperar las principales funciones ambientales del ecosistema original que permitan mantener la fertilidad, la conservación del suelo y el ciclo hidrológico (Vázquez-Yanes *et al.* 1995).

Aun cuando la concepción del proceso de restauración se ha ampliado, existe aún una visión muy estrecha de los alcances del mismo. Generalmente se conocen casos sobre sitios específicos para intervenir, como minas abandonadas y sitios altamente perturbados por las actividades humanas, los cuales son comparados con sitios conservados o naturales que sirven como estados de referencia para el proceso de restauración ambiental (Kitahara *et al.* 2000).

En la actualidad, se han generado mucha información que indica que las principales actividades humanas degradan los ecosistemas de manera intencional o inadvertida. Estas actividades degradantes provocan una gran variedad de respuestas por parte de los ecosistemas, dependiendo de la intensidad, duración y escala del impacto (Brown y Lugo 1994). Este último varía dependiendo de cuáles componentes y procesos del sistema son afectados, por lo que las actividades específicas que debe contemplar la restauración ambiental dependerán de cómo ha sido afectado el sistema (Hobbs y Norton 1996). Entre los factores importantes a tomarse en cuenta en los ecosistemas terrestres están los niveles de destrucción de la cubierta vegetal, la fertilidad del suelo y la capacidad de regeneración de la vegetación nativa. Estos factores determinarán el tipo de restauración ambiental deseable o aplicable a cada sitio, así como las características biológicas de las especies que podrán usarse para cada localidad (Hobbs y Norton 1996).

Así, la modalidad de restauración ambiental que se emplea en diferentes casos depende en gran medida de las condiciones iniciales de deterioro en el cual se encuentra el sistema. Estas condiciones pueden ser muy distintas, aunque en general se pueden caracterizar como un gradiente a lo largo del cual las condiciones son cada vez más diferentes de aquellas que se encontraban en el ecosistema antes de la intervención humana (Hobbs y Norton 1996). No obstante, existen pocos trabajos en los cuales se haya cuantificado la intensidad de disturbio a lo largo de un continuo de sitios (Kitahara *et al.* 2000; Hogsden *et al.* 2004; DesRochers y Madhur 2005). Esto nos permitiría tener una descripción más fina de las condiciones de disturbio de cada sitio para desarrollar la restauración ambiental a una escala mayor, tal como puede ser un paisaje donde se encuentran simultáneamente una gran cantidad de condiciones diferentes. Esta es la situación más frecuentemente encontrada en grandes extensiones áridas y semiáridas de México.

En las zonas secas se ha reportado que las interacciones positivas son un fenómeno común (McAuliffe 1984; Franco y Nobel 1989; Callaway 1995). En estos sitios la vegetación es escasa y generalmente se observa en parches (Schlesinger *et al.* 1996) donde la vegetación incrementa la fertilidad del suelo debido a que mantiene o mejora las condiciones prevalecientes. Además, éstos son puntos de una intensa actividad biológica donde los mecanismos de facilitación podrían ser una interacción importante entre las especies. Estos parches podrían mejorar las condiciones microclimáticas estresantes del entorno para permitir el establecimiento o facilitar el proceso natural de la sucesión ecológica (Maestre *et al.* 2001). Por todo lo anterior, los procesos de facilitación en éstos y otros ambientes estresantes han adquirido un rol relevante en los últimos años en el campo de la restauración ambiental (Bradshaw 1983; Pugnaire *et al.* 1996a; Maestre *et al.* 2001).

La restauración ambiental implica el manejo de la teoría de la sucesión ecológica ya que trata de recuperar o reconstruir los procesos y funciones de los ecosistemas degradados, apoyada en activar o reiniciar los procesos sucesionales naturales (Luken 1990). Sin embargo, en sitios altamente degradados eliminar los disturbios del sistema y confiar en la sucesión natural no asegura cambios favorables en el sistema a restaurar (Hobbs y Norton 1996; Dobson *et al.* 1997 y Young *et al.* 2005), ya que éste ha perdido su capacidad de recuperarse o resiliencia (Kerkhoff y Enquist 2007; Kunstler y Coomes 2007; Webb 2007). Algunos modelos suponen una relación muy simple entre el proceso de restauración y la recuperación de atributos estructurales y funcionales (Bradshaw 1984). Sin embargo, en muchos sistemas esta relación no es tan predecible debido a que estuvieron o están sujetos a disturbios naturales o antropogénicos los cuales modifican de forma diversa muchos de los componentes y procesos del sistema, estas variaciones depende de la intensidad y duración del disturbio. Por lo que, los modelos que consideran que la restauración sigue el mismo camino de la sucesión, no reconocen estados alternos a los que el ecosistema puede llegar, una vez iniciados los procesos de la sucesión natural (Linding-Cisneros *et al.* 2007). Esto sucede ya que los cambios en los ecosistemas no tienen una dinámica lineal, por lo que existen estados alternos y barreras o umbrales de cambio entre ellos (Westoby *et al.* 1989; Scheffer *et al.* 2001; Young *et al.* 2005; Hobbs y Norton 1996), que la restauración ambiental debe prever y generar estrategias para dirigir al sistema hacia el estado deseable (Hobbs y Norton 1996, Yates y Hobbs 1997).

En México, una de las regiones semiáridas más degradadas es la Mixteca Alta oaxaqueña. Esta región ha estado sometida históricamente a una alta intensidad de disturbio (Rincón Mautner 1999), lo que ha ocasionado la pérdida de gran parte de la



cobertura vegetal y ha generado un severo deterioro de los suelos. Una de las actividades humanas que más ha impactado en la zona es la ganadería, la cual se introdujo desde la época de la conquista y se ha mantenido hasta la actualidad (Dahlgren de Jordán 1966; García 1996). En el mundo, las actividades ganaderas contribuyen a la deforestación, erosión y extinción de especies (Dewalt 1983 y Hernández-Vargas *et al.* 2000), así como al retraso o inhibición del proceso de reemplazo o regeneración de la vegetación. En muchas partes del mundo se ha demostrado que el forrajeo del ganado causa cambios en la estructura y composición de la vegetación, así como la disminución de plántulas por el pisoteo y ramoneo excesivo (Van de Koppel *et al.* 1997; Valone *et al.* 2002).

Otro factor importante en la Mixteca parece ser el aumento desmedido de los lagomorfos en zonas donde se han desarrollado pastizales secundarios. Esto puede deberse, entre otros factores, a la disminución de sus depredadores naturales y a un aumento en la disponibilidad de alimento (Obs. pers.). El forrajeo de los lagomorfos afecta el establecimiento de plántulas de la vegetación nativa al afectar su supervivencia (Crawley 1990; Grant y Crawley 1999). La defoliación ocasionada por el ramoneo reduce la supervivencia. El efecto del forrajeo de los conejos en sitios poco o altamente perturbados puede diferir por que la emergencia es menor y la competencia es más intensa en sitios con vegetación intacta (Grant y Crawley 1999).

Por efecto de las actividades humanas, en la región de la Mixteca es posible reconocer un gradiente continuo de condiciones ambientales (Cruz-Cisneros y Rzedowski 1980; Martínez-Pérez 2004). Estas condiciones pueden ser expresadas de manera más clara con la utilización del concepto de integridad biológica. Un sitio biológicamente íntegro es aquel que no ha sido perturbado por el hombre en contraste con uno que está expuesto a la influencia humana. Un sitio íntegro mantiene una biota

que es producto de los procesos biogeográficos y ecológicos, (Karr 1981; 1999), pero, conforme la influencia de la sociedad humana se incrementa, las comunidades naturales se van modificando de modo que es posible reconocer gradientes de integridad biológica (Figura 1)

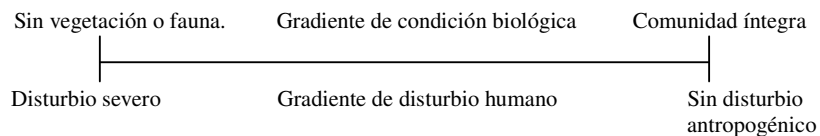


Figura 1. Representación de la influencia de las actividades humanas y la condición biológica del sistema. En un extremo la severidad del disturbio elimina todas las formas de vida. En el otro no hay actividades antrópicas o son tan pocas que casi no afecta a las formas de vida resultando en un sistema prístino. (tomado de Karr,1999)

La integridad puede ser medida de manera cuantitativa mediante la aplicación de índices de Integridad Biológica (IBI), los cuales utilizan la combinación de dos o más indicadores biológicos (atributos ecológicos medibles que pueden ser afectados dentro de los ecosistemas de una u otra manera por las actividades humanas). Cada indicador brinda información acerca del ecosistema en el sitio de muestreo. Con la combinación de estos indicadores se caracteriza la integridad biológica, de manera semejante a un examen médico en el cual diferentes elementos se emplean para diagnosticar la salud personal.

Un IBI es un índice multimétrico que sintetiza la información proporcionada por los diferentes indicadores y puede ser usado para detectar el nivel de degradación e identificar sus causas; además, estos índices pueden ayudar a determinar las acciones de manejo y la preservación del ecosistema considerando la degradación ambiental causada por las actividades humanas (Karr 1999). Por lo tanto, el conocimiento del estado de conservación e integridad de la región puede ser un elemento de gran importancia para generar planes de restauración de la vegetación y de algunos procesos ecosistémicos que

permitan restablecer el equilibrio hídrico, ecológico y económico de la zona (Martínez-Pérez 2004).

En un estudio previo (Martínez-Pérez 2004) desarrollé un IBI para los bosques de encino de la Mixteca Alta. De entre todos los indicadores empleados, el más correlacionado con el disturbio antropogénico fue la cobertura de árboles. Ésta es, además, uno de los elementos que más rápidamente se pierden conforme el disturbio avanza. Esto sugiere que los planes de restauración ambiental para la región deberían enfocarse en la recuperación de la cubierta arbórea. Considerando que los esfuerzos de restauración ambiental deben adecuarse a las diferentes condiciones de integridad, es fundamental elegir especies adecuadas para sitios con diferentes niveles de perturbación humana, tanto por su capacidad para restablecer los procesos ecosistémicos, como por su afinidad con las comunidades que en el pasado existieron en la región. Ambas metas han sido fundamentales en la disciplina de la ecología de la restauración (Vázquez-Yanes *et al.* 1995; Hobbs y Saunders 1991; Cervantes *et al.* 2001).

Debido a los severos procesos de deterioro de los suelos de la Mixteca Alta, seleccioné especies que fueran capaces de retener o mejorar el suelo, además de que incluyeran algunas de las características deseables en las especies utilizadas en la restauración ambiental de áreas perturbadas (Vázquez-Yanes *et al.* 1995). Con este propósito incorporé al estudio especies que pueden formar nuevo suelo, es decir, incrementar su volumen. Este puede ser el caso de especies que presentan una buena producción de hojarasca como *Arctostaphylos pungens* y *Dodonaea viscosa* (obs. pers.). Otras especies pueden enriquecer el suelo, aportándole diferentes nutrientes, como sucedería en especies que presentan nódulos fijadores de nitrógeno. Entre éstas probablemente se encuentren las leguminosas *Acacia schaffneri* y *Mimosa aculeaticarpa* (Virginia y Jarrel 1983; Pugnaire *et al.* 1996b; Cervantes *et al.* 1998).

Estas especies se encuentran de manera natural en sitios perturbados, por lo que, al igual que otras especies de la vegetación secundaria, probablemente sean capaces de resistir condiciones limitantes tales como baja fertilidad, estrés hídrico, suelos compactados, pH extremo o salinidad elevada, entre otros factores (Vázquez-Yanes *et al.* 1995). Otras especies arbóreas típicas de vegetación secundaria son *Ipomoea murucoides* y *Juniperus flaccida*. Esta última especie, junto con *Arctostaphylos pungens*, produce propágulos comestibles, por lo que puede atraer a la fauna dispersora de semillas, favoreciendo el restablecimiento de elementos de la flora y fauna nativas. Finalmente, se eligió a *Quercus castanea* y *Quercus deserticola* debido a que tienen un elevado valor para la conservación, siendo especies típicas de la vegetación madura. Es posible que varias de las especies seleccionadas puedan facilitar la introducción de otras (cuadro 1), es decir, que sean capaces de mejorar las condiciones microambientales (formación o enriquecimiento del suelo, reducción de la radiación solar, etc.) permitiendo el establecimiento de otras plantas.

Cuadro I. Especies leñosas nativas seleccionadas para este estudio

Especie	Objetivo	Características					Hábitat
		R <sup>a</sup>	P <sup>a</sup>	E <sup>b</sup>	F <sup>c</sup>	O <sup>d</sup>	
<i>Acacia schaffneri</i>	2	✓		✓	✓		Se encuentra en zonas muy perturbadas con suelos pobres en nutrientes.
<i>Mimosa aculeaticarpa</i>	2	✓		✓	✓		Se encuentra en zonas muy perturbadas con suelos pobres en nutrientes.
<i>Ipomoea murucoides</i>	2	✓					Zonas perturbadas.
<i>Juniperus flaccida</i>	1	✓			✓	✓	Bosque abierto.
<i>Quercus deserticola</i>	1	✓	✓		✓	✓	Bosques abiertos.
<i>Quercus castanea</i>	1	✓	✓		✓	✓	Bosques.
<i>Dodonaea viscosa</i>	2	✓	✓				Se encuentra en zonas muy perturbadas con escaso o nulo suelo.
<i>Arctostaphylos pungens</i>	2	✓	✓				Bosques de encino perturbados

Características: **R**: retención del suelo, **P**: producción de suelo, **E**: enriquecimiento del suelo, **F**: Facilitación, **O**: vegetación original. Objetivos: **1**, restitución de biota originaria, **2**, restitución de procesos ecosistémicos. *a*: observación personal; *b*: Virginia y Jarrel 1983; Pugnaire *et al.* 1996b; Cervantes *et al.* 1998; *c*: Yarranton y Morrison 1974; Yeaton y Romero Manzanared 1986; Valiente y Banuet *et al.* 1991; Callaway 1992; Callaway 1995; *d*: Cruz-Cisneros y Rzedowski 1980.

## Objetivos

### *Objetivo general*

Determinar, dentro de las especies bajo estudio, cuáles presentan características relevantes de germinación y establecimiento que les permiten ser usadas en programas de restauración para sitios con diferentes condiciones de perturbación antropogénica en la Mixteca Alta Oaxaqueña.

### *Objetivos particulares*

- i) Evaluar la efectividad de diferentes tratamientos pre-germinativos seleccionados en base a la literatura en ocho especies relevantes para la conservación de suelos (*Acacia schaffneri*, *Mimosa aculeaticarpa*, *Ipomoea murucoides*, *Juniperus flaccida*, *Quercus deserticola*, *Quercus castanea*, *Dodonaea viscosa* y *Arctostaphylos pungens*).
- ii) A partir de la introducción de semillas con pre-tratamientos germinativos, evaluar en el campo la emergencia de plántulas de las ocho especies en diferentes condiciones de perturbación antropogénica.
- iii) Evaluar la supervivencia de las plántulas recién germinadas en dichas condiciones.
- iv) A partir de la introducción de plantas de cuatro meses de edad de las especies *Dodonaea viscosa*, *Quercus castanea* y *Quercus deserticola*, evaluar el efecto que tienen el ganado y los lagomorfos sobre su supervivencia y establecimiento.
- v) Evaluar la presencia de procesos facilitadores entre las plántulas y plantas introducidas, y la vegetación circundante con la finalidad de conocer si estas interacciones juegan un rol importante en la supervivencia de las plántulas y si mejoran las probabilidades de éxito del proceso de restauración
- vi) Utilizando toda la información anterior, determinar bajo qué condiciones, dentro del gradiente, es más apropiado utilizar las semillas o plántulas de cada especie para efectuar un proceso de restauración.

## **Materiales y métodos**

### *Área de estudio*

Este estudio se realizó en el municipio de Concepción Buenavista en la región de la Mixteca Alta en el estado de Oaxaca, México con una latitud de 17° 52' y una longitud de 97° 23', en altitudes de entre los 2120 a los 2340 m en una zona de lomeríos rodeados de pronunciados y en ocasiones escarpados cerros (Cuadro 2). Los suelos en la mayor parte del territorio son someros y pedregosos; sus características están en íntima relación con la roca madre de la que derivan. La profundidad del mismo rara vez es superior a 70 cm y a veces no llega a 5 cm (30 ó 50 cm en las laderas y cañadas cubiertas por bosques). No se observan horizontes edáficos, y la textura es en general franca. Todo esto los hace proclives a la erosión (Cruz-Cisneros y Rzedowski 1980). La temperatura media anual es de 16 °C, y la precipitación en general es escasa con un promedio anual es de 508 mm (figura 2). El régimen de lluvias es de verano y las precipitaciones frecuentemente son torrenciales. Anualmente se registran de 80 a 100 días de lluvia apreciable. La evaporación potencial es muy fuerte en toda la zona y su valor es casi el triple de la precipitación, por lo que el sitio de estudio se encuentra precisamente en el límite entre los climas semiáridos y los subhúmedos. Las heladas son frecuentes y rigurosas, registrándose anualmente un promedio de 68 días con ese fenómeno. La formula climática es  $BS_1kw(w)ig''$  de acuerdo a los datos obtenidos promediando la información de las estaciones meteorológicas de tres pueblos que están a menos de 5 km de Concepción Buenavista (Tepelmeme Villa de Morelos, Tlacotepec y San Antonio Abad) y usando el programa "MODIFICADO" que acompaña al libro de García (2004).

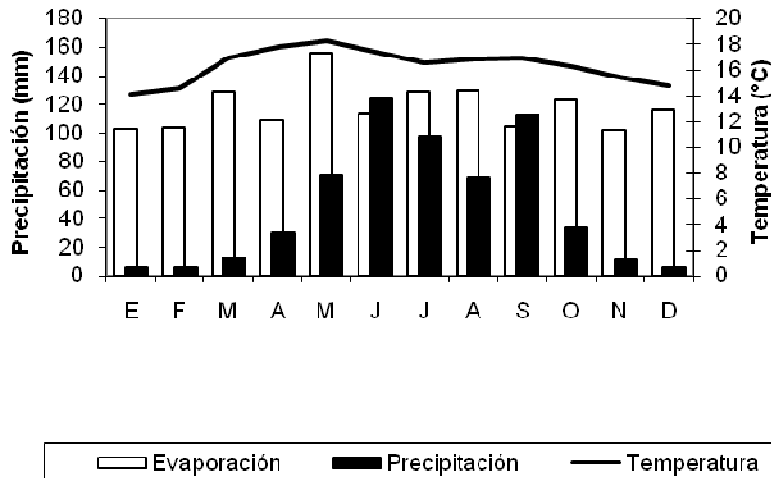


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de Concepción Buenavista Oaxaca, basado en los datos disponibles del Servicio Meteorológico Nacional hasta 2004.

En el municipio, por efecto de las condiciones climáticas y las intensas actividades humanas actuales y del pasado, se desarrollan comunidades vegetales como bosques de *Quercus*, bosques abiertos de *Quercus*, selva baja caducifolia y pastizales antropogénicos y climáticos. En general la vegetación del municipio muestra un intenso disturbio, por lo que los límites naturales entre comunidades con diferentes tipos de vegetación no siempre están claramente definidos y frecuentemente se pasa gradualmente de lugares con vegetación y poco disturbio a sitios completamente degradados, observándose grandes extensiones de roca madre (Cruz-Cisneros y Rzedowski 1980).

El presente trabajo se realizó dentro de los bosques de *Quercus* maduros y degradados, así como en sitios con evidencias de la presencia pretérita de este tipo de vegetación, tales como árboles remanentes cercanos a los sitios, suelo profundo donde pudieron establecerse árboles y comentarios directos de los pobladores (Martínez-Pérez 2004). Los bosques de encino de la zona tienen un estrato arbóreo bien definido, el cual está compuesto por varias especies de *Quercus* (*Q. crassifolia* y *Q. castanea*, entre otros). Son bosques bajos cuyos árboles no sobrepasan los 5 m de altura y comúnmente



crecen en suelos relativamente profundos, aunque también se encuentran en suelos someros donde se arraigan de las grietas de las rocas. Por efecto de las actividades humanas se observan varias comunidades secundarias derivadas de la vegetación originaria. En aquellas derivadas de los bosques de encino, las especies leñosas que dominan son *Dodonaea viscosa* y *Arctostaphylos pungens*, y en menor medida *Juniperus flaccida*, entre otras (Cruz-Cisneros y Rzedowski 1980 y Martínez-Pérez 2004).

#### *Caracterización de las áreas seleccionadas*

Se seleccionaron seis áreas dentro de un gradiente de integridad. Este gradiente de integridad se caracterizó a partir de un índice de integridad biológica (IBI) aplicado en el año 2002 y generado a partir del análisis de varios atributos ecológicos afectados por las actividades antropogénicas. Los indicadores más importantes con los que se construyó el IBI son, la riqueza de árboles y arbustos, la cobertura de árboles, riqueza de pastos amacollados, diversidad de especies leñosas y equitatividad de la comunidad de hierbas, entre otros. Este índice va de 0 a 100, siendo 100 la condición integra (Bosque maduro de *Quercus*) y 0 la del sitio más perturbado (con muy poca vegetación) que se encontró en ese estudio (Martínez-Pérez 2004). En el presente trabajo se usaron los datos de integridad para diferentes localidades en la región publicados por Martínez-Pérez (2004, ver apéndice 1). Las seis localidades muestran características particulares de acuerdo a su posición dentro del gradiente (Cuadro 2).

#### *Diseño experimental*

Este trabajo se realizó entre agosto del 2004 y mayo del 2005. En un trabajo previo realizado en el 2001, en cada una de las localidades se excluyó al ganado mediante cercas electrificadas de media hectárea cada una, de tal manera que quedaron seis áreas

protegidas del efecto de la ganadería y seis adyacentes con presencia de ganado de libre forrajeo y actividades humanas. Además, dentro de estas mismas seis áreas excluidas se construyeron en 2004 cuatro cercos igualmente electrificados de 4 m<sup>2</sup> cada uno con una altura de 70 cm con la finalidad de excluir a los lagomorfos. Por lo tanto, había exclusiones para ganado (GAN), para ganado y lagomorfos (GyL) y un área adyacente a cada localidad con libre acceso para los herbívoros (EXP).

Cuadro 2 Caracterización de las áreas de estudio

<b>Localidad</b>	<b>Altitud</b>	<b>Tipo de vegetación</b>	<b>Observaciones</b>	<b>Integridad Biológica</b>
La Cucharilla	2340	Bosque de <i>Quercus</i>	Pocas actividades humanas y ganaderas	84.479
La Pedrera	2200	Bosque de <i>Quercus</i>	Bosque perturbado*	76.709
Nacusenye	2270	Pastizal de <i>Bouteloa</i> con árboles dispersos	Milpa abandonada**	75.559
La Biznaga	2180	Pastizal de <i>Bouteloa</i>	Sitio altamente erosionado	61.979
El Cacalote	2140	Pastizal secundario	Zona de cultivo	54.759
La Honduras	2120	Matorral secundario espinoso.	Zona cultivada, tránsito intenso y erosión.	35.651

\*Bosque con espacios abiertos debido a las actividades humanas \*\* Localidad con evidencias de ocupación agrícola hace 40 años (Martínez-Pérez 2004).

#### *Introducción de semillas con pre-tratamientos germinativos*

En la primera parte del estudio trabajé con las semillas de las ocho especies de plantas leñosas seleccionadas (*Acacia schaffneri*, *Mimosa aculeaticarpa*, *Ipomoea murucoides*, *Juniperus flaccida*, *Quercus desertícola*, *Quercus castanea*, *Dodonaea viscosa* y *Arctostaphylos pungens*). Las semillas fueron colectadas entre octubre de 2003 a enero de 2004 y separadas por el método de flotación como una manera de descartar aquellas no viables. A las semillas seleccionadas de cada especie se les aplicó el tratamiento

adecuado para romper su latencia 24 horas antes de iniciar el experimento de campo (Martínez-Pérez *et al.* 2006; ver apéndice 2).

En cada una de las localidades se colocaron cuadros permanentes al azar, cuatro cuadros en la exclusión para ganadería (GAN), un cuadro en cada una de las cuatro exclusiones para lagomorfos y ganado (GyL) y cuatro en el área sin exclusión (EXP). En cada uno de los cuadros se sembraron 10 semillas de cada una de las especies seleccionadas en forma de tres-bolillo (formando una red de triángulos equiláteros de modo que todos los individuos quedan equidistantes a todos sus vecinos inmediatos) y separadas unas de otras por 20 cm. En total se sembraron 40 semillas por especie por tratamiento en cada localidad.

#### *Establecimiento de plantas de cuatro meses de edad*

De las semillas colectadas de los alrededores de la comunidad de Concepción Buenavista se obtuvieron plantas de cuatro meses edad de las especies *Dodonaea viscosa*, *Quercus castanea* y *Quercus deserticola* para reintroducirlas a las áreas de estudio. Se trasplantaron 24 plantas por especie con un periodo de endurecimiento (*hardening*) de 15 días en cada uno de los tres niveles (GAN, GyL y EXP) del factor exposición a herbívoros y en cada una de las seis localidades seleccionadas dentro del gradiente de integridad biológica. La siembra y plantación se realizó en agosto del 2004 a mediados de la época de lluvia (Figura 2).

#### *Seguimiento*

Se realizaron visitas a los 8, 15, 30, 60, 90, 120, 160 y 198 días después de la siembra para revisar la emergencia de las semillas así como realizar el seguimiento de la supervivencia de las plántulas obtenidas de dichas semillas. De igual manera se revisó la

supervivencia de las plantas reintroducidas de las tres especies. Además, a éstas se les midió la cobertura de la vegetación herbácea circundante en un área de 20 cm a su alrededor para verificar el establecimiento de procesos de facilitación entre las plantas reintroducidas y la vegetación adyacente. La cobertura se midió utilizando un bastidor con 24 agujas dispuestas en dos círculos concéntricos ubicados a 10 y 20 cm de radio alrededor de la planta focal.

#### *Análisis estadísticos*

Para describir los procesos de emergencia y supervivencia se ajustaron curvas mediante modelos lineales generalizados. La emergencia de las plántulas a partir de semillas fue analizada mediante el uso de un error binomial y una función de enlace logit ya que los datos de emergencia son números fraccionarios (Crawley 1993). La supervivencia de las plántulas fue analizada con un modelo Weibull, el cual permite que la mortalidad varíe dependiendo de la edad de la plántula. La esperanza de vida de las plantas de cuatro meses de edad fue analizada con un error tipo Poisson ya que en este caso la probabilidad de muerte no varió significativamente a lo largo del tiempo (Crawley 1993). En todos los casos se usó el índice de integridad biológica como variable continua y la exclusión y la especie como variables discretas con tres (GAN, GyL y EXP) u ocho niveles, respectivamente. En el análisis de supervivencia de plantas de cuatro meses de edad se evaluó la posible facilitación incorporando al modelo, además de la integridad, la especie y la exclusión, la cobertura de hierbas como una variable continua. Cuando la exclusión resultó ser significativa se combinaron los datos de los diferentes niveles agregando los datos correspondientes a cada par posible. Cuando esto no resultó en un incremento significativo en la devianza residual se consideró que los niveles combinados no diferían significativamente entre sí (Crawley 1993).

Considerando que el desempeño de una especie puede ser óptimo en un nivel intermedio de integridad, en cada caso se incorporó un término con la integridad al cuadrado, lo que permitiría al modelo ajustado adoptar una forma acampanada.

En todos los análisis se ajustó primero un modelo que incluyera la integridad, la integridad al cuadrado, el nivel de exclusión, la especie y sus interacciones, para luego simplificarlo por el método “de los pasos hacia atrás” (*backwards*), eliminando aquellos términos no significativos y combinando los niveles que no difirieran significativamente (Crawley 1993). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa GLIM 4.0.

La emergencia y la supervivencia se utilizaron como descriptores del crecimiento temprano de cada especie, y como una medida para saber qué tan factible es utilizar cualquiera de las especies seleccionadas, tanto en forma de semillas como en plantas de cuatro meses de edad, para ser reintroducidas en un programa de restauración ambiental bajo las condiciones imperantes a lo largo del gradiente de integridad.

## Resultados

### *Emergencia*

En general, para la mayoría de las semillas la integridad de los sitios afectó de manera significativa los porcentajes de emergencia alcanzados por cada una de las especies (Cuadro 3). Para la mayoría de éstas los índices de integridad por debajo de 40 se observa una reducción importante en este parámetro (Figura 3, Cuadro 4).

Es importante hacer notar que *Acacia schaffneri*, *Mimosa aculeaticarpa* y *Ipomoea murucoides* mostraron un rango amplio de emergencia dentro del gradiente de integridad y presentaron los porcentajes más altos de emergencia en las localidades con integridades intermedias. Las semillas de *Quercus castanea*, *Q. deserticola*, *Arctostaphylos pungens* y *Juniperus flaccida* muestran un rango de emergencia más reducido y muestran sus valores más altos de emergencia en las localidades con índices de integridad superiores a 75. La única especie que no mostró ninguna respuesta significativa al grado de integridad fue *Dodonaea viscosa* (Figura 3 y Cuadros 3 y 4).

Las semillas presentaron una mayor emergencia en el tipo de exclusión GyL, seguidas por las semillas colocadas en el nivel GAN y por último las semillas sin exclusión (EXP) (Figura 3 y cuadro 3).

### *Supervivencia de las plántulas germinadas en el campo*

Las plántulas obtenidas a partir de las semillas sembradas en campo muestran que las condiciones de integridad de las localidades afectan su esperanza de vida de manera significativa (Cuadro 5). Al igual que sucedió en la emergencia, en las localidades con índices de integridad bajos (debajo de 35) se observa que en la mayoría de los casos la esperanza de vida es sumamente baja con la excepción de *A. schaffneri*. En integridades intermedias se puede observar que un grupo de especies (*M. aculeaticarpa*, *A.*

*schaffneri* e *I. muruoides*) obtiene sus valores más altos de esperanza de vida, mientras que otro grupo (*Q. castanea*, *J. flaccida* y *A. pungens*) apenas muestra valores ligeramente mayores de cero. En integridades altas, la esperanza de vida del primer grupo de especies se reduce y el segundo alcanza sus valores más altos (Figura 4 y cuadros 5 y 6).

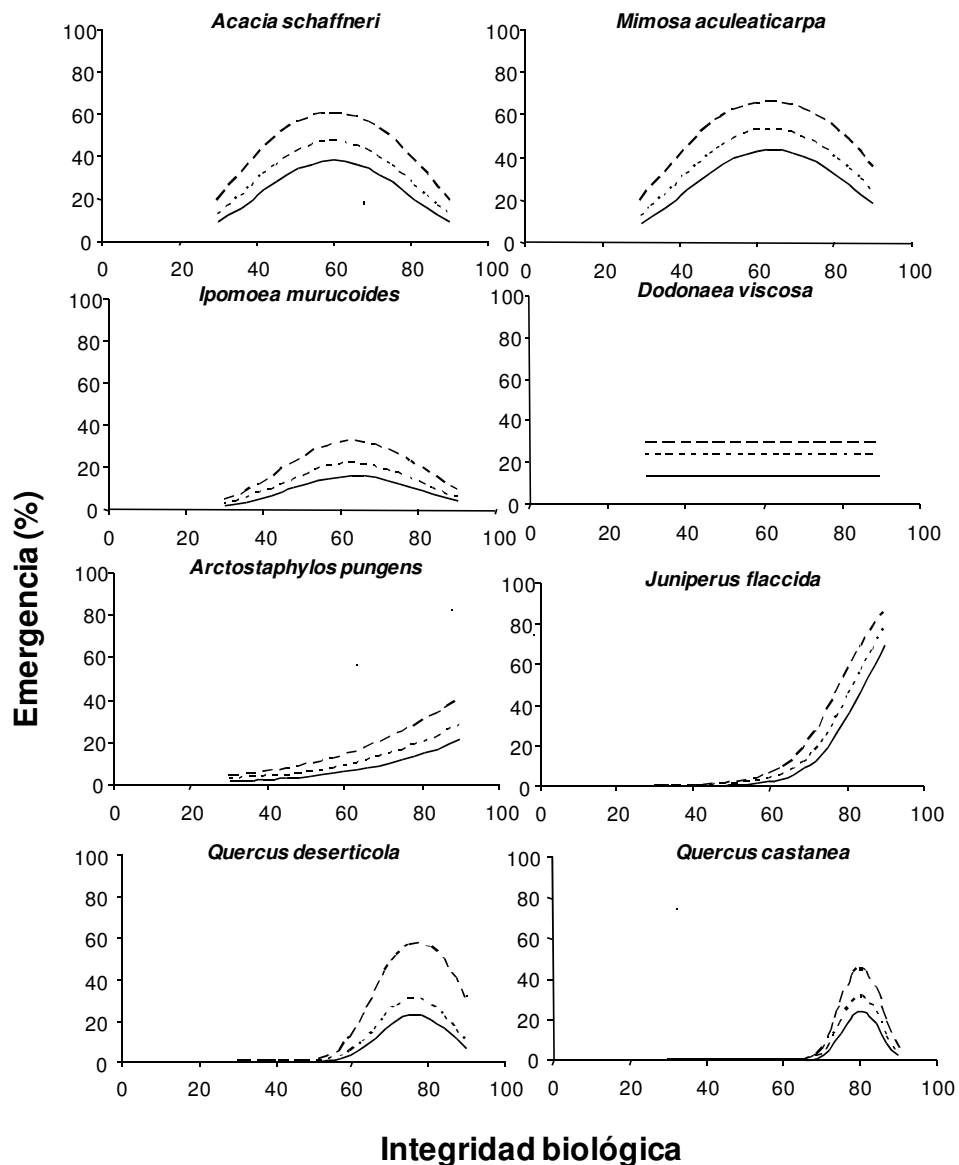


Figura 3. Porcentajes de emergencia ajustados de las ocho especies de plantas leñosas a lo largo del gradiente de integridad biológica y el efecto de los tipos de exclusión: - - - - Exclusión para ganado; - · - · - Exclusión para ganado y lagomorfos; — Sin exclusión.

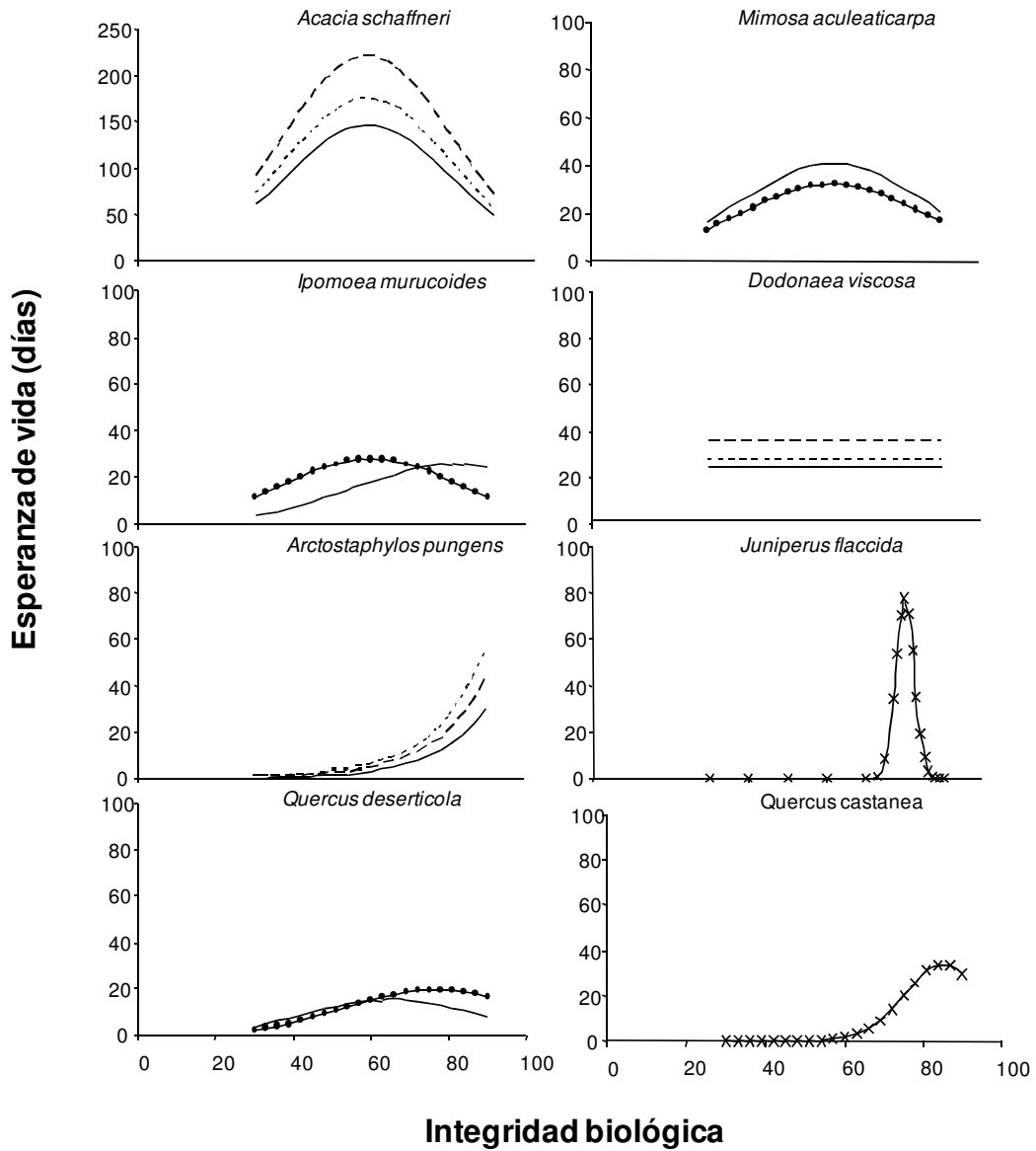


Figura 4. Efecto del gradiente de integridad biológica y las exclusiones sobre la esperanza de vida de las plántulas obtenidas a partir de las semillas sembradas en el campo. - - - - Exclusión para ganado (GAN); - · - · - Exclusión para ganado y lagomorfos (GyL); — Sin exclusión (EXP); ●●●●● GAN+GyL; ××××× GAN+GyL+EXP. En estos dos últimos casos no se detectaron diferencias significativas entre los niveles que se grafican en conjunto. Notese que la gráfica de la especie *A. schaffneri* presenta una escala superior de 250 días.



*Cuadro 3.* Análisis de devianza del efecto de la integridad y tipo de exclusión sobre la emergencia de plántulas de las ocho especies leñosas seleccionadas. Se muestra *F* debido a que los datos se ajustaron por sobredispersión. Donde s = especie; e=exclusión, i= integridad. Sólo se muestran los términos significativos.  $R^2 = 0.388$

Fuente	Suma de cuadrados	G.L.	Cuadrados medios	F	P
s	95.19	7	13.60	16.32	<0.0001
e	32.34	2	16.17	19.40	<0.0001
i	10.82	1	10.82	12.98	0.0005
sxi	104.90	7	14.99	17.98	<0.0001
sxi <sup>2</sup>	14.80	7	2.11	2.54	0.0181
error	98.34	118	0.83		

*Cuadro 4.* Datos de emergencia de las ocho especies, donde se puede observar la variación (dispersión) de los datos con respecto a las curvas ajustadas mediante modelos lineales generalizados.

Especie	Tratamiento	Integridad					
		35.651	54.759	61.979	75.559	76.709	84.479
<i>Acacia schaffneri</i>	GyL	30.0 ± 4.6	60 ± 4.9	75 ± 4.3	80 ± 4	30 ± 4.6	22.5 ± 4.2
	GAN	20.0 ± 4.0	37.5 ± 4.8	50 ± 5	22.5 ± 4.2	37.5 ± 4.8	27.5 ± 4.5
	EXP	20 ± 4	25 ± 4.3	27.5 ± 4.5	50 ± 5	5 ± 2.2	7.5 ± 2.6
<i>Mimosa aculeaticarpa</i>	GyL	0.0	0.0	65 ± 4.8	40 ± 4.9	65 ± 4.8	57.5 ± 4.9
	GAN	0.0	80 ± 4	75 ± 4.3	35 ± 4.8	32.5 ± 4.7	35 ± 4.8
	EXP	0.0	25 ± 4.3	57.5 ± 4.9	42.5 ± 4.9	25 ± 4.3	35 ± 4.8
<i>Dodonaea viscosa</i>	GyL	32.5 ± 4.7	22.5 ± 4.2	35 ± 4.8	45 ± 5	50 ± 5	15 ± 3.6
	GAN	20 ± 4	27.5 ± 4.5	15 ± 3.6	15 ± 3.6	15 ± 3.6	12.5 ± 3.3
	EXP	7.5 ± 2.6	0	20 ± 4	27.5 ± 4.5	15 ± 3.6	12.5 ± 3.3
<i>Ipomoea murucoides</i>	GyL	12.5 ± 3.3	10 ± 3	30 ± 4.6	47.5 ± 5	52.5 ± 5	10 ± 3
	GAN	12.5 ± 3.3	15 ± 3.6	20 ± 4	22.5 ± 4.2	45 ± 5	0.0
	EXP	0.0	15 ± 3.6	37.5 ± 4.8	0.0	0.0	10 ± 3
<i>Arctostaphylos pungens</i>	GyL	0.0	0.0	0.0	40 ± 4.9	32.5 ± 4.7	15 ± 3.6
	GAN	0.0	0.0	0.0	25.6 ± 4.4	2.5 ± 1.6	15 ± 3.6
	EXP	0.0	0.0	0.0	17.9 ± 3.8	2 ± 1.4	32.5 ± 4.7
<i>Juniperus flaccida</i>	GyL	7.5 ± 2.6	15 ± 3.6	5 ± 2.2	32.5 ± 4.7	45 ± 5	47.5 ± 5
	GAN	12.5 ± 3.3	25 ± 4.3	5 ± 2.2	25 ± 4.3	37.5 ± 4.8	52.5 ± 5
	EXP	7.5 ± 2.6	0.0	7.5 ± 2.6	15 ± 3.6	0.0	67.5 ± 4.7
<i>Quercus deserticola</i>	GyL	0.0	0.0	17.5 ± 3.8	42.5 ± 4.9	32.5 ± 4.7	32.5 ± 4.7
	GAN	0.0	0.0	7.5 ± 2.6	30 ± 4.6	42.5 ± 4.9	12.5 ± 3.3
	EXP	0.0	0.0	10 ± 3	7.5 ± 2.6	30 ± 4.6	25 ± 4.3
<i>Quercus castanea</i>	GyL	7.5 ± 2.6	10 ± 3	27.5 ± 4.5	25 ± 4.3	45 ± 5	25 ± 4.3
	GAN	10 ± 3	22.5 ± 4.2	25 ± 4.3	30 ± 4.6	20 ± 4	23.5 ± 4.2
	EXP	10 ± 3	15 ± 3.6	15 ± 3.6	12.5 ± 3.3	13.6 ± 3.4	21.5 ± 4.1

**Cuadro 5.** Análisis de devianza del efecto de la integridad y tipo de exclusión sobre la esperanza de vida de plántulas recién germinadas de las ocho especies leñosas seleccionadas. S = especie, e=exclusión, i= integridad. Sólo se muestran los términos significativos.  $R^2 = 0.211$

Fuente	$\chi^2$	G.L.	P
s	165	7	<0.0001
e	38.04	2	<0.0001
i	20.12	1	<0.0001
sxe	35.38	14	0.0013
sxi	74.44	7	<0.0001
sxi <sup>2</sup>	148.8	8	<0.0001
sxexi <sup>2</sup>	27.87	16	0.0328
error	1905.4	1257	

**Cuadro6.** Datos de supervivencia de las ocho especies, donde se puede observar la variación (dispersión) de los datos con respecto a las curvas ajustadas mediante modelos lineales generalizados.

Especie	Tratamiento	Integridad					
		35.651	54.759	61.979	75.559	76.709	84.479
<i>Acacia schaffneri</i>	GyL	106.8 ± 51.5	128.7 ± 52	142.6 ± 57.6	131.5 ± 57.5	133.8 ± 59.3	59.8 ± 32.2
	GAN	99.8 ± 43.3	112.7 ± 72.5	128.3 ± 52.3	109.3 ± 68	84.6 ± 62.4	69.5 ± 18.1
	EXP	87.5 ± 17.5	102.7 ± 56.1	109.3 ± 63.9	104.7 ± 45.7	52.5 ± 10.6	21.7 ± 20.3
<i>Mimosa aculeaticarpa</i>	GyL			16.9 ± 6.1	55.9 ± 25.1	66.8 ± 63.9	93.9 ± 66
	GAN		12 ± 5.7	9.3 ± 2.3	60.4 ± 28.3	100.7 ± 67.2	69 ± 17.1
	EXP		13.3 ± 4.6	11 ± 3.8	65 ± 22.9	42.5 ± 27.8	75 ± 27.4
<i>Dodonaea viscosa</i>	GyL	129.7 ± 65.7	106.6 ± 59.1	109.8 ± 59.3	104.4 ± 52.6	156.2 ± 53.2	126.9 ± 55.6
	GAN	107.3 ± 56.5	97 ± 61.4	117.6 ± 45.4	96 ± 57.5	127.8 ± 50.6	89.1 ± 39
	EXP	90.4 ± 46.3	74.9 ± 51.5	72.5 ± 59.7	80.5 ± 42.9	150 ± 51.3	117.6 ± 54.7
<i>Ipomoea murucoides</i>	GyL	84 ± 27.2	78.8 ± 82	109.3 ± 44.5	95.1 ± 38	110.6 ± 46.2	63.8 ± 30.9
	GAN	54 ± 22.7	106.8 ± 73.4	115.1 ± 53.3	86.7 ± 23.5	71.3 ± 39.5	
	EXP		64 ± 68.3	80 ± 25.1			105.8 ± 62.7
<i>Arctostaphylos pungens</i>	GyL				70.6 ± 24.3	103.2 ± 64	45.1 ± 15.6
	GAN				65 ± 20.6	85.1 ± 71.2	69 ± 25.1
	EXP				42 ± 12.5	125.6 ± 52.1	75 ± 14.3
<i>Juniperus flaccida</i>	GyL	90.4 ± 50.3	63.1 ± 57.4	132.9 ± 52.8	110.7 ± 63.6	124.2 ± 63.1	37.5 ± 12.5
	GAN	61.9 ± 27.1	89.6 ± 58.1	90.5 ± 56.5	103 ± 47.1	136.5 ± 68	57 ± 22.2
	EXP	75 ± 26		71.3 ± 58.5	85.3 ± 37.2		48 ± 19.6
<i>Quercus deserticola</i>	GyL			12 ± 5.7	46.7 ± 28.1	120.2 ± 58.1	119.5 ± 72
	GAN			10 ± 2.8	64.5 ± 21.3	110.8 ± 57.3	111.4 ± 54.7
	EXP			9.3 ± 2.3	62.5 ± 24	106.3 ± 42.4	117.6 ± 55
<i>Quercus castanea</i>	GyL	20.7 ± 8.1	30	30.3 ± 26.8	78.5 ± 56.3	97.4 ± 47.9	62 ± 30.1
	GAN	24 ± 10.4	23 ± 9.9	32.3 ± 29.9	105.6 ± 56.3	105	77.5 ± 22.1
	EXP	19.2 ± 10.3	90	25.3 ± 30	81.6 ± 24.5	82.5 ± 10.6	25.8 ± 18.9

Por lo que respecta al efecto de las exclusiones en la supervivencia se observa que en general, las plántulas protegidas de los herbívoros presentan un incremento de su esperanza de vida, con la excepción de *Mimosa aculeaticarpa* que muestra una esperanza de vida mayor fuera de éstas (Figura 4 y Cuadro 5). En las especies *Acacia schaffneri* y *Dodonaea viscosa* la supervivencia más alta se alcanzó dentro de GyL, mientras que para *Arctostaphylos pungens* se logró una mayor esperanza de vida en las condiciones de GAN (Figura 4).

En las plántulas de *Ipomoea murucoides* y *Quercus deserticola* no se observaron diferencias significativas en las esperanzas de vida entre GAN y GyL, aunque en las plántulas sin excluir la longevidad fue, en general, superior. En *Q. deserticola* este patrón sólo se observó en sitios con alta integridad, pero en *I. murucoides* ocurre lo contrario; de hecho, en los sitios con mayor integridad la longevidad fue superior en EXP. Por otro lado en las especies *Juniperus flaccida* y *Quercus castanea* no se observó un efecto significativo de las exclusiones sobre la esperanza de vida de las plántulas (Figura 4 y Cuadro 5).

#### *Supervivencia de las plantas de cuatro meses de edad*

La supervivencia de las plantas introducidas a los cuatro meses de edad fue afectada significativamente por la integridad de las localidades, la cobertura vegetal y los tipos de exclusión (Cuadro 7). La integridad de los sitios y la cobertura vegetal favorecieron la supervivencia de las plantas de las tres especies reintroducidas (Figura 5).

*Cuadro 7.* Análisis de devianza del efecto de la integridad, el porcentaje de cobertura herbácea y tipo de exclusión sobre la esperanza de vida de plantas de las tres especies leñosas reintroducidas de cuatro meses de edad. s= especie, c=cobertura, e=exclusión, i= integridad. Sólo se muestran los términos significativos.  
 $R^2 = 0.611$

Fuente	$\chi^2$	G.L.	P
s	47.16	2	<0.0001
i	5.53	1	0.0187
e	85.96	2	<0.0001
cxi	5.55	1	0.0185
ixs	12.89	2	0.0016
exs	39.58	4	<0.0001
ixexs	10.00	4	0.0404
error	448.05	557	

En las especies *D. viscosa* y *Q. castanea* no se observaron diferencias significativas en la supervivencia entre GyL y GAN. Aunque dentro de estos tratamientos la esperanza de vida fue significativamente mayor que en EXP. Es importante mencionar que en las plantas introducidas de *D. viscosa* se observa que la integridad de las localidades afecta de manera significativa la supervivencia, caso contrario a lo que sucede con las plántulas obtenidas a partir de semillas en el campo. Para *Q. deserticola* la exclusión de lagomorfos y ganado aumentó la esperanza de vida de las plantas. En este caso, las plantas en GAN y EXP no mostraron diferencias significativas (Figura 5).

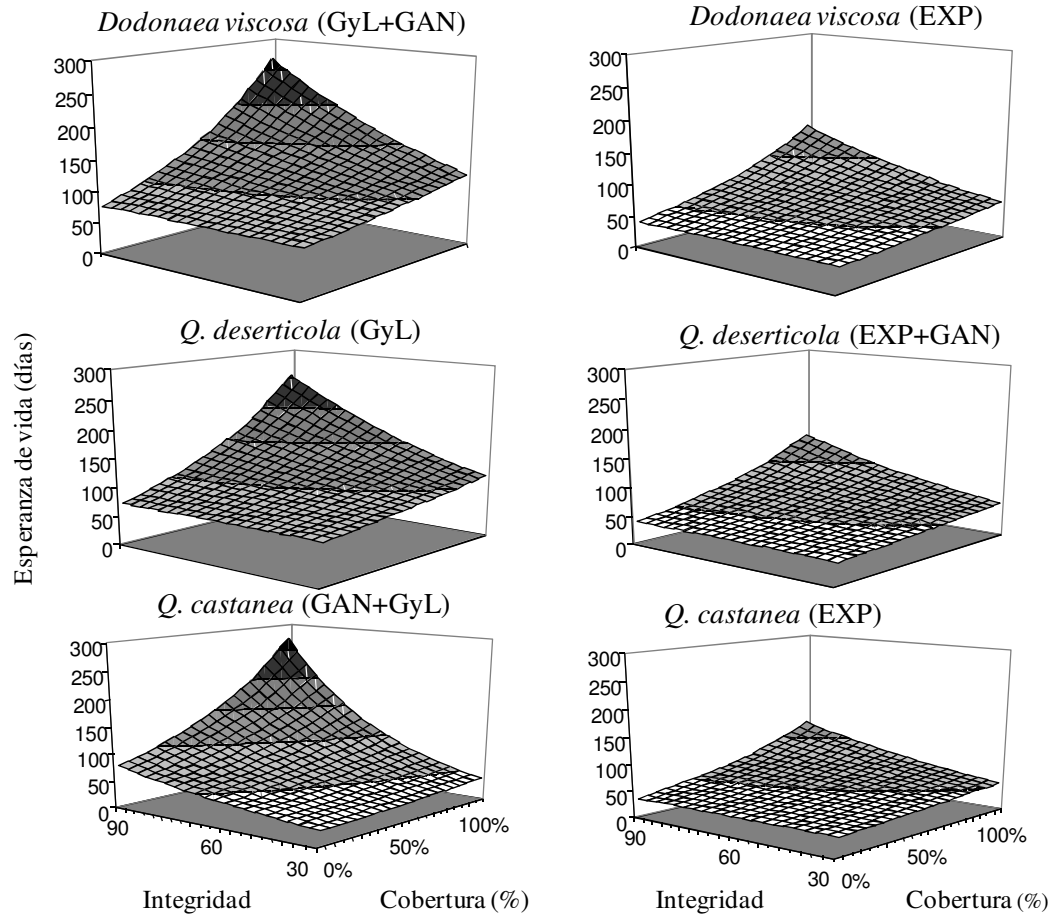


Figura 5. Efecto de la cobertura vegetal herbácea, la integridad y el tipo de exclusión sobre la esperanza de vida de las plantas de tres especies a los cuatro meses de edad. GAN= Exclusión de ganado, GyL= Exclusión para ganado y lagomorfos, EXP= Expuesto a ambos tipos de herbívoro.

## Discusión

La integridad biológica de cada una de las localidades afecta la emergencia y la esperanza de vida de las plántulas, tanto de aquellas generadas a partir de semillas en el campo como de las reintroducidas a los cuatro meses de edad. En general, se observa una baja emergencia y una baja esperanza de vida de las plántulas en los sitios con menor integridad. Este patrón puede ser ocasionado por factores como el grado de compactación y profundidad del suelo, los nutrientes, la temperatura y la luz, factores importantes que son modificados por el grado de perturbación del suelo y la cubierta vegetal (Khurana y Singh 2001; Sousa 1984; Yates *et al.* 2000).

### *Efecto de la integridad sobre las plántulas germinadas en el campo*

Al observar el comportamiento de todas las especies con respecto a la integridad podemos reconocer dos conjuntos. En el primero se encuentran las especies que pueden emerger y sobrevivir en un rango amplio de integridades, tales como *Mimosa aculeaticarpa*, *Ipomoea murucoides*, *Dodonaea viscosa* y *Acacia schaffneri*. Todas estas especies presentan semillas de pequeñas a intermedias en tamaño. El segundo conjunto lo conforman las especies que sólo emergen y sobreviven en sitios con integridades altas. Algunas de estas especies presentan semillas grandes como *Q. deserticola* y *Q. castanea* que son propias de bosques de encino, mientras que *A. pungens* y *J. flaccida* tienen semillas de tamaño pequeño y son características de bosques perturbados.

Una posible explicación a este agrupamiento de especies por su tamaño de semillas es que se ha demostrado que este factor afecta varios aspectos del desarrollo temprano de los individuos tales como la emergencia, la eficiencia de dispersión, y la supervivencia y crecimiento de las plántulas (Khurana y Singh 2001). Las semillas de

menor tamaño presentan una rápida germinación, emergencia y crecimiento de sus plántulas, características todas éstas que les permitirían establecerse rápidamente después de un disturbio (Swanborough y Westoby 1996). Esto concuerda con que las cuatro especies que corresponden al primer conjunto frecuentemente se encuentran en zonas perturbadas. Estas especies presentaron su mejor desempeño (con la excepción de *D. viscosa*) en los sitios con integridades cercanas a 60 puntos. En estos lugares se observa la presencia de más vegetación y suelos más profundos, lo que puede indicar que las condiciones ambientales son menos severas. La disminución del estrés ambiental en estos lugares podría ser la causa principal de los altos porcentajes de emergencia y supervivencia alcanzados por las especies de este grupo. Posteriormente, cuando la integridad biológica alcanza valores superiores a 70, se observa una disminución del desempeño de las especies del primer grupo, probablemente ocasionada por el incremento en la cobertura de la vegetación circundante y el consecuente aumento en la competencia por recursos (Connell 1978). Las semillas pequeñas presentan cantidades reducidas de reservas, lo que no les permite subsistir por mucho tiempo en ambientes donde hay poca radiación fotosintética disponible tales como los bosques. En estas condiciones los recursos almacenados en las semillas grandes tales como las de algunas especies del segundo grupo le permiten aumentar sus probabilidades de supervivencia y el crecimiento de sus plántulas (Milberg y Lamont 1997).

Las semillas grandes presentan la desventaja de que por su tamaño y la recompensa que representan para los granívoros son altamente depredadas y tienen una baja eficiencia de dispersión (Wunderle 1997; Grant y Crawley 1999) por lo que difícilmente pueden colonizar un sitio que ha sido recientemente perturbado (Swanborough y Westoby 1996). De hecho, el comportamiento observado en las

especies estudiadas parece concordar con lo esperado de acuerdo con el modelo de selección  $K$  o  $r$  (Reznick *et al.* 2002). De acuerdo con esta propuesta, la evolución de especies con semillas grandes se ve favorecida en los ambientes tipo  $K$ , los cuales se caracterizan por una fuerte competencia por recursos que no están disponibles sino en pequeñas cantidades. En presencia de disturbios frecuentes las condiciones de estos sitios se modifican. Los recursos se liberan, y puede presentarse selección tipo  $r$ , en la cual las semillas pequeñas resultan favorables (Pianka 1970). Hay que destacar que las especies con semillas grandes tuvieron su mejor desempeño en condiciones de alta integridad y por lo tanto de poco disturbio.

*A. pungens* y *J. flaccida* presentan características intermedias, desempeñándose adecuadamente en sitios íntegros pero presentando semillas pequeñas. Esto concuerda con lo señalado anteriormente ya que se les observa frecuentemente en sitios con integridades también intermedias. Además, estas especies presentan latencia fisiológica lo que no les permite responder de la misma forma que los dos encinos. En otras especies del género *Juniperus* se ha encontrado que las semillas responden a condiciones específicas de luz para iniciar su germinación, aun cuando se siembren con un tratamiento pre-germinativo (Baskin y Baskin 2004). Esto pudiera resultar en un mayor éxito en sitios con cierto disturbio y mayor disponibilidad de luz, por lo que tener semillas chicas favorecería el acceso rápido a los lugares perturbados. Sin embargo, en este estudio se observó una mayor germinación en los sitios con mayor integridad y menos luz, lo que no concuerda con lo anterior.

La única especie que no muestra variaciones en la emergencia y la supervivencia de sus plántulas con respecto a la integridad es *D. viscosa*, quizá debido a una alta variabilidad en su morfología, fenología y ecología (Baskin *et al.* 2004), características biológicas que le permiten ser altamente adaptable a los cambios de integridad. Los



lugares donde crece esta especie generalmente están altamente perturbados con suelos exigüos o nulos.

#### *Efecto de las exclusiones sobre las plántulas germinadas en el campo*

El efecto de las exclusiones sobre la emergencia de todas las especies y la supervivencia de seis de ellas muestra que la herbivoría y las perturbaciones ocasionadas por los lagomorfos y el ganado son factores importantes en ambos procesos como se ha encontrado en otros sistemas (Bartholomew 1970; Crawley 1990; Silvertown *et al.* 1992; Gibbens *et al.* 1993; Grant y Crawley 1999; Hernández-Vargas *et al.* 2000; Yates *et al.* 2000; Bonfil *et al.* 2000; Jiménez *et al.* 2005).

En todas las especies las exclusiones aumentaron los porcentajes de emergencia. En condiciones de GyL fue donde se alcanzan los porcentajes más altos, seguidos por GAN y con los más bajos porcentajes EXP. Esto demuestra que los herbívoros ejercen una alta presión sobre la emergencia, no solamente con respecto al forrajeo, sino también al pisoteo excesivo, esto hace que finalmente disminuya el número de plántulas que podrían establecerse (Van de Koppel *et al.* 1997; Olf y Ritchie 1998).

En lo que respecta a la supervivencia de las plántulas se observa que el efecto es más variado y que especies como *J. flaccida* y *Q. castanea* no responden a la exclusión. Estas especies sólo emergieron en sitios con alta integridad donde la presión de la ganadería evidentemente es menor y donde la diversidad y abundancia de especies apetecibles disminuye, al igual que el forrajeo de los conejos (Grant y Crawley 1999; Pacala y Crawley 1992). En otras palabras, un bosque es menos atractivo para forrajear que un pastizal. Quizá por ello, de acuerdo a nuestros resultados, la exclusión de los herbívoros parece innecesaria al reintroducir estas especies en sitios íntegros.

En las especies *M. aculeaticarpa*, *I. muruoides* y *Q. deserticola* no existen diferencias significativas con respecto a la esperanza de vida de las plántulas sembradas dentro en GyL y GAN, lo que implica que los lagomorfos no tienen ningún efecto en la supervivencia de sus plántulas. Sin embargo el efecto de las exclusiones varía en cada una de estas especies. En *I. muruoides* y *M. aculeaticarpa* se observa un efecto negativo de la exclusión ya que disminuye la supervivencia de las plántulas. Estas especies parecen desempeñarse apropiadamente en presencia de herbívoros debido probablemente a su baja apetecibilidad (*I. muruoides* es tóxica y *M. aculeaticarpa* está fuertemente defendida con espinas) y a que se encuentran habituadas a sitios con mucho disturbio. Frecuentemente se localizan en las orillas de los caminos o en lugares con poca profundidad de suelo y bajos nutrientes. En el caso específico de *I. muruoides*, el efecto negativo de las exclusiones se manifiesta en sitios con una alta integridad, quizá como resultado del aumento de cobertura vegetal observado dentro de las cercas desde su construcción en 2001, ya que esta especie parece preferir hábitats más abiertos (SEMARNAP 2000). En la especie poco tolerante al disturbio *Q. deserticola* ocurre lo contrario, —las exclusiones elevan la supervivencia—, aunque sólo en lugares con índices de integridad superiores a 60.

#### *Supervivencia de las plantas introducidas*

El gradiente de integridad biológica afectó la esperanza de vida de las plantas de las tres especies. En general, se observa que las bajas integridades disminuyen la longevidad de las plantas, mientras que en los sitios más íntegros la esperanza de vida aumentó. Es importante hacer notar que la cobertura vegetal incrementa de manera significativa la esperanza de vida de las plantas. La interacción significativa entre ambas variables indica un efecto sinérgico sobre la esperanza de vida de las plantas de cuatro meses de

edad que les permitió alcanzar una longevidad aún mayor en todos los casos. El efecto de la cobertura podría evidenciar un posible proceso de facilitación ya que estas relaciones son comunes en climas semiáridos como el de Concepción Buenavista (MacAuliffe 1984; Franco y Nobel 1988; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Callaway 1995). Este efecto es particularmente importante para las plántulas de algunas especies, las que requieren de una nodriza que les permita aumentar su esperanza de vida y establecerse (Harrison y Werner 1984; Callaway 1992; Bonfil *et al.* 2000; Maestre *et al.* 2002; Plieninger *et al.* 2003). En este caso se observó que las hierbas que podrían funcionar como nodrizas o plantas facilitadoras son los pastos amacollados debido a que son las plantas de mayor altura y con mayor cobertura en los sitios con integridades altas, pero donde no existen árboles o arbustos que cumplan esta función. Además ya se ha documentado este fenómeno en otros lugares (Maestre *et al.* 2001), donde los pastos amacollados forman islas de fertilidad, que mejoran la estructura del suelo (Bochet *et al.* 1999), incrementan la humedad del suelo (Puigdefábregas y Sánchez 1996) y aumentan la infiltración de agua (Cerdá 1997), requerimientos necesarios para el establecimiento de las plántulas de especies leñosas. Estos probables procesos de facilitación representan una oportunidad clara que nos permitirá en un futuro aumentar las posibilidades de restaurar la zona de pastizales antropogénicos de la Mixteca Alta Oaxaqueña. La promoción de pastos amacollados de gran talla (zacatones) como *Muhlenbergia rigida* y *Aristida* spp. pudiera representar una primera etapa en la restauración en la cual se atenúe el estrés y se mejoren las condiciones para el establecimiento de árboles. Sin embargo, estos pastos sólo parecen ser exitosos en sitios con integridades superiores a 50 y libres de ganadería (Martínez-Pérez, 2004), lo que implica una limitante para su uso.

A diferencia de las plántulas obtenidas de la siembra directa de las semillas en el campo, las plantas de cuatro meses de edad de la especie *D. viscosa* sí son afectadas de manera significativa en su esperanza de vida por la integridad de cada sitio. La diferencia del efecto de la integridad entre ambos experimentos podría deberse a la edad de introducción de las plantas de esta especie o posiblemente a un conflicto semilla-plántula. Las plántulas recién germinadas reconocen a un sitio adecuado para realizar este proceso por que existen las condiciones necesarias como humedad y temperatura, pero conforme aumenta tanto el tamaño como la edad de las plántulas, las condiciones reinantes en el sitio que era adecuado para germinar dejan de serlo (Schupp 1995). Otra posible explicación a este hecho es a que las plantas de cuatro meses tuvieron tiempo para realizar el proceso de aclimatación (Baskin y Baskin 1998).

#### *Efecto de las exclusiones*

La herbivoría y las perturbaciones ocasionadas por los conejos y la ganadería son disturbios que afectan en gran medida la supervivencia de las plántulas introducidas para restaurar (Grant y Crawley 1999; Hernández-Vargas *et al.* 2000; Yates *et al.* 2000; Jiménez *et al.* 2005). Cada una de las tres especies respondió a las exclusiones. *Q. deserticola* muestra que es fuertemente depredada por los conejos en esta etapa de crecimiento ya que su esperanza de vida es mucho más alta cuando se encuentra dentro de las exclusiones para lagomorfos, aunque aparentemente el ganado no tiene un efecto sobre esta especie. Las plántulas de *Q. castanea* y *D. viscosa* muestran que su esperanza de vida es mayor cuando se encuentran excluidas del ganado. De acuerdo a nuestros resultados, las perturbaciones ocasionadas por los lagomorfos no afectan de manera significativa la esperanza de vida de las plántulas de estas especies.

### *Implicaciones para la restauración*

Es urgente la necesidad de generar programas de restauración en la región de la Mixteca Alta Oaxaqueña debido al grado de deterioro ocasionado por las actividades humanas. Este estudio es un esfuerzo que pretende entender algunos aspectos determinantes del proceso de regeneración y de la dinámica de la comunidad vegetal para poder generar un programa exitoso de restauración, además de generar información básica con respecto a biología de las semillas de las especies seleccionadas que sea útil para iniciar su propagación.

Las plantas de cuatro meses superaron en la mayoría de los casos la esperanza de vida de las plántulas obtenidas a partir de semillas en el campo. Esto mismo se ha observado en muchos otros estudios (Harrison y Werner 1984; Callaway 1992; Bonfil *et al.* 2000). El único caso de plántulas recién germinadas que superó la esperanza de vida observada para las plántulas de cuatro meses fue la especie *A. schaffneri*, la que puede ser reintroducida como semilla obteniéndose resultados igualmente buenos. En los demás casos se recomendaría el uso de individuos más desarrollados.

Los herbívoros tienen un efecto importante sobre la estructura y composición de la vegetación, debido probablemente a la defoliación y pisoteo ocasionados tanto por el ganado como por los lagomorfos (Pacala y Crawley 1992; Grant y Crawley 1999). Asimismo, las excretas y mixiones del ganado y los conejos modifican las características del suelo impidiendo el establecimiento de las plántulas de cualquier especie (Olf y Ritchie 1998; Pacala y Crawley 1992). El ganado tiene consecuencias importantes sobre la restauración de la diversidad de plantas y algunas funciones importantes de la vegetación original (Van de Koppel *et al.* 1997; Olf y Ritchie 1998; Hernández-Vargas *et al.* 2000), ya que impide que se establezcan especies que puedan

mejorar las condiciones microclimáticas o generen suelo, permitiendo así la colonización por parte de otras especies características de la vegetación madura.

A lo largo del gradiente de integridad biológica percibimos que las condiciones ambientales varían de acuerdo a la intensidad de los disturbios. Aunado al cambio en la estructura de la vegetación hay cambios en la intensidad de la radiación solar y el viento, y consecuentemente en la humedad del suelo y la temperatura del mismo. Así mismo se observaron fuertes procesos de erosión que modifican la profundidad del suelo y probablemente la disponibilidad de nutrientes. Estas variaciones modifican diferentes componentes y procesos de los ecosistemas (Hobbs y Norton 1996; Scheffer *et al.* 2001) y por lo tanto el proceso de restauración debe adecuarse a las diversas condiciones del gradiente de integridad. Así lo demuestran los resultados del desempeño de las especies leñosas dentro del gradiente.

Se observa claramente que existen especies que tienen la capacidad o las características necesarias para utilizarse en sitios con integridades muy bajas (siempre y cuando estén por encima de 35), como es el caso de *M. aculeaticarpa*, *A. schaffneri* y *D. viscosa*. Estas especies son capaces de alcanzar porcentajes relativamente altos de emergencia y supervivencia en comparación con las demás especies, las cuales son totalmente incapaces de establecerse bajo estas condiciones. Las tres especies anteriores, así como *I. murucoides*, (A las que me referiré en lo subsiguiente como grupo I) se desempeñan aún mejor en sitios con integridades intermedias, siendo las más indicadas para su restauración. Una vez que se supera el valor de 70 en el índice de integridad biológica, las especies anteriores disminuyen su capacidad de emerger y de mantener altos porcentajes de supervivencia. Bajo estas condiciones, las especies que presentaron rangos altos de esperanza de vida y que pueden reintroducirse son A.

*pungens*, *J. flaccida*, *Q. castanea* y *Q. deserticola*, las cuales conforman un conjunto de especies a las que haré referencia como grupo II.

Después de observar el comportamiento de las especies en las diferentes condiciones del gradiente de integridad biológica, nos podemos dar cuenta que la agrupación de especies discutida anteriormente puede proporcionarnos indicios de la dinámica ecológica del sistema. Esto me permite vislumbrar que al parecer existen dos umbrales de cambio en el sistema de acuerdo al grado de integridad (35 y 70), que nos pueden indicar la presencia de estados estables alternos (Hobbs y Norton 1996; Scheffer *et al.* 2001). Estos estados se caracterizan porque al eliminarse los disturbios del sistema no ocurren cambios favorables en el proceso de regeneración del sistema (Hobbs y Norton 1996; Dobson *et al.* 1997 y Young *et al.* 2005).

Aunque se elimine a los agentes responsables del disturbio mediante cercas electrificadas, los resultados demuestran que en los sitios con integridades por debajo de 35 las plantas leñosas son completamente incapaces de establecerse aún y cuando sus propágulos puedan llegar a la exclusión. La dinámica de los sistemas fuertemente perturbados presentan una tendencia a continuar degradándose y que al parecer se observa como un umbral de integridad a 35, esta dinámica del sistema tiene consecuencias sumamente graves, pues al parecer puede conducir a la pérdida total del suelo. Este tipo de cambio en los ecosistemas presenta una dinámica de degradación semejante a otros reportados en otras regiones semiáridas, la cual incluye la destrucción de la vegetación, pérdida del suelo y una subsecuente desertificación (Van de Koppel *et al.* 1997). La restauración de estos sitios para reestablecer estados con un valor más alto de integridad biológica, conservación, y productividad requeriría de una intervención drástica y muy costosa (Scheffer *et al.* 2001) que debería contemplar la restitución de la

cubierta edáfica. Dada la carencia de vegetación que pueda generar nuevo suelo *in situ*, éste debería ser transportado hasta los sitios desde otras zonas.

Por lo anterior es importante impedir que las integridades biológicas caigan por debajo de 35 a fin de preservar la elasticidad o resiliencia de los sitios. Bajo estas condiciones de integridad es importante tratar de recuperar las principales funciones ambientales del ecosistema original que permitan mantener la fertilidad, la conservación del suelo y el ciclo hidrológico (Vázquez-Yanes *et al.* 1995). Esto puede lograrse mediante la introducción de especies del grupo I y la eliminación de los herbívoros en especial de los lagomorfos.

Esta reintroducción de especies nativas podría activar los procesos sucesionales e incrementar la integridad biológica. Se ha encontrado que la cobertura arbórea es uno de los indicadores de integridad más profunda y rápidamente afectados por las actividades humanas en Concepción Buenavista (Martínez-Pérez 2004). Una vez activada la sucesión el sistema podría seguir una trayectoria que permitiera establecer un bosque de encinos, aunque es posible que un sistema con las especies del grupo I se desarrolle hasta llegar a un estado alterno estable con una vegetación de matorral espinoso. Se hicieron observaciones directas del campo que proporcionan evidencias que apuntan en ambos sentidos.

En el primer caso, las especies leñosas reintroducidas aminorarían el estrés ambiental de los sitios con integridades biológicas bajas y permitirían el establecimiento de especies del grupo II. Se sabe que varias especies de encinos y otros árboles con los que éstos se asocian requieren de este tipo de atenuación del estrés para establecerse exitosamente (Harrison y Werner 1984; Callaway 1992; Bonfil *et al.* 2000; Hernández-Vargas *et al.* 2000; Maestre *et al.* 2001; Pugnaire *et al.* 2001). En este caso, la sucesión natural llevaría al sistema a tener vegetación propia de bosque de encinos (maduros o



perturbados). Se observó que las especies propias de este tipo de vegetación sólo pueden establecerse en sitios con índices de integridad mayores 70. Como ya se mencionó, dicho índice es muy sensible a la cobertura de árboles, por lo que la reintroducción de especies del grupo I quizá permita alcanzar dicha integridad en un tiempo relativamente breve.

En términos de las observaciones que apuntan hacia el segundo caso, se pueden señalar los resultados para un conjunto de semillas y plántulas que coloqué debajo de la copa de *M. aculeaticarpa* adultas. Lo que se observó es que no aumentaron de manera importante la emergencia ni la supervivencia de las especies del grupo II. Este resultado es congruente con la existencia de un estado atractor o un estado estable que no permita el avance de la sucesión hasta bosque de encino una vez que se ha establecido un matorral espinoso. Esto nos indicaría que es necesario un esfuerzo mayor para restaurar al sistema a sus condiciones ambientales anteriores a las perturbaciones, el cual posiblemente contemplaría la reintroducción de plantas del grupo II con una edad avanzada (Bonfil *et al.* 2000) y probablemente incorporando algún tipo de sombra que las proteja de la desecación.

Los resultados de este estudio indican claramente que en los esfuerzos de restauración deben tomarse en cuenta las condiciones de deterioro del sistema, idealmente de forma cuantitativa. Esto puede revelar, como lo propusieron Hobbs y Norton (1996), diferentes estados en el ecosistema que pueden diferir por la dinámica que las caracteriza en términos de la sucesión ecológica o de su estabilidad como estados alternativos. Si bien el método usado en esta tesis no permite demostrar la existencia de dichos estados o procesos, sí puede brindar elementos que pueden indicarnos su presencia y permitirnos plantear hipótesis claras que podamos poner a prueba posteriormente. Esto es una ventaja importante sobre aquellos estudios en los

cuales sólo se abordan condiciones de “perturbado o no perturbado” o un conjunto muy pequeño de condiciones intermedias que no describen apropiadamente el gradiente.

Otra ventaja de considerar cuantitativamente la integridad es que nos permite reconocer intervalos de condiciones dentro de los cuales se deben llevar a cabo acciones específicas de restauración. Así, en esta tesis se encuentra que en sitios con índices de integridad de entre 35 y 70 es posible intentar la rehabilitación de los sitios a fin de restituir los procesos ecosistémicos a través de especies del grupo I, pero por arriba de 70 es posible intentar la reconstrucción del ecosistema, la cual tiene metas y hace uso de técnicas y especies diferentes (Hobbs y Norton 1996; Vázquez-Yanes *et al.* 1995; Cervantes *et al.* 2001).

En varios casos se ha utilizado la eliminación del elemento causante del disturbio como único medio para restaurar un ecosistema (Milchunas y Lauenroth 1995). Sin embargo esta tesis demuestra que la completa eliminación del ganado o de las actividades humanas puede ser insuficiente bajo un gran abanico de condiciones iniciales. En estos casos es imprescindible un esfuerzo de restauración más intenso, ya sea porque el sistema ha sufrido un cambio catastrófico o bien porque la recuperación natural es tan poco exitosa y esporádica que sería sumamente lenta.

### Literatura citada

- Aronson, J., Floret, C., LeFloch, E., Ovalle, C. y Pontanier, R. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semiarid lands. I. A view from the south. *Restoration Ecology* **1**:8-17.
- Bartholomew, B. 1970. Bare zone between California shrub and grassland communities: the role of animals. *Science* **170**: 1210-1212.
- Barrow, N. J. 1987. Reactions with variable –charge soil. Special issue. *Fertilizer Research* **14**: 49-53
- Baskin J. M. y Baskin C.C. 1998. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. San Diego.
- Baskin, J.M. y Baskin C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seeds Science Research* **14**:1–17.
- Baskin, J. M., Davis, B.H., Baskin, C.C., Gleason, S.M. y Cordell, S. 2004. Physical dormancy in seeds of *Dodonaea viscosa* (Sapindales, Sapindaceae) from Hawaii. *Seeds Science Research* **14**: 81-90
- Bonfil, C., Rodríguez de la Vega, H. y Peña, R. V. 2000. Evaluación del efecto de las plantas nodrizas en el establecimiento de una plantación de *Quercus* L. *Revista de Ciencia Forestal en México* **88**: 59-63
- Bochet, E., Rubio, J.L. y Poesen, J. 1999. Modified topsoil islands within patchy Mediterranean vegetation in SE Spain. *Catena* **38**: 23-44
- Bradshaw, A. D. 1987. The reclamation of derelict land and ecology of ecosystems. En Baldwin, A. D. *Restoration Ecology*. Cambridge University Press.
- Bradshaw, A. D. 1983. The reconstruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology* **20**: 1-17.
- Brown, S. y Lugo, A. E. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* **2**: 97-111.
- Callaway, R.M. 1992. Effects of shrubs on recruitment of *Quercus douglassi* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* **73**: 2118-2128.

- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* **61**: 306-349.
- Carabias, J. Arriaga, V., Cervántes Gutiérrez, V. 2007. Las políticas públicas de la restauración ambiental en México: Limitantes, avances, rezagos y retos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80**: S85-S100
- Cerdá, A. 1997. The effect of patchy distribution of *Stipa tenacissima* L. on runoff and erosion. *Journal of Arid Environments* **36**:37-51
- Cervantes V., López-González M., Salas-Nava N. y Hernández-Cárdenas G. 2001. Técnicas para propagar especies nativas de selva baja caducifolia y criterios para establecer áreas de reforestación. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Cervantes, V., Salas, N., López M. y Vázquez-Yanes, C. 1998. Propagación de leguminosas leñosas y herbáceas a partir de semillas. VII Congreso Latinoamérica XIV Congreso Mexicano de Botánica. Diversidad y conservación de los recursos vegetales en Latinoamérica, México, D.F.
- Collins, B. J., Wykes, B. J. y Nichols, O. 1985. Recolonization of restored bauxite minerals in south-western Australia. *Restoration Ecology* **6**: 245-251.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1309.
- Crawley, M. J. 1990. Rabbit grazing, plant competition and seedling recruitment in acid grassland. *Journal of Applied Ecology* **27**: 803-820.
- Crawley, M. J. 1993. GLIM for Ecologists. Blackwell Scientific, Oxford.
- Cruz-Cisneros R. y Rzedowski J. 1980. Vegetación de la cuenca del río Tepelmeme, Alta Mixteca, Estado de Oaxaca, (México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional* **22**:19-84.
- Dahlgren de Jordán, B. 1966. La Mixteca. Su cultura e historia prehispánica. Cultura Mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico, D.F.
- DesRochers, R. y Madhur, A. 2005. Quantifying the components of biocomplexity along ecological perturbation gradients. *Biodiversity and Conservation* **14**: 3437-3453.

- Dewalt, B. 1983. The cattle are eating the forest. *Bulleting of Atomic Scientists* **39**:8-23.
- Dobson, A. P., Bradshaw, A.D. y Baker, A. J. M. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* **277**:515-522.
- Franco, A. C. y Nobel, P. S. 1989. Effects of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**: 870-886.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 5ª edición. Instituto de Geografía-UNAM. México D.F.
- García, L. A. 1996. La caprinocultura en la Mixteca Oaxaqueña. Orígenes. *Ciencias* **44**: 28-31.
- Grant, E. R. y Crawley, M.J. 1999. Effects of disturbance and rabbit grazing on seedling recruitment of six mesic grassland species. *Seed Science Research* **9**: 145-156.
- Gibbens, R. P., Havstad, K.M., Billheimer, D.D. y Herbel, C.H. 1993. Creosotebush vegetation after 50 years of lagomorphs exclusion. *Oecologia* **94**:210-217.
- Harrison, J.S. y Werner, P. 1984. Colonization by oaks seedlings into a heterogeneous successional habitat. *Canadian Journal of Botany* **62**: 559-563
- Hernández-Vargas, G., Sánchez-Velásquez, L.R., Carmona-Valdovinos, T.F., Pineda-López, M.R. y Cuevas-Guzmán, R. 2000. Efecto de la ganadería extensiva sobre la regeneración de los bosques de la sierra de Manantlán. *Madera y Bosques* **6**:13-28.
- Hobbs, R. J. y Norton D.A. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* **4**: 93-110.
- Hobbs, R. J. y Saunders, D. A. 1991. Reintegrating fragmented landscapes- a preliminary framework for the Western Australian wheatbelt. *Journal of Environmental Management* **33**: 161-167.
- Hogsden, K. y Hutchinson, T. C. 2004. Butterfly assemblages along a human disturbance gradient in Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology* **82**: 739-748.
- Jiménez, J., Jurado, E., Aguirre, O. y Estrada, E. 2005. Effect of grazing on restoration of endemic dwarf pine (*Pinus culminicola* Andresen et Beaman) populations in northeastern Mexico. *Restoration Ecology* **1**: 103-107

- Karr, J.R. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* **6**:21-27.
- Karr, J.R. 1999. Defining and measuring river health. *Freshwater Biology* **41**:221-234.
- Kerkhoff, A. y Enquist, B. 2007. Approaches for understanding resilience and reorganization in ecosystems. *BioScience* **57**: 489-499.
- Khurana, E. y Singh, J.S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* **28**:39-52
- Kitahara, M., Sei, K. y Fujii, K. 2000. Patterns in the structure of grassland butterfly communities along a gradient of human disturbance: further analysis based on the generalist/specialist concept. *Population Ecology* **42**: 134-144.
- Kunstler, G. y Coomes, D.A. 2007. Resistance and resilience of New Zealand tree species to browsing. *Journal of Ecology* **95**: 1014-1026.
- Linding-Cisneros, R., Blanco-García, A., Sáenz-Romero, C., Alvarado-Sosa, P. y Alejandre-Melena, N. Restauración adaptable en la Meseta Purépecha, Michoacán, México: hacia un modelo de estados y transiciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80**: S25-S31.
- Luken, J.O. 1990. Directing ecological succession. Chapman and Hall, New York.
- Maestre, T.F., Bautista, S., Cortina, J. y Bellot, J. 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* **11**: 1641-1655.
- Maestre, T. F., Huesca, M.T., Zaady, E., Bautista, S. y Cortina, J. 2002. Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biology Biochemistry* **34**: 895-898.
- Martínez-Pérez, G. 2004. Efecto de la perturbación crónica sobre la integridad biológica de las comunidades vegetales de Concepción Buenavista. Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 74pp.

- Martínez-Pérez, G., Orozco-Segovia, A.D. y Martorell, C. 2006. Efectividad de algunos tratamientos pre-germinativos para ocho especies leñosas de la Mixteca Alta Oaxaqueña con características relevantes para la restauración. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79:9-20.
- McAuliffe, J. R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonora Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.
- Milberg, P. y Lamont, B.B. 1997. Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient –poor soil. *New Phytologist* 137: 665-672
- Milchunas, D.C y Lauenroth, W.K. 1995. Inertia in plant community structure: state changes after cessation of nutrient-enrichment stress. *Ecological Applications* 5: 452-458
- Olf, H. y Ritchie, E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 261-265.
- Pacala, S. W. y Crawley, M. J. 1992. Herbivores and plant diversity. *American Naturalist* 140:243-260.
- Puigdefábregas, J. y Sánchez, G. 1996. Geomorphological implications of vegetation patchiness on semiarid slopes. En Anderson. M.G. Brooks (Eds). *Advances in hillslope processes*. Londres, pp. 1027-1060.
- Pianka, E.R. 1970. On r and K-selection. *American Naturalist* 104: 592-597.
- Plieninger, T., Pulido, F. y Konold, W. 2003. Effects of land-use history on size structure of holm oak stands in Spanish dehesas: implications for conservation and restoration. *Environmental Conservation* 30: 61-70.
- Pugnaire, F.I., Haase, P. y Puigdefábregas, J. 1996 a. Facilitation between higher plant species in semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.
- Pugnaire, F. I., Haase, P., Puigdefábregas, J., Cueto, M., Clark, S. C. y Incoll, L. D. 1996 b. Facilitation and Succession under the canopy of a leguminous scrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.

- Reay, D. S. y Norton, D.A. 1999. Assessing the success of restoration plantings in a temperate New Zealand forest. *Restoration Ecology* **7**:298-308.
- Reznick, D., Bryant, M.J. y Bashey, F. 2002. *r* and *K* selection revisited: The role of population regulation in life-history evolution. *Ecology* **83**: 1509-1520.
- Rincón-Mautner, C. 1999. *Man and the environment in the Coixtlahuaca basin of northwestern Oaxaca, Mexico: two thousand years of historical ecology*. Tesis Doctoral. University of Texas, Austin University microfilms.
- SEMARNAP (Secretaria del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca). 2000. Disponible en: < [www.semarnat.gob.mx](http://www.semarnat.gob.mx)>
- SER (Society for Ecological Restoration). 2004. The SER primer on Ecological Restoration, version 2. Disponible en: <[http://www.ser.org/readling\\_resources.asp](http://www.ser.org/readling_resources.asp)>
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C. y Walker, G. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* **413**:591-596.
- Schlesinger, W. H., Raikes, J. A., Hartley, A. E. y Cross, A. F. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* **77**: 364-374.
- Schlesinger, W. H., Reynolds, J. F., Cunningham, G. L., Huenneke, L. F., Jarrell, W. M., Virginia, R. A. y Whitfor, W. G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* **247**: 1043-1048.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* **82**: 399-409.
- Silvertown, J., Watt, T. A., Smith, B. y Treweek, J. R. 1992. Complex effects of grazing treatment on an annual in a species-poor grassland community. *Journal of Vegetation science* **3**: 35-40.
- Sousa, P. W. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematic* **15**: 253-291
- Swanborough, P. y Westoby, M.B. 1996. Seedling relative growth rate and its components in relation to seed size: phylogenetically independent contrasts. *Functional Ecology* **10**: 176-184.



- 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 Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* **79**: 961-971.
- Valone, T.J., Meyer, M., Brown, J.H. y Chew, R.M. 2002. Timescale of perennial grass recovery in desertified arid grasslands following livestock removal. *Conservation Biology* **16**:995-1002.
- Van de Koppel, J., Rietkerk, M. y Weissing F.J. 1997. Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:352-356.
- Vázquez-Yanes C., Batis-Muñoz A. I., Alcocer-M, I., Gual-Díaz, M., y Sánchez-Dirzo, C. 1995. Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. CONABIO. México, D.F.
- Virginia, R.A. y Jarrel, W.M. 1983. Soil properties in a mesquite-dominated Sonora desert ecosystem. *Soil Science Society of America Journal* **47**:138-144.
- Webb, C.T. 2007. What is the role of ecology in understanding ecosystems resilience? *BioScience* **57**: 470-471
- Westoby, M. B., Walker, B. y Noy-Meir, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* **42**: 266-274.
- Wunderle, J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* **99**: 223-235.
- Yates, C.J. y Hobbs, R. J. 1997. Woodland restoration in the western Australian wheat-belt: a conceptual framework using a estate and transition model. *Restoration Ecology* **5**:28-35
- Yates, C. J., Norton, D.A. y Hobbs, R. J. 2000. Grazing effects on plant cover, soil and microclimate in fragmented woodlands in south-western Australia: implications for restoration. *Austral Ecology* **25**: 36-47.
- Yarranton , G. A. y Morrison, R. G. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: Nucleation. *Journal of Ecology* **62**: 780-790.

- Yeaton, R. I. y Romero-Manzanares, A. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan Desert, Mexico. *Journal of Ecology* **65**: 586-595.
- Young, T. P., Petersen, D. A. y Clary, J. J. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology letters* **8**: 662-673.

# APENDICE 1

Información sobre la elaboración del Índice de integridad  
biológica aplicado en el 2004 en la región de Concepción  
Buenavista Oaxaca, México.

## Índice de integridad biológica

Para generar el IBI se incluyeron indicadores biológicos que habían sido reportados en trabajos anteriores como susceptibles al disturbio, además de algunos derivados de observaciones directas en los sitios de estudio (pastos amacollados, *Arctostaphylos pungens*). Cada uno de estos indicadores fue analizado en el programa estadístico GLIM 4.0 (Crawley, 1996) para corroborar que fueran afectados por el disturbio antropogénico. El análisis se llevó a cabo mediante modelos lineales generalizados considerando que los datos de conteos y proporciones no tienen una distribución normal en el error, sino que éste es de tipo Poisson y binomial respectivamente. Se hizo mayor énfasis en la búsqueda de patrones cuadráticos ya que permiten seguir el deterioro de la zona después de que los patrones lineales desaparecen del sistema a intensidades altas de perturbación. Estos últimos son los que se utilizan frecuentemente para medir la integridad y salud de los sistemas biológicos.

Los resultados obtenidos del ajuste a los modelos lineales generalizados permitieron identificar los indicadores biológicos que son afectados por la intensidad de disturbio antropogénico en la comunidad vegetal, y que consecuentemente son adecuados para obtención del IBI de cada sitio de estudio. Los indicadores que no fueron significativos no se contemplaron en los análisis posteriores.

Resultado del análisis a través de GLIM 4.03 para obtener a los indicadores que formaron parte del IBI.

<b>Patrones biológicos</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>Tipo de relación</b>	<b>P</b>
Riqueza de árboles	68%	Lineal	<0.0001
Riqueza de arbustos	64%	Lineal	0.0195
Cobertura de árboles	82%	Lineal	<0.0001
Riqueza de helechos	39%	Lineal	0.0002
Riqueza de pastos amacollados	39%	Lineal	0.0380
Diversidad de leñosas (Simpson)	54%	Lineal	0.0170
Cobertura de hierbas	35%	Cuadrática	0.0321
Riqueza de leguminosas	28%	Cuadrática	0.0301
Riqueza de suculentas	26%	Cuadrática	0.0154
Riqueza de hierbas	38%	Cuadrática	0.0175
Equitatividad de hierbas (Shannon)	77%	Cuadrática	0.0004

Una vez establecidos los patrones sensibles a las intensidades de disturbio antropogénico, se obtuvieron con base en el análisis de componentes principales (ACP) los valores de las proyecciones sobre los ejes, generando así, un índice que incluía a los indicadores lineales y cuadráticos. El análisis de componentes principales (ACP) aplicado a todos los indicadores simultáneamente colocó en el mismo extremo del primer eje a los sitios mejor y peor conservados. Esto no es deseable, puesto que sitios muy contrastantes recibirían el mismo valor de integridad en el IBI. Dado que este resultado puede ser consecuencia de la incorporación en un comportamiento cuadrático y lineal en el mismo análisis, se optó por realizar dos ACP, cada uno de ellos con un solo tipo de indicador ( $IBI'_1$  e  $IBI'_2$ ).

#### *El $IBI'_1$*

La suma de ambos IBIs resulta en un índice de integridad biológica modificado ( $IBI'$ ), el cual integra los indicadores que presentan un comportamiento cuadrático y lineal que se localizaron a lo largo del gradiente de intensidad de las actividades humanas en estos sistemas biológicos.

*¿Cuándo sumar el IBI'₂?*

Los patrones lineales presentaron deficiencias, por lo que el IBI'₁ no detectó cambios significativos por arriba de los 64 puntos de disturbio; por lo tanto, fue necesario sumar los indicadores cuadráticos, con el fin de poder registrar los cambios del sistema por arriba del valor crítico. La regla de decisión para corregir los valores del IBI'₁ son

**Si IBI'₁ tiene valores positivos entonces no sumar.**

**Si IBI'₁ tiene valores negativos entonces corregir con IBI'₂**

*El IBIt.*

Para una mejor comprensión de los resultados del IBI', fue necesario estandarizar sus valores entre de 0-100, resultando el IBIt. Los resultados del índice por localidad muestran el efecto del disturbio antropogénico sobre la condición de la vegetación, sujeta a diversas intensidades y frecuencias de disturbio.

*Formulas generales para la obtención de integridad.* Los resultados se obtienen directamente estandarizados (0-100). Donde S= número de especies en ambos casos. D=Índice de diversidad de Simpson de leñosas. J hierbas= Equitatividad de hierbas de Shannon.

IBI'₁

$1.898 * S \text{ árboles} + 0.366 * S \text{ arbustos} + 3.357 * S \text{ helechos} + 2.582 * S \text{ amacolladas} + 1.622 D \text{ leñosas} + 13.64 \text{ Cobertura de árboles} + 33.187$
---

IBI 2

$2.0466 * S \text{ leguminosas} + 2.1057 * S \text{ suculentas} - 46.6411 J \text{ hierbas} + 0.4429 S \text{ hierbas} + 16.8861 \text{ Cobertura de hierbas} - 9.788$
--

## APENDICE 2

Efectividad de algunos tratamientos pre-germinativos para ocho especies leñosas de la Mixteca Alta Oaxaqueña con características relevantes para la restauración

*Effectiveness of pre-germination treatments for eight woody species that are relevant for the restoration of the Mixteca Alta, Oaxaca*

*Gilberto Martínez-Pérez<sup>1</sup>, Alma Orozco-Segovia<sup>2</sup> y Carlos Martorell<sup>1\*</sup>*

# EFFECTIVIDAD DE ALGUNOS TRATAMIENTOS PRE-GERMINATIVOS PARA OCHO ESPECIES LEÑOSAS DE LA MIXTECA ALTA OAXAQUEÑA CON CARACTERÍSTICAS RELEVANTES PARA LA RESTAURACIÓN

GILBERTO MARTÍNEZ-PÉREZ<sup>1</sup>, ALMA OROZCO-SEGOVIA<sup>2</sup> Y CARLOS MARTORELL<sup>1, 3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, México 04510, D.F., México.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

<sup>3</sup>Autor para la correspondencia. Tel (55) 5622-4835, Fax (55) 5622-4828; correo-e: martorel@ecologia.unam.mx

**Resumen:** Para restaurar zonas fuertemente degradadas como la Mixteca Alta (Oaxaca, México) es importante usar especies nativas que faciliten la sucesión natural. Para ello necesitamos saber si sus semillas presentan latencia y cómo romperla. En ocho especies apropiadas para la restauración, evaluamos la efectividad de diferentes tratamientos pre-germinativos seleccionados con base en la literatura. Los resultados se analizaron con un nuevo método que resuelve algunos problemas estadísticos frecuentes en el análisis de estos experimentos. *Acacia schaffneri*, *Ipomoea murucoides*, *Mimosa aculeaticarpa* y *Dodonaea viscosa* presentan latencia física, ya que basta quebrantar la testa mediante abrasión o calentamiento para lograr una germinación rápida. A pesar de pertenecer a familias que sólo presentan latencia fisiológica, las semillas de *Arctostaphylos pungens* y *Juniperus flaccida* germinan sumergiéndolas en ácido, lo que quizá facilitó al embrión inmaduro la ruptura de la testa. Encontramos latencia fisiológica somera en *Quercus deserticola* y aparente ausencia de latencia en *Quercus castanea*.

**Palabras clave:** análisis estadístico, especies nativas, germinación, latencia, reforestación.

**Abstract:** When restoring highly degraded areas such as the Mixteca Alta (Oaxaca State, Mexico), it is important to use native species that promote natural succession. To do so, we need to know whether their seeds have dormancy and how to break it. We compared different pre-germination treatments of eight species relevant for restoration. The results were analyzed with a new method that solves some of the statistical problems that arise when examining these experiments. In *Acacia schaffneri*, *Ipomoea murucoides*, *Mimosa aculeaticarpa* and *Dodonaea viscosa* wearing off the seed coat by means of abrasion or heating promotes rapid germination, proving the presence of physical dormancy. Despite belonging to families that show physiological dormancy only, the seeds of *Arctostaphylos pungens* and *Juniperus flaccida* germinate after immersion in acid. This procedure may have weakened the seed coat, allowing the immature embryo to break it. We found weak physiological dormancy in *Quercus deserticola*, and no apparent dormancy in *Quercus castanea*.

**Key words:** dormancy, germination, native species, reforestation, statistical analysis.

En la disciplina de la recuperación de áreas degradadas existe la inquietud de restablecer especies nativas propias de la vegetación primaria o secundaria. Esto se debe a que dichas especies están adaptadas a las condiciones de la zona y nos permiten aprovechar procesos sucesionales naturales que conducen al restablecimiento de la vegetación original (Vázquez-Yanes *et al.*, 1995; Cervantes *et al.*, 2001). Esto es particularmente importante en zonas que han sufrido una intensa degradación ambiental que puede impedir el establecimiento inmediato de las especies propias de la vegetación madura.

A menudo, en los proyectos de restauración se introducen al campo individuos obtenidos a partir de semillas, las cuales frecuentemente pueden requerir de un tratamiento previo para germinar exitosamente (Baskin y Baskin, 1998). Sin embargo, en muchos casos se desconoce cuáles son los tratamientos apropiados para propagar las especies con valor para la restauración (González y Camacho, 1994), e incluso se carece de datos mínimos en torno a la ecología de dichas especies. Esto impide su utilización y manejo apropiado (Vázquez-Yanes y Cervantes, 1993; Cervantes, 1996; Vázquez-Yanes y Batis-Muñoz, 1996).



En México, una de las regiones más degradadas del país es la Mixteca Alta oaxaqueña, la cual ha estado sometida históricamente a una alta intensidad de disturbio, lo que ha ocasionado la pérdida de gran parte de la cobertura vegetal y del suelo que la sustentaba. Es posible reconocer varios estadios sucesionales en la vegetación remanente, así como extensas zonas de pastizal de origen antropogénico (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980; Martínez-Pérez, 2004). La falta de la información necesaria para germinar las semillas de varias especies nativas ha impedido su uso con fines de reforestación, reintroducción o restauración, a pesar de que existe el interés entre los pobladores e instituciones que tratan de incidir en la región. En la presente contribución se dan a conocer los avances logrados en estos aspectos, utilizando ocho especies de plantas leñosas que forman parte de las comunidades vegetales primarias y secundarias en la región.

Un primer paso para determinar las condiciones necesarias para que las semillas germinen es identificar si éstas presentan latencia, la cual se manifiesta cuando no ocurre la germinación de semillas viables a pesar de que éstas se encuentran en condiciones óptimas para ello. La latencia puede clasificarse según el mecanismo que impide la germinación (Baskin y Baskin, 1998, 2004). La latencia física es causada por una capa impermeable al agua en la testa de las semillas (Rolston, 1987; Baskin *et al.*, 2000, 2004) y es conocida en 9 órdenes y 15 familias de angiospermas del mundo. Este tipo de latencia no ha sido documentado en las gimnospermas (Baskin *et al.*, 2004). Por el contrario, la latencia fisiológica está presente en un mayor número de familias y es causada por un mecanismo que inhibe el metabolismo del embrión, impidiendo que éste se desarrolle y ocurra la germinación (Baskin y Baskin, 1998).

Debido a los severos procesos de deterioro de los suelos de la Mixteca Alta seleccionamos especies que fueran capaces de retener o mejorar el suelo, además de que incluyeran algunas de las características deseables en las especies utilizadas en la restauración de áreas perturbadas (Vázquez-Yanes, 1995). Con este propósito incorporamos al estudio especies que pueden formar nuevo suelo, es decir, incrementar su volumen. Éste puede ser el caso de especies que presentan una buena producción de hojarasca como *Arctostaphylos pungens* y *Dodonaea viscosa* (obs. pers.). Otras especies pueden enriquecer el suelo, aportándole diferentes nutrientes, como sucedería en especies que presentan nódulos fijadores de nitrógeno. Entre éstas probablemente se encuentren las leguminosas *Acacia schaffneri* y *Mimosa aculeaticarpa* (Virginia y Jarrel, 1983; Pugnaire *et al.*, 1996; Cervantes *et al.*, 1998). Estas especies se encuentran de manera natural en sitios perturbados, por lo que, al igual que otras especies de la vegetación secundaria, probablemente sean capaces de resistir condiciones limitantes tales como baja fertilidad, estrés hídrico, suelos compactados, pH extremo o salinidad elevada, entre otros fac-

tores (Vázquez-Yanes, 1995). Otras especies arbóreas típicas de vegetación secundaria son *Ipomoea murucoides* y *Juniperus flaccida*. Esta última especie, junto con *Arctostaphylos pungens*, produce propágulos comestibles, por lo que puede atraer a la fauna dispersora de semillas, favoreciendo el restablecimiento de elementos de la flora y fauna nativas. Finalmente, elegimos a *Quercus castanea* y *Quercus deserticola* debido a que tienen un elevado valor para la conservación, siendo especies típicas de la vegetación madura (cuadro 1). Es posible que varias de las especies seleccionadas puedan facilitar la introducción de otras, es decir, que sean capaces de mejorar las condiciones microambientales (formación o enriquecimiento del suelo, reducción de la radiación solar, etc.) permitiendo el establecimiento de otras plantas.

Para determinar cuál es un mecanismo apropiado para romper la latencia en cada especie se realizó una revisión de los métodos publicados en la literatura para cada una. En el caso de que no hubiera antecedentes, se buscó información de otros organismos del mismo género. De las ocho especies seleccionadas, se ha reportado que cuatro tienen latencia en sus semillas y que una (*Quercus deserticola*) no la presenta (Zavala-Chávez, 2004; cuadro 1). Para congeneres de las tres especies restantes también se ha reportado latencia (Djavanshir y Fechner, 1975; Pardos y Lázaro, 1983; Rey-Cruz, 1985; Murguía-Sánchez, 1986; Young *et al.*, 1988; Young y Young, 1992; González y Camacho, 1994; Cervantes *et al.*, 1998; Cervantes *et al.*, 2001). En algunas especies se reportan varios tratamientos alternativos. En estos casos sólo se evaluaron aquellos que fueran más sencillos de aplicar, ya que es posible que campesinos o manejadores puedan estar interesados en emplearlos, pero no siempre cuentan con equipo sofisticado. También se dio preferencia a aquellos tratamientos que han probado su efectividad en México sobre aquellos que se basan en germoplasma de lugares más distantes. Por ejemplo, se puede lograr que *Dodonaea viscosa* germine mediante escarificación mecánica e inmersión en agua caliente (Camacho y Bustillo, 1988; González y Camacho, 1994; Burrows, 1995; Baskin *et al.*, 2004; Phartyal *et al.*, 2005). La eficiencia de estos dos métodos varía según la región geográfica; sin embargo, en México la inmersión en agua ha probado ser más eficiente, además de ser un método más sencillo que la escarificación manual de las semillas. Por ello, se prefirió examinar la efectividad de la escarificación por temperatura en vez de la mecánica.

## Materiales y métodos

**Zona de estudio.** Este trabajo se realizó en el Municipio de Concepción Buenavista, Oaxaca, México, cuyas características geológicas hacen que el suelo sea muy deleznable. En la mayor parte de la zona el suelo es somero y pedregoso, con profundidad menor que 30 cm. No se observan hori-

**Cuadro 1.** Características relevantes de las especies estudiadas. Se destacan para cada una algunos atributos deseables para la restauración tales como el mejoramiento de suelos o de condiciones microclimáticas (facilitación). Se señalan los métodos reportados para romper la latencia de estas especies y el hábitat en que se encuentran. 1: restitución de biota originaria; 2: restitución de procesos ecosistémicos (fijación de nitrógeno o formación de suelo); R: retención del suelo; P: formación de suelo; E: enriquecimiento del suelo; F: facilitación; O: vegetación primaria.

Especie	Objetivo	Características					Ruptura de latencia	Referencias	Hábitat
		R	P	E	F	O			
<i>Acacia schaffneri</i>	2	✓		✓	✓		Escarificación mecánica y ácida	Everitt (1983), Vora (1989), Young y Young (1992), Martorell (1995), Cervantes <i>et al.</i> (2001)	Muy perturbado, suelos exiguos
<i>Mimosa aculeaticarpa</i>	2	✓		✓	✓		Escarificación mecánica	Cervantes <i>et al.</i> (1998), González y Camacho, (1994), Cervantes <i>et al.</i> (2001)	Muy perturbado, suelos exiguos
<i>Ipomoea murucoides</i>	2	✓					Escarificación mecánica	Rey-Cruz (1985), Murguía-Sánchez (1986), SEMARNAT (2000)	Zonas perturbadas
<i>Juniperus flaccida</i>	1	✓			✓	✓	Escarificación ácida	Young y Young (1992), Young <i>et al.</i> (1988), Pardos y Lázaro (1983), Djavanshir y Fechner (1975)	Bosques abiertos
<i>Quercus deserticola</i>	1	✓	✓		✓	✓	Ninguno	Zavala-Chávez (2004)	Bosques abiertos
<i>Quercus castanea</i>	1	✓	✓		✓	✓	Escarificación mecánica	Gosling (1989), Zavala-Chávez (2004)	Bosques de encino
<i>Dodonaea viscosa</i>	2	✓	✓				Escarificación mecánica y fuego	Qadir y Lodhi (1971), Hodgkinson (1991), Hodgkinson y Oxley (1990), González y Camacho (1994), Burrows (1995), Rosa y Ferreira (2001)	Muy perturbado, suelos exiguos o nulos
<i>Arctostaphylos pungens</i>	2	✓	✓				Estratificación, escarificación ácida, fuego	Carlson y Sharp (1975), Young y Young (1992)	Bosques de encino perturbados

zontes edáficos. Los eventos de lluvia son torrenciales y ocurren en lapsos de tiempo muy breves, lo que contribuye grandemente a la pérdida y lavado del suelo. El tipo de clima que prevalece es semiárido (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980). La vegetación natural muestra una intensa perturbación y se observan varios estadios sucesionales. Son frecuentes los sitios donde se pasa paulatinamente de una comunidad a otra y de terrenos con vegetación a lugares con roca madre al descubierto. El paisaje que se observa en la actualidad es resultado del intenso disturbio antropogénico crónico al que fue y sigue estando sometida la vegetación de la región, debido a lo cual podemos encontrar sitios con diferentes grados de conservación (Martínez-Pérez, 2004).

El material biológico se recolectó en los meses de agosto de 2003 a enero de 2004. Para cada especie se colectaron alrededor de 1,000 semillas de al menos 15 individuos, procurando tomarlas directamente del árbol para evitar la contaminación por agentes patógenos vinculados al suelo

(Zavala-Chávez y García, 1996). Posteriormente las semillas fueron secadas a temperatura ambiente, sin exponerlas directamente a los rayos solares, y se almacenaron a temperatura ambiente en bolsas de papel de estraza. Las semillas de las ocho especies seleccionadas fueron separadas por medio de flotación para descartar a las semillas vanas o no viables (Zavala-Chávez y García, 1996).

*Descripción de las especies.* *Dodonaea viscosa* Jacq. (Sapindaceae): jarilla. Es un árbol pequeño o un arbusto de 1 a 5 m de altura, perennifolio, muy variable en su morfología, fenología y ecología (Baskin *et al.*, 2004). En México crece en comunidades secundarias, sobre todo en encinares perturbados por fuego y erosionados (Niembro-Rocas, 1986; Camacho y Bustillo, 1988; Marroquín, 2001). Se reporta que sus semillas presentan latencia física, la cual puede romperse mediante remojo en agua por 24 h a temperatura ambiente (Qadir y Lodhi, 1971), fuego (Hodgkinson, 1991), o por remojo en agua caliente por 5 s

ó 4 min (Hodgkinson y Oxley, 1990; González y Camacho, 1994), escarificación mecánica de la testa (Burrows, 1995) e inmersión en ácido sulfúrico (Rosa y Ferreira, 2001). Sólo Hussain *et al.* (1991) reportan que esta especie no requiere ningún tratamiento para germinar.

*Ipomoea murucoides* Roem. et Schult. (Convolvulaceae): cazahuate. Es un árbol de selvas bajas y pastizales antropogénicos que crece con facilidad en suelos muy perturbados (SEMARNAT, 2000). Sus semillas presentan latencia física que puede romperse mediante escarificación mecánica de la testa (Rey-Cruz, 1985; Murguía-Sánchez, 1986; SEMARNAT, 2000).

*Acacia schaffneri* (S.Watson) F.J.Herm. (Mimosaceae): huizache. Árboles o arbustos de hasta 4 m de alto, que habitan en los bosques de *Quercus*, matorral xerófilo y pastizal. Abundante en lugares perturbados o erosionados (Rico-Arce y Rodríguez, 1998). Las especies de *Acacia* tienen una testa dura e impermeable, por lo que presentan latencia física. Ésta puede romperse por inmersión en agua caliente, calor seco, o calor con microondas (Young y Young, 1992; Martorell, 1995; Cervantes *et al.*, 2001). Más frecuentes son los reportes de que requiere escarificación ácida para romper su latencia (Everitt, 1983; Vora, 1989), o escarificación mecánica (Flores y Jurado, 1998; Jurado *et al.*, 2000). Cada uno de los tratamientos produce altos porcentajes de germinación, aunque González-Castañeda *et al.* (2004) reporta un porcentaje más alto con escarificación ácida.

*Mimosa aculeaticarpa* Ortega (Fabaceae): garabato. Arbusto de 0.5 a 2 m de altura, asociado a vegetación secundaria de bosques de encino (SEMARNAT, 2000). Para *Mimosa aculeaticarpa* no existen reportes o trabajos previos sobre su germinación, pero para otras especies del mismo género se reporta la presencia de latencia física que se rompe mediante escarificación mecánica (Cervantes *et al.*, 1998; González y Camacho, 1994; Cervantes *et al.*, 2001; Orozco-Almanza *et al.*, 2003; Camargo-Ricalde *et al.*, 2004) o escarificación ácida (González-Castañeda *et al.*, 2004; Jurado *et al.*, 2000).

*Arctostaphylos pungens* Kunth (Ericaceae): manzanita. Son arbustos y ocasionalmente árboles de 1 a 3.5 m de altura, perennifolios (Young y Young, 1992). Forman parte importante del chaparral y de los bosques de *Quercus*. Para el género existen reportes de la presencia de una testa muy dura y probablemente latencia fisiológica (Young y Young, 1992). Los tratamientos empleados para romperla consisten en debilitar la barrera mecánica que representa la cubierta seminal con inmersión en ácido sulfúrico, o bien tratamientos que rompen la latencia fisiológica, como estratificación con calor, frío y 24 h de inmersión en agua

(Keeley, 1987; Odion y Tyler, 2002). Los tiempos de exposición en ácido van de 2 a 6 h (Carlson y Sharp, 1975; Young y Young, 1992).

*Juniperus flaccida* Schltld. (Cupressaceae): enebro. Son árboles de hasta de 12 m de altura (Medina-Lemus y Dávila-Aranda, 1997). Se localizan en asociaciones vegetales de encino con suelos generalmente pobres, rocosos y arenosos. Las semillas del género *Juniperus* presentan latencia fisiológica (Young y Young, 1992) y en estudios previos se reporta que se ha roto con enfriamiento por 14 semanas (Young *et al.*, 1988) o por enfriamiento en una solución de giberelinas a 5°C, con oxígeno a saturación (Young y Young, 1992), o estratificación con calor seco (Pardos y Lázaro, 1983). La inmersión en ácido sulfúrico por 35 a 120 min seguida de la remoción de los restos carbonizados, también permite la emergencia del embrión inmaduro (Djavanshir y Fechner, 1976).

*Quercus deserticola* Trel. (Fagaceae): chaparro. Es un arbolillo de 6-8 m, endémico de México, que crece en asociaciones vegetales de pastizal o bosque abierto de encinos (Vázquez-Villagrán, 2000). Por ser una especie que pertenece al subgénero *Lepidobalanus* no presenta latencia, o en caso de que ésta se presente, generalmente es muy corta y sólo se recomienda remojo por 24 h para homogeneizar el proceso de germinación. Las bellotas de las especies del subgénero suelen mantener su viabilidad con contenidos de humedad de 40 a 45% (Zavala-Chávez, 2004).

*Quercus castanea* Née (Fagaceae): encino de tinte. Árbol de 5 a 20 m de alto (Vázquez-Villagrán, 2000), que se encuentra en asociaciones de encino y encino-enebro, en suelos profundos y bien drenados (SEMARNAT, 2000). Esta especie forma parte del subgénero *Erythrobalanus* y presenta latencia fisiológica que comúnmente se rompe a través de enfriamiento o escarificación mecánica (Young y Young, 1992). Aunque pueden permanecer viables con sólo un 25% de humedad, se ha demostrado que las bellotas cuyo contenido de humedad es alto germinan más fácilmente que las de humedad menor, por lo que es recomendable iniciar la germinación poco después de la colecta de las semillas (Gosling, 1989; Zavala-Chávez, 2004).

*Ruptura de latencia.* Durante marzo de 2004, se evaluó en el laboratorio la presencia de latencia en las semillas de las especies seleccionadas y las formas de romperla, así como el porcentaje de germinación para cada una de ellas. Las semillas de las siete especies para las que había evidencia bibliográfica de latencia fueron sometidas a diversos tratamientos. Éstos fueron seleccionados de acuerdo con la efectividad reportada en trabajos previos.

A todas las semillas de las especies bajo estudio se les

aplicó remojo en agua por 24 h, y desinfección durante 5 min en hipoclorito de sodio, antes de sembrarlas en agar al 1%. Ésta es la única manipulación que se le hizo a las semillas del tratamiento control. De cada especie se colocaron cinco repeticiones por tratamiento con 15 semillas cada una, y en el caso de *Q. deserticola* se colocaron 10 semillas por tratamiento debido a que no cabían más en una caja Petri.

Las semillas de las ocho especies fueron colocadas en cámaras de ambiente controlado (LAB LINE Instruments, Inc.; Melrose Park, Illinois, E.U.A.) a una temperatura constante de 18°C, que es la temperatura promedio en la zona de estudio, con un fotoperiodo de 12/12. Las cámaras estuvieron provistas de luz fluorescente de día (Silvana, F20T12/CW de 20 W) y lámparas incandescentes tubulares (General Electric B9 de 25 W) para simular la calidad espectral de la luz solar; el flujo fotónico en las cámaras fue de 33.21  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . La emergencia de la radícula se empleó como indicador de la germinación. Las semillas se revisaron cada tres días, excepto en *Acacia schaffneri* y *Dodonaea viscosa*, las cuales se revisaron diariamente. El seguimiento continuó hasta que la mayoría de las semillas había germinado, o bien hasta que se cumplieron 90 días de iniciado el experimento.

A las semillas de *Acacia schaffneri*, *Ipomoea murucoides*, *Quercus castanea* y *Mimosa aculeaticarpa*, para las cuales se reporta latencia física, con una lija del número 2 se aplicó abrasión mecánica hasta que la testa estaba claramente perforada (el embrión o el endospermo eran visibles). En el caso de *D. viscosa* las semillas fueron sumergidas en agua caliente a 70°C por 4 min (González y Camacho, 1994). A las semillas de *Arctostaphylos pungens* y *Juniperus flaccida* se les aplicó el tratamiento de inmersión en ácido sulfúrico con una concentración de 98% por periodos de 0, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10 y 12 h, seguidos de un lavado durante 50 min bajo agua corriente para eliminar los residuos carbonizados. A *Quercus deserticola*, la única especie para la que no hay reportes de latencia, no se le aplicó ningún tratamiento además del remojo y desinfección.

**Análisis estadístico.** Existe una gran diversidad de métodos estadísticos para analizar la germinación que varían dependiendo del interés particular de cada investigador y la información que proporcionan. Se han propuesto varios índices para medir el proceso de germinación como el coeficiente de germinación, el índice de Abbot, el índice de germinación, la velocidad y tasa de emergencia, o la transformación Probit, entre otras (Camacho y Morales, 1992; González-Zertuche y Orozco-Segovia, 1996; Baskin y Baskin, 1998). Algunos de ellos implican una violación a los supuestos de las pruebas estadísticas empleadas, ya que no hay independencia en los datos. Para facilitar la obtención de diferentes indicadores de la germinación tales

como el porcentaje total o la tasa de germinación, que anteriormente se obtenían a partir de varios análisis, nosotros proponemos el uso de un análisis de regresión logística basado en datos independientes que permite: (1) describir el curso de la germinación mediante el ajuste de una curva, (2) usar la secuencia completa de datos, (3) simplificar el análisis, y (4) obtener varios parámetros que describen la germinación a través un análisis único. La regresión se efectuó en el programa estadístico GLIM 4.0. Para las especies en las cuales se ensayaron más de dos tratamientos, éstos se compararon agregando todos los datos de diferentes niveles en un tratamiento único y evaluando si esto acarrearía un incremento significativo en la devianza residual (Crawley, 1993).

La regresión logística reconoce que los datos no son normales, sino que el número de semillas que germina es una fracción del total y por lo tanto sigue una distribución binomial. En ocasiones anteriores se ha empleado el número de semillas sembradas al inicio del experimento como el total para calcular la probabilidad de germinación a lo largo del tiempo. Esta práctica genera una falta de independencia en los datos, ya que el número de semillas que germinan en un momento dado debe ser menor o igual al número de semillas que no lo ha hecho con anterioridad. Este problema se resuelve calculando la probabilidad de germinación en el tiempo  $t$  no con respecto al número inicial de semillas sino respecto a aquellas que no han germinado en el tiempo  $t - 1$ , de modo que el resultado de la división puede tomar cualquier valor entre cero y uno. Esto es, mediante la regresión se ajusta la probabilidad de que una semilla germine en el tiempo  $t$  dado que no ha germinado con anterioridad, lo cual es una probabilidad condicional. Empleando el teorema de Bayes, esta probabilidad puede transformarse posteriormente en la probabilidad de que una semilla cualquiera germine en el tiempo  $t$ , que es el dato que normalmente se emplea en los estudios de germinación (para los detalles véase el apéndice 1).

## Resultados

El método estadístico propuesto en este estudio permitió detectar diferencias entre los tratamientos a los que se expusieron las especies (cuadro 2). Los valores de  $R^2$  de las regresiones fueron superiores a 0.70 en todos los casos, excepto para *Q. deserticola* y *M. aculeaticarpa*, en las que  $R^2$  fue menor, pero significativa, por lo que el modelo ajustado describe cercanamente los datos observados (figura 1). La inmersión en agua caliente promovió la germinación de *D. viscosa* (figura 1c). El resultado del tratamiento de abrasión en las especies con reportes de latencia física produjo una germinación superior a 80%, la cual se inició durante la primera semana (figura 1a, d y f). La excepción fue *Q. castanea*, cuyas semillas presentaron una germinación total de 49%, mientras que el control alcanzó un

**Cuadro 2.** Análisis de la devianza de las regresiones logísticas para la germinación de las ocho especies estudiadas.  $t$  = tiempo transcurrido desde el inicio del experimento,  $v$  = tratamiento. Sólo se muestran los términos significativos.

<i>Acacia schaffneri</i> $R^2 = 0.7115$				<i>Mimosa aculeaticarpa</i> $R^2 = 0.5975$			
Fuente	$\chi^2$	G.L.	$P$	Fuente	$\chi^2$	G.L.	$P$
$t$	67.39	1	<0.0001	$t$	85.83	1	<0.0001
$t^2$	72.98	1	<0.0001	$t^2$	78.86	1	<0.0001
$v$	154.40	1	<0.0001	$v$	22.39	1	<0.0001
$v \times t$	14.16	1	0.0002	$v \times t$	5.07	1	0.0244

<i>Ipomoea murucoides</i> $R^2 = 0.8085$				<i>Quercus castanea</i> $R^2 = 0.7033$			
Fuente	$\chi^2$	G.L.	$P$	Fuente	$\chi^2$	G.L.	$P$
$t$	36.58	1	<0.0001	$t$	75.74	1	<0.0001
$t^2$	25.33	1	<0.0001	$t^2$	66.88	1	<0.0001
$v$	179.00	1	<0.0001	$v$	8.54	1	0.0035

<i>Quercus deserticola</i> $R^2 = 0.622$				<i>Juniperus flaccida</i> $R^2 = 0.7033$			
Fuente	$\chi^2$	G.L.	$P$	Fuente	$\chi^2$	G.L.	$P$
$t$	43.10	1	<0.0001	$t$	71.06	1	<0.0001
$t^2$	46.50	1	<0.0001	$t^2$	75.56	1	<0.0001
$v$	54.70	8	<0.0001	$v \times t$	17.13	8	0.0288

<i>Arctostaphylos pungens</i> $R^2 = 0.7115$				<i>Dodonaea viscosa</i> $R^2 = 0.821$			
Fuente	$\chi^2$	G.L.	$P$	Fuente	$\chi^2$	G.L.	$P$
$t$	67.39	1	<0.0001	$t$	67.39	1	<0.0001
$t^2$	72.98	1	<0.0001	$t^2$	72.98	1	<0.0001
$v$	154.40	1	<0.0001	$v$	15.40	1	<0.0001
$v \times t$	14.16	1	<0.0001	$v \times t$	14.16	1	<0.0035

**Cuadro 3.** Tratamiento más efectivo para romper la latencia en cada especie. Las semillas se remojaron durante 24 h antes de la siembra.  $t_{50}$  es el tiempo necesario para que germinaran 50% de las semillas en los tratamientos con mayor germinación.

Especie	Tratamiento efectivo	Germinación total (%)	$t_{50}$ (días)
<i>Acacia schaffneri</i>	Abrasión	87	9
<i>Ipomoea murucoides</i>	Abrasión	97	18
<i>Mimosa aculeaticarpa</i>	Abrasión	96	21
<i>Quercus castanea</i>	Ninguno	67	30
<i>Quercus deserticola</i>	Ninguno	53	40
<i>Arctostaphylos pungens</i>	Inmersión en ácido sulfúrico por 6 h y 50 min de lavado	63	18
<i>Juniperus flaccida</i>	Inmersión en ácido sulfúrico por 5 h y 50 min de lavado	79	50 [38']
<i>Dodonaea viscosa</i>	Inmersión en agua a 70°C por 4 min	98	8

'El dato entre corchetes corresponde al tratamiento de 6 h de escarificación, que fue el que germinó más rápidamente.



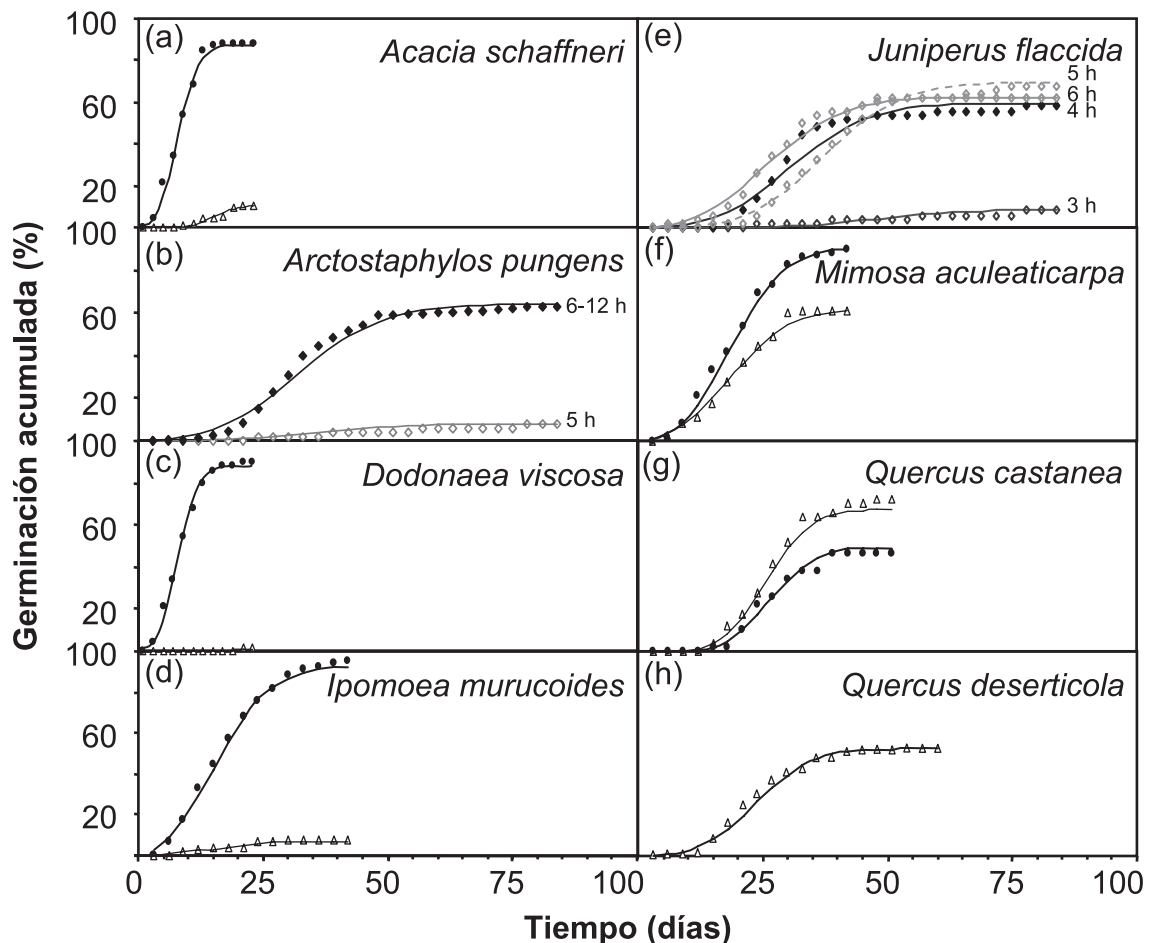
total de 69%. En esta especie el tratamiento también retrasó el inicio de la germinación (figura 1g, cuadro 3). Algunas de las semillas de estas especies presentaban daños no visibles a simple vista causados por depredadores que deterioraron la viabilidad de la semilla, aunque no fueron detectadas con la prueba de flotabilidad. Días después de la siembra, el incremento en volumen de la semilla causado por la imbibición evidenció en la testa la presencia de perforaciones pequeñas causadas por insectos.

Los tratamientos pre-germinativos más efectivos para las especies con reportes de latencia fisiológica, *A. pungens* y *J. flaccida*, fueron la inmersión en ácido sulfúrico concentrado por un tiempo de 6 y 5 h respectivamente (figura 1b y e). En el caso de la primera especie, no encontramos diferencias significativas entre los tratamientos de 6, 8 y 12 h de inmersión. La germinación dio inicio en las primeras

dos a tres semanas. A *Q. deserticola* no se le aplicó ningún tratamiento, con lo que se obtuvo una germinación de 53% (figura 1h, cuadro 3).

## Discusión

El método estadístico que se empleó en este trabajo puede constituirse como un método útil y de fácil aplicación en estudios futuros. Como puede apreciarse en la figura 1, los modelos ajustados describen bastante bien las curvas de germinación observadas. En algunos casos hay pequeñas diferencias que pueden ser importantes en ciertos estudios. Por ejemplo, la curva ajustada para *Arctostaphylos pungens* predice que la germinación daría inicio un poco antes de lo observado (figura 1b). Estas discrepancias menores se observan en cualquier regresión, y en general pueden



**Figura 1.** Curvas de germinación para las ocho especies estudiadas bajo diferentes tratamientos. Los triángulos blancos representan los controles y los círculos rellenos corresponden a los tratamientos de escarificación mecánica, la cual se realizó por abrasión excepto en *Dodonaea viscosa*, a la cual se le aplicó agua a 70°C por cuatro minutos. Los tratamientos de inmersión en ácido sulfúrico se indican con rombos, y el tiempo de exposición al mismo se indica al lado derecho de cada gráfica. Para lograr una mayor claridad, no se muestran los tratamientos de inmersión en ácido en los cuales no se registró ninguna germinación.

corregirse ajustando una curva diferente. En este trabajo se ajustaron parábolas a los *logits* de las proporciones, pero el empleo de otras curvas pudiera resultar en un ajuste más preciso, si es que se considera necesario. Esta versatilidad del método puede tener otras aplicaciones. Por ejemplo, algunas especies germinan en pulsos; un porcentaje muy alto de semillas no latentes germina rápidamente, con un segundo evento menos masivo de germinación asociado a semillas con latencia que se presenta días más tarde (Baskin y Baskin, 2004). El empleo de polinomios de cuarto grado en la regresión logística puede modelar apropiadamente este tipo de germinación bimodal.

Un problema del método empleado es que requiere que los periodos entre observaciones sean regulares; de lo contrario, la interpretación del resultado se complica, y las curvas pueden reflejar tanto el comportamiento de la especie como los intervalos (establecidos arbitrariamente) entre observaciones. Otro posible problema es que los datos no sigan una distribución binomial. La violación de este supuesto generalmente produce sobredispersión (Crawley, 1993). En nuestro estudio no se encontró este problema, lo que sugiere que los residuos se comportan de la manera esperada. Desgraciadamente, ya que el parámetro  $p$  de la distribución binomial cambia en el tiempo, no es posible aplicar una prueba a todos los residuos para examinar la validez del supuesto de binomialidad.

Se comprobó la existencia de latencia en siete de las ocho especies, de las cuales cuatro presentaron latencia física, dos mostraron latencia fisiológica, y una presentó latencia fisiológica en una fracción de la población de semillas utilizada.

*Acacia schaffneri*, *Dodonaea viscosa*, *Mimosa aculeaticarpa* e *Ipomoea murucoides* tienen testas impermeables (Everitt, 1983; Vora, 1989; Baskin *et al.*, 2004; Cervantes *et al.*, 1998). Al recibir el tratamiento de escarificación mecánica, estas especies iniciaron su germinación en menos de dos semanas. Por ello, siguiendo los criterios de Baskin y Baskin (2004), pueden clasificarse como especies con latencia física. De acuerdo con la literatura, la germinación en estas cuatro especies o sus congéneres ocurre en un 60-90% de las semillas tratadas (Cervantes *et al.*, 2001; González y Camacho, 1994). Tres de estas especies superaron estos porcentajes y la otra tuvo altos valores dentro de este intervalo (87%), por lo que consideramos que la aplicación de escarificación mecánica en las semillas de las poblaciones de la Mixteca Alta fue exitosa.

En general, nuestras observaciones en el laboratorio sugieren que el tamaño de la apertura de la testa puede influir en la velocidad de germinación. Este fenómeno ha sido observado en otras especies (Rolston, 1987). Otros estudios, sin embargo, señalan que una perforación pequeña debería ser suficiente para iniciar el proceso (Baskin y Baskin, 1998). Aunque nuestras observaciones no son formales, recomendamos realizar una apertura

grande y de tamaño uniforme para acelerar el proceso de germinación. Sin embargo, hay que ser cuidadosos ya que en este proceso se corre el riesgo de dañar al embrión.

La inmersión en agua caliente fue efectiva para las semillas de *Dodonaea viscosa* recolectadas en la Mixteca Alta. El porcentaje de germinación reportado en este trabajo fue superior al obtenido por otros autores que usaron la misma técnica (González y Camacho, 1994; Phartyal *et al.*, 2005). Esta diferencia podría deberse a variaciones entre poblaciones o entre años de producción (Gutterman, 1980), ya que en diferentes regiones del mundo *Dodonaea viscosa* presenta distintos requisitos para la germinación, lo que sugiere que hay una gran variación geográfica en los mecanismos que determinan su latencia. En algunos casos se ha encontrado que la escarificación mecánica es más eficiente que la sumersión en agua caliente (Phartyal *et al.*, 2005), pero nosotros encontramos porcentajes tan altos de germinación que parece improbable que la apertura de la testa pueda mejorar nuestro resultado sustancialmente.

Para *Arctostaphylos pungens* y *Juniperus flaccida* se logró obtener una germinación de al menos 60%, valor relativamente alto para estas especies (Young y Young, 1992; Cervantes *et al.*, 2001). *Arctostaphylos pungens* no pertenece a una familia que incluya especies con una cubierta impermeable y *Juniperus flaccida* puede responder a tratamientos con giberelinas, lo que implica que su testa es permeable (Baskin y Baskin, 2000, 2004). En consecuencia, es de suponer que estas especies únicamente presentan latencia fisiológica, a pesar de que tienen una cubierta dura. Sin embargo, la escarificación en ácido quizá redujo la dificultad que el acto de perforar la testa representa para un embrión inmaduro. No obstante, la lenta germinación de ambas especies y su capacidad germinativa relativamente baja nos sugieren que la escarificación ácida fue insuficiente para compensar la latencia fisiológica en el total de la población de semillas usada (Baskin y Baskin, 2004). Nuestra metodología para hacerlas germinar no incluyó la estratificación o la aplicación de giberelinas exógenas que promovieran la maduración del embrión. Aun así, observamos que al contacto con el ácido se desprendió una gran cantidad de calor, lo que también pudo haber promovido la germinación, ya que se ha reportado que ambas especies germinan en el campo después de incendios donde se hayan alcanzado temperaturas altas (Hodgkinson, 1991).

La respuesta negativa a la escarificación mecánica en *Quercus castanea* sugiere que las semillas fueron dañadas por este tratamiento. En ocasiones, la escarificación puede permitir el paso acelerado de agua a la semilla y causar daño imbibicional (Bewley y Black, 1994). Por otra parte, se ha reportado que esta especie tiene latencia fisiológica acompañada de latencia morfológica, es decir, que los embriones no están completamente desarrollados (Zavala-Chávez y García, 1996). Sin embargo, nosotros observamos que las semillas recién colectadas del árbol son

capaces de germinar, ya que un lote de bellotas mojadas por la lluvia germinó en menos de una semana después de la colecta. Esto confirmó las propuestas de Gosling (1989) y Zavala-Chávez (2004) en el sentido de que las bellotas germinan mejor recién colectadas. Es posible que la deshidratación que las semillas pudieran haber sufrido entre la colecta y la siembra haya reducido su capacidad germinativa (Rodríguez *et al.*, 2000).

Algunas semillas de *Quercus deserticola* son capaces de germinar aun cuando no se les aplique ningún tratamiento. Esto pudiera ser el resultado de que la especie no presenta ninguna forma de latencia, tal como lo reporta Zavala-Chávez (2004). Sin embargo, apenas se alcanzó un porcentaje de germinación de 50% a los 40 días de incubación. Esto puede sugerir la presencia alguna forma de latencia, pero no podemos afirmarlo con certeza ya que sólo se aplicó el tratamiento control en esta especie, y no sabemos si algún tratamiento pre-germinativo pudiera incrementar sus porcentajes de germinación. Otra posibilidad es que exista de latencia fisiológica distribuida diferencialmente en la población. Este tipo de latencia se rompe masivamente con algún tratamiento, o bien gradualmente después de un tiempo prolongado de incubación, por lo que la respuesta germinativa es lenta (Baskin y Baskin, 2004). Alternativamente, las especies de este subgénero pierden fácilmente su viabilidad cuando alcanzan bajos niveles de humedad, por lo que el periodo de un mes entre la colecta y la siembra pudo haber causado daño por deshidratación; este tipo de daños usualmente son reparados durante un periodo prolongado de incubación (Rodríguez *et al.*, 2000).

La información generada en este estudio permite lograr la germinación exitosa de especies importantes para la restauración. Esto no implica que se trate de los mejores métodos posibles, ya que no se exploró en detalle todo el universo de tratamientos pre-germinativos potenciales. Sin embargo, se trata de técnicas de fácil aplicación y, en general, alta efectividad. En muchos casos se trata de datos básicos que faltan en la literatura, no sólo porque abordamos especies para las que no hay reportes previos, sino porque en algunos casos la información generada en un sitio no es aplicable en otro. Éste fue el caso de *Dodonaea viscosa*, especie cuyas semillas germinan aplicando una técnica diferente de la empleada en otras regiones, y *Quercus castanea*, para la cual se había reportado latencia fisiológica. El desarrollo de métodos apropiados para hacer germinar semillas de especies nativas es un requisito indispensable para lograr establecer un programa exitoso de restauración.

### Agradecimientos

Armando Gutiérrez apoyó durante la colecta de las semillas empleadas. Itzel Baca Ibarra ayudó durante los experi-

mentos. Agradecemos al Posgrado en Ciencias Biológicas con orientación a la restauración y al proyecto SEMARNAT-CONAcYT (SEMARNAT-2002-C01-0591) por haber proporcionado recursos financieros para este estudio, y a la comunidad de Concepción Buenavista por su apoyo invaluable para la realización de este trabajo.

### Literatura citada

- Baskin J.M. y Baskin C.C. 1998. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Baskin J.M. y Baskin C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seeds Science Research* **14**:1-17.
- Baskin J.M., Baskin C.C. y Li X. 2000. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology* **15**:139-152.
- Baskin J.M., Davis B.H., Baskin C.C., Gleason S.M. y Cordell S. 2004. Physical dormancy in seeds of *Dodonaea viscosa* (Sapindales, Sapindaceae) from Hawaii. *Seeds Science Research* **14**:81-90.
- Bewley J.D. y Black M. 1994. *Seeds. Physiology of Development and Germination*. 2a ed. Plenum Press, Nueva York.
- Burrows C.J. 1995. Germination behavior of the seeds of six New Zealand woody plant species. *New Zealand Journal of Botany* **33**:365-377.
- Camacho M.F. y Bustillo O.H. 1988. Prospección del chapuixtle como arbusto topiario para el área urbana del Distrito Federal. Memorias de la Reunión Científica Forestal y Agropecuaria del Distrito Federal, CIFAP-DF, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, México, D.F.
- Camacho M.F. y Morales V.G. 1992. Métodos para el análisis del efecto de tratamientos sobre la germinación. Memoria de la Reunión Científica Forestal y Agropecuaria del Campo Experimental. Publicación especial 1. SARH, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, CECOY, México, D.F.
- Camargo-Ricalde S.L., Dhillion S.S. y García-García V. 2004. Phenology, and seed production and germination of seven endemic *Mimosa* species (Fabaceae-Mimosoideae) of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Journal of Arid Environments* **58**:423-437.
- Carlson J.R. y Sharp W.C. 1975. Germination of high elevation manzanitas. *Tree Planters' Notes* **26**:10-11.
- Cervantes V. 1996. La reforestación de la montaña de Guerrero: una alternativa con leguminosas nativas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 127 pp.
- Cervantes V., Arriaga V., Meave J. y Carabias J. 1998. Growth analysis of nine multipurpose woody legumes native from southern Mexico. *Forest Ecology and Management* **110**:329-341.
- Cervantes V., López-González M., Salas-Nava N. y Hernández-Cárdenas G. 2001. *Técnicas para Propagar Especies Nativas de Selva Baja Caducifolia y Criterios para Establecer Áreas de Reforestación*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Cervantes V., Salas-Nava N., López M. y Vázquez-Yanes C. 1998.



- Propagación de leguminosas leñosas y herbáceas a partir de semillas. VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, México, D.F.
- Crawley J.M. 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Cruz-Cisneros R. y Rzedowski J. 1980. Vegetación de la cuenca del río Tepelmeme, Alta Mixteca, Estado de Oaxaca, (México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional* **22**:19-84.
- Djavanshir K. y Fechner G.H. 1975. Epicotyl and hypocotyl germination of eastern redcedar (*Juniperus virginiana*) and Rocky Mountain juniper (*Juniperus scopulorum*). *Forest Science* **22**:261-266.
- Everitt J.H. 1983. Seed germination characteristics of two woody legumes (retama and twisted acacia) from South Texas. *Journal of Range Management* **36**:411-414.
- Flores J. y Jurado E. 1998. Germination and early growth traits of 14 plants species native to northern Mexico. *Southwestern Naturalist* **43**:40-46.
- González-Castañeda J., Angoa-Pérez M.V., Frías-Hernández J.T., Olalde-Portugal V., Flores-Ancira E., Terrones-Rincon T.R.L., Van Cleemput O. y Dendooven L. 2004. Germination of seeds of huisache (*Acacia schaffneri*) and catclaw (*Mimosa monan-cistra*) as affected by sulphuric acid and mechanical scarification and subsequent growth and survival in a greenhouse and field experiment. *Seed Science and Technology* **32**:727-738.
- González K.V. y Camacho M.F. 1994. Avances en la propagación de cuatro especies presentes en El Pedregal de San Ángel D.F. En: Rojo A. Ed. *Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Ecología, Historia Natural y Manejo*, pp. 403-410, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- González-Zertuche H.M.L. y Orozco-Segovia A. 1996. Métodos de análisis de datos de la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **58**:37-52.
- Gosling J.M. 1989. The effect of drying *Quercus robur* acorns to different moisture contents. followed by storage either with or without imbibition. *Forestry* **62**:124-136.
- Gutterman Y. 1980. Influences on seed germinability: phenotypic maternal effects during seed maturation. *Israel Journal of Botany* **29**:10-117.
- Hodgkinson K.C. 1991. Shrub recruitment response to intensity and season of fire in a semi-arid woodland. *Journal of Applied Ecology* **28**:60-70.
- Hodgkinson K.C. y Oxley R.E. 1990. Influence of fire and edaphic factors on germination of the arid zone shrubs. *Australian Journal of Botany* **38**:269-279.
- Hussain F., Shaikat S., Ilahi I. y Zakeriva M.Q. 1991. Note on the germination behaviour of *Dodonaea viscosa* (Lem) Jaq. *Science Khyber* **4**:45-49.
- Jurado E., Aguirre O., Flores J., Navar J., Villalón H. y Wester D. 2000. Germination in Tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico. *Journal of Arid Environments* **46**:413-424.
- Keeley J.E. 1987. Role of fire in seed germination of woody taxa in California Chaparral. *Ecology* **68**:434-443.
- Martorell C. 1995. Consecuencias ecológicas y alternativas del uso de la leña en la comunidad de Los Reyes Metzontla. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 136 pp.
- Marroquín J.S. 2001. Sapindaceae. En: Rzedowski J. y Rzedowski G. Eds. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Vol. II*, pp. 381-385, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas e Instituto de Ecología, México, D.F.
- Martínez-Pérez G. 2004. Efecto de la perturbación crónica sobre la integridad biológica de las comunidades vegetales de Concepción Buenavista, Oaxaca. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 74 pp.
- Medina-Lemus R. y Dávila-Aranda P. 1997. *Flora del Valle Tehuacán-Cuicatlán. Gymnospermae Lindl.* Fascículo 12. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Murguía-Sánchez G. 1986. Estudio comparativo de semillas maduras de dos especies arbóreas del género *Ipomoea* (Convolvulaceae). Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 61 pp.
- Niembro-Rocas A. 1986. *Árboles y Arbustos Útiles de México*. Limusa, México, D.F.
- Odion D. y Tyler C. 2002. Are long fire-free periods needed to maintain the endangered, fire recruiting scrub *Arctostaphylos morroensis* (Ericaceae)? *Conservation Ecology* **62**:395-408.
- Orozco-Almanza M.S., de Leon-García L.P., Grether R. y García-Moya E. 2003. Germination of four species of the genus *Mimosa* (Leguminosae) in a semi-arid zone of Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **55**:75-92.
- Pardos J.A. y Lázaro G. 1983. Germination aspects of *Juniperus oxycedrus*. *Anales del Instituto Nacional de Agricultura Madrid* **7**:153-163.
- Phartyal S.S., Baskin J.M., Baskin C.C. y Thapliyal R.C. 2005. Physiological dormancy in seeds of *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae) from India. *Seed Science and Research* **15**:59-61.
- Pugnaire F., Hasse P., Puigdefábregas M., Cueto S., Clark C. y Incoll L. 1996. Facilitation and sucesion under the canopy of leguminous scrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* **76**:455-464.
- Qadir S.A. y Lodhi N. 1971. Germination behavior of seeds of some common shrubs. *Journal of Science* **1**:84-97.
- Rey-Cruz O. 1985. Influencia de los glucósidos de *Turbina corymbosus* en la germinación de semillas de *Ipomoea murucoides*. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 74 pp.
- Rico-Arce L. y Rodríguez A. 1998. *Flora del Valle Tehuacán-Cuicatlán. Mimosaceae R. Br. Tribu Acacieae Benth.* Fascículo 20. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rodríguez R., Centeno M.L., Cañal M.J., Rodríguez A., Fernández B. y Fraga M.F. 2000. Physiological basis of plant ageing. Problems and solutions for micropropagation of gymnosperms and angiosperms selected mature trees. En: Espinel S. y Ritter E. Eds. *Applications of Biotechnology to Forest Genetics*, pp. 411-424, Diputación Foral de Álava, Vitoria.
- Rolston M.P. 1987. Water impermeable seed dormancy. *The Botanical Review* **44**:356-436.
- Rosa S.G. y Ferreira A.G. 2001. Germinação de sementes de plantas medicinais lenhosas. *Acta Botanica Brasilica* **15**:147-154.
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos

- Naturales]. 2000. Disponible en: <www.semarnat.gob.mx/pfnm>
- Vázquez-Villagrán M.L. 2000. *Flora del Valle Tehuacán-Cuicatlán. Fagaceae Dumort.* Fascículo 28. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Vázquez-Yanes C., Batis-Muñoz A.I., Alcocer-M. I., Gual-Díaz M., y Sánchez-Dirzo C.1995. *Árboles y Arbustos Nativos Potencialmente Valiosos para la Restauración Ecológica y la Reforestación.* CONABIO, México, D.F.
- Vázquez-Yanes C. y Batis-Muñoz A.I. 1996. Adopción de especies nativas valiosas para la restauración y reforestación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **58**:75-84.
- Vázquez-Yanes C. y Cervantes V. 1993. Estrategias para la reforestación con árboles nativos de México. *Ciencia y Desarrollo* **19**:52-58.
- Virginia R.A. y Jarrel W.M. 1983. Soil properties in a mesquite-dominated Sonora desert ecosystem. *Soil Science Society of America Journal* **47**:138-144.
- Vora R. 1989. Seed germination characteristics of selected native plants of the lower Rio Grande Valley, Texas. *Journal of Range Management* **42**:36-40.
- Young J.A., Evans J.D., Budy J.D. y Palmquist D.E. 1988. Stratification of seeds of Western and Utah juniper. *Forest Science* **34**:1058-1060.
- Young J.A. y Young C.G. 1992. *Seeds of Woody Plants in North America.* Dioscorides Press, Portland.
- Zavala-Chávez F. 2004. Desecación de bellotas y su relación con su viabilidad y germinación de nueve especies de encinos mexicanos. *Ciencia Ergo Sum UAEM* **11**:177-185.
- Zavala-Chávez F. y García E. 1996. *Frutas y Semillas de Encinos.* Universidad Autónoma de Chapingo, Texcoco.

*Fecha de recepción: 28 de febrero de 2006*

*Versión corregida: 10 de octubre de 2006*

*Aceptado: 11 de octubre de 2006*

**Apéndice 1.** Obtención de las curvas de germinación.

Para garantizar la independencia de los datos requerida por la mayoría de las pruebas estadísticas empleamos la probabilidad de que una semilla que no ha germinado lo haga en el tiempo  $t$ , esto es, la probabilidad condicional

$$\Pr(G_t|N_{t-1})$$

Donde  $G_t$  es el evento “germinar en el tiempo  $t$ ” y  $N_{t-1}$  es el evento “no haber germinado hasta el tiempo  $t-1$ ”. Estas probabilidades se generaron a través de una regresión logística que reconoce dos atributos de las proporciones: (1) que su error sigue una distribución binomial, y (2) que están acotadas entre 0 y 1, lo que se logra empleando una transformación logística de los datos (Crawley, 1993). El correcto funcionamiento del método requiere que los datos sean tomados en intervalos regulares de tiempo.

Para conocer la probabilidad de germinar al tiempo  $t$ , que es un parámetro fácilmente interpretable desde el punto de vista biológico, además de ser empleado en la mayoría de los estudios de germinación, podemos aplicar el teorema de Bayes

$$\Pr(G_t|N_{t-1}) = \frac{\Pr(N_{t-1}|G_t)\Pr(G_t)}{\Pr(N_{t-1})} \quad (1)$$

Puesto que una semilla no puede germinar dos veces, es seguro que semilla que germine al tiempo  $t$  no ha germinado con anterioridad, es decir

$$\Pr(N_{t-1}|G_t) = 1 \quad (2)$$

Por lo tanto, sustituyendo (2) en (1) y despejando

$$\Pr(G_t) = \Pr(G_t|N_{t-1})\Pr(N_{t-1}) \quad (3)$$

Como las semillas sólo germinan una vez, podemos asegurar que  $G_i$  y  $G_j$  son eventos excluyentes, por lo que sus probabilidades son aditivas. Por lo tanto, la probabilidad de no haber germinado en el tiempo  $t - 1$  puede calcularse como:

$$\Pr(N_{t-1}) = 1 - \sum_{i=1}^{t-1} \Pr(G_i) \quad (4)$$

Para estimar las probabilidades de germinación podemos sustituir la ecuación (4) en la (3) para generar la fórmula recursiva:

$$\Pr(G_t) = \Pr(G_t|N_{t-1}) \left( 1 - \sum_{i=1}^{t-1} \Pr(G_i) \right) \quad (5)$$

Finalmente, para calcular el primer elemento de la serie recursiva consideramos que al inicio del experimento ninguna semilla ha germinado, es decir

$$\Pr(N_0) = 1$$

por lo que, sustituyendo en (5),

$$\Pr(G_1) = \Pr(G_1|N_0) \quad (6)$$

dato que se obtiene directamente de la regresión.