



Casa abierta al tiempo

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA**

UNIDAD IZTAPALAPA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

“Dinámica de comunidades vegetales en el valle semiárido de  
Zapotitlán, Puebla. Un enfoque de metacomunidades y  
ecología de las invasiones”

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD**

PRESENTA

**M. en B. María de Jesús Monserrat Jiménez**

**DIRECTOR**

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

**ASESORES**

Dra. Beatriz Rendón Aguilar

Dr. Ernesto Vicente Vega Peña

*Iztapalapa, Ciudad de México, marzo de 2021*

**El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud  
de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de  
Posgrados de Excelencia del CONACyT y además cuenta con apoyo del  
mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93.**

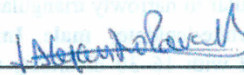
El jurado designado por la Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana aprobó la tesis que presentó:

**María de Jesús Monserrat Jiménez**

El día 11 de marzo de 2021

**Jurado:**

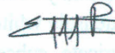
Presidente: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado



Secretaria: Dra. Beatriz Rendón Aguilar



Vocal: Dr. Ernesto Vicente Vega Peña



Vocal: Dr. Zenón Cano Santana



Vocal: Dr. Mario Adolfo Espejo Serna



*A mi familia*

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Universidad Autónoma Metropolitana por aceptarme como estudiante, primero en la Licenciatura en Biología y posteriormente para la Maestría en Biología y el Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, y por la oportunidad de impartir clases en sus aulas mientras continuaba con mis estudios, esto me permitió crecer académica, profesional y personalmente. Asimismo, al Programa de Movilidad Estudiantil “Santander” (ECOES) por la beca que me otorgaron para realizar una estancia de investigación en el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM, Morelia, fue una gran experiencia para mí. El respaldo que me dio la UAM, al ser una de las instituciones de educación e investigación más importantes del país, me permitió obtener una beca de manutención durante cuatro años por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (No. 204613) para dedicarme a la realización de este proyecto que tanto significa para mí, ya que pude dar continuidad a mis intereses sobre ecología de comunidades.

La realización de esta tesis, la asistencia a cursos, estancias y congresos especializados fue gracias al apoyo de CONACyT a través del proyecto (No. 179296) “Un enfoque de metacomunidades y ecología de las invasiones para el análisis de la dinámica de comunidades en un ecosistema semiárido intertropical en México”, que coordina el Dr. José Alejandro Zavala Hurtado. Toda esta experiencia académica brindada por la UAMI me abrió un mundo nuevo, muy valioso.

Este trabajo se pensó y realizó dentro del proyecto de investigación del Dr. José Alejandro Zavala Hurtado a quien le agradezco profundamente me permitiera formar parte de su equipo de trabajo, sobre todo que confiara en mí y me acompañara durante todas las etapas de este proceso, ya que, sin sus ideas, reflexiones y observaciones llenas de generosidad, paciencia, solidaridad, entusiasmo y apreciable amistad me hubiera sido muy difícil llevar a cabo y concluir este proyecto. También le agradezco por la oportunidad de formar parte del Laboratorio de Ecología que dirige, lugar donde se llevó a cabo la mayor parte del trabajo de diseño y de experimentación, y colarme al “laboratorio de enfrente”, Laboratorio de Biología y Ecología de Artrópodos, porque son como una segunda casa para mí. Los integrantes de ambos laboratorios se han convertido en mi familia y permitieron que fuera muy divertido ser estudiante de la UAM debido a todas las risas, o más bien carcajadas, claro, además de la agradable compañía y de todo el apoyo que me dieron tanto en el campo como en el trabajo de laboratorio. Le agradezco inmensamente a Marycarmen Herrera, Aileth Bazan, Jesús Campos, Alejandro Navarrete y a Jorge Orendain por adoptarme, echarme porras, brindarme su amistad y por su gran apoyo en la instalación de los experimentos de lluvia, banco y viabilidad de las semillas en el campo. Luis Bernal y Arizbe Ponce, su amistad y apoyo fueron cruciales en la colocación de miles de semillas debajo de los arbustos de *Prosopis* y en la toma de las fotos hemisféricas a pesar del frío de la madrugada, también les agradezco toda su ayuda en los experimentos de laboratorio.

Con la caracterización de las diásporas realizamos un catálogo de semillas para el valle de Zapotitlán, del cual Paola Durante fue la autora de las fotografías de las semillas, lo que representó un arduo trabajo, mil gracias por tu paciencia y amistad. Esperanza Córdova estuvo presente en la instalación y seguimiento de todos los experimentos, en el campo y el laboratorio; el apoyo, calidez y buen ánimo que me brindó es invaluable, al igual que sus sonrisas en todo momento. Mil gracias por ser mi hermana, Latosa. En el trabajo de campo Pedro Miranda fue fundamental por toda su ayuda y esfuerzo para que los experimentos pudieran llevarse a cabo, así como su compañía y amistad que han sido invaluable a lo largo de este tiempo, citando a Perita, “Peter, gracias por recibirnos con esa sonrisa y agrado, siempre”. También quiero agradecerle a Modesta Lucía Miranda Lucas por el ánimo con que nos recibía, por todos esos moles de cadera que con tanto cariño compartió con nosotros, eran muy reconfortantes y alegraban el alma, no he probado uno más rico que el que ella preparaba.

No he conocido a ninguna otra persona como el Profe. Enrique Portilla, si estuviera aquí le diría que fue un enorme privilegio ser su alumna por su sencillez y gran generosidad intelectual para con todos, también le daría las gracias por sus agradables pláticas sobre cualquier tema, por los pozoles que algunos domingos nos fuimos a comer, por hacer del laboratorio un museo con los miles de objetos que coleccionaba y que llegaba a enseñarnos con tanto entusiasmo, muchas veces acompañado con valiosa información sobre los mismos y por compartirme su conocimiento sobre Darwin y la Teoría de la Evolución. El laboratorio no es lo mismo sin él.

Alejandro Zavala fue la pieza más importante al estar en el diseño, instalación y seguimientos de los experimentos y de la parte conceptual de todo el proyecto. Toda su amable disposición para discutir, revisar miles de veces los escritos, aclarar mis dudas, enseñarme que hay que ser flexibles con todos los inconvenientes con los que nos enfrentamos en campo y resolverlos, fue un gran aprendizaje. “Siempre hay incertidumbre, no podemos controlar todo o casi nada, hay que aprender a vivir con eso”, algo así me decía. Lo que me lleva a agradecerle por la emoción que sembró en mí sobre el tema de ecología de comunidades y de metacomunidades.

En el proceso de mis estudios de maestría, la Dra. Beatriz Rendón Aguilar fue parte de mis asesores y le agradezco mucho que haya continuado conmigo en la aventura del doctorado. Siempre sus revisiones y comentarios a los escritos y al proyecto durante estos años, así como en el escrito final, fueron de suma importancia, porque, además, iban acompañados de una gran dosis de amistad.

Durante mis estudios de doctorado realicé una estancia en IIES-Morelia con el Dr. Ernesto Vicente Vega Peña que muy amablemente me recibió y siempre estuvo en toda la disposición para otorgarme su tiempo para ayudarme con la parte conceptual y de análisis multivariados, en aclarar mis dudas y brindarme su apoyo, le agradezco su paciencia y amabilidad al revisar tantas veces los borradores de los escritos para el artículo, en cada uno de ellos sus comentarios y correcciones fueron muy valiosos. De igual manera, su disposición en la revisión de este manuscrito, todas las correcciones y observaciones necesarias, fueron claves para que mejorara.



Especialmente quiero agradecer a la Dra. Ana Laura Ibáñez Aguirre, al Dr. Zenón Cano Salgado y al Dr. Mario Adolfo Espejo Serna que formaron parte del jurado de mi examen de grado y cuyas valiosas observaciones a este manuscrito permitieron que fuera más comprensible y llegara a buen término.

A Gilberto Hernández, Ángeles Aguilar, Alejandra Quintanar y Ana Jaramillo les debo mucho de mi incursión y continuidad en impartir clases en la UAMI, gracias por confiar en mí, por darme todo su apoyo y la oportunidad de tener esta gran experiencia de compartir con los alumnos de licenciatura varios de los temas que tanto me gustan sobre la historia de la vida en este bonito planeta Tierra.

Carlos Martorell ha sido una parte importante en la culminación de esta etapa; le agradezco por el tiempo que me otorgó para discutir sobre el anteproyecto cuando estaba en la fase de hacer la entrevista para ingresar al doctorado, por todas las veces que me recibió para que discutiéramos sobre los borradores para el artículo publicado y por las muchísimas veces más que revisó dichos escritos, sin duda todas sus aportaciones ayudaron sustancialmente. Muchas gracias por toda su solidaridad y apoyo para que lograra graduarme.

Violeta Luna, quien me honra con su amistad, ha sido un gran apoyo por su gran amabilidad y disponibilidad en esclarecer todas mis dudas sobre procedimientos y tiempos de todos los trámites administrativos que fueron necesarios desde el inicio de este proceso del doctorado, con su ayuda todo fue más fácil, pero sobre todo quiero agradecerle por los consejos y ánimos que me dio en todo este tiempo, así como apurarme para entregar el escrito final.

No ha habido un solo día en que mi mamá no me diera su confianza y apoyo incondicional. Le agradezco infinitamente todo su amor, cariño y generosidad. Mi admiración para ella por ser la gran persona que es, en todos los sentidos y porque gracias a ella soy quien soy, y me agrada. Miriam, gracias por estar al pendiente y por ayudarnos siempre en todo lo que estuvo tu alcance. Gracias a mi hermana Bety quien siempre ha estado presente y me hizo parte de su grupo de amigos y de sus intereses, siempre enseñándome y compartiendo conmigo las cosas importantes de la vida desde que yo era una niña. Este trabajo está dedicado a ellas.

## CONTENIDO

<b>Resumen.....</b>	<b>1</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>4</b>
<b>I. Introducción.....</b>	<b>7</b>
1.1. Estructura y dinámica de metacomunidades.....	7
1.2. Estrategias de dispersión.....	14
1.3. Dinámica de la lluvia y banco de semillas.....	17
1.4. Invasibilidad de las comunidades.....	22
1.5. Dinámica de metacomunidades en zonas áridas.....	23
1.6. Dinámica en comunidades vegetales del valle de Zapotitlán, Puebla....	24
<b>II. Hipótesis y objetivos.....</b>	<b>28</b>
<b>III. Métodos.....</b>	<b>31</b>
3.1. Zona de estudio.....	31
3.2. Gradiente de dispersión metacomunitario.....	33
3.3. Dinámica de la lluvia de semillas y del banco de semillas en la metacomunidad.....	37
3.4. Permanencia y viabilidad de las diásporas en el banco de semillas.....	44
3.5. Invasibilidad de las comunidades vegetales.....	56
3.6. Dinámica en la estructura de la metacomunidad.....	63
<b>IV. Resultados.....</b>	<b>69</b>
4.1. Gradiente de dispersión en las comunidades locales.....	69
4.2. Dinámica de la lluvia de semillas y del banco de semillas en la metacomunidad.....	78
4.3. Permanencia y viabilidad de las diásporas en el banco de semillas.....	106
4.4. Invasibilidad de las comunidades vegetales.....	113
4.5. Dinámica en la estructura de la metacomunidad.....	137
<b>V. Discusión.....</b>	<b>145</b>
5.1. Gradiente de dispersión en las comunidades locales.....	150
5.2. Dinámica de la lluvia de semillas y del banco de semillas en la metacomunidad.....	156
5.3. Permanencia y viabilidad de las diásporas en el banco de semillas.....	164
5.4. Invasibilidad de las comunidades vegetales.....	170
5.5. Dinámica en la estructura de la metacomunidad.....	182

<b>VI. Conclusiones</b> .....	<b>189</b>
<b>VII. Literatura citada</b> .....	<b>192</b>
<b>Apéndice I.</b> Características morfológicas y funcionales de las 63 especies presentes en la metacomunidad del valle de Zapotitlán, Puebla.....	<b>245</b>
<b>Apéndice II.</b> Índice de dispersabilidad, en una escala de 0.00 a 100.00, de cada comunidad local y el tipo de comunidad vegetal en dos tiempos (1980 y 2003). C= cardonal, M= matorral y T= tetechera. ID <sub>C</sub> = índice de dispersabilidad a nivel de comunidad.....	<b>247</b>
<b>Apéndice III.</b> Jiménez, M., Zavala-Hurtado, J. A., Martorell, C., Vega, E., Sandoval-Palacios, E., Hernández-Cárdenas, G., Rendón-Aguilar, B. 2020. Despite dramatic local changes, the metacommunity structure of a semiarid scrub remains unaffected after 23 years. <i>Botanical Sciences</i> , 98(2), 264-277.....	<b>248</b>
<b>Apéndice IV.</b> Acta de disertación pública.....	<b>263</b>

## RESUMEN

El reconocimiento de paisajes en parches y heterogéneos ha sido importante en la ecología de comunidades, ya que ha permitido evaluar de manera más realista su dinámica y estructura en una jerarquía de escalas espaciales (local y regional) interrelacionadas dentro de un esquema de metacomunidades, donde las especies de las comunidades locales interactúan potencialmente mediante competencia y dispersión. A su vez, la dinámica de metacomunidades está ligada con los procesos de invasión-colonización, que son influenciados por la capacidad de los individuos de establecerse en parches diferentes al que provienen, y por la susceptibilidad (invasibilidad) de una comunidad a que las especies que llegan de otras regiones o parches logren establecerse. Bajo este esquema, evaluamos los posibles procesos (interacciones bióticas, filtrado ambiental y dispersión) que podrían explicar la dinámica espacial y temporal (1980 a 2003) de una metacomunidad semiárida del valle de Zapotitlán, Puebla. La metacomunidad de estudio comprendió 26 parches que abarcaron tres tipos de vegetación: (1) cardonal, caracterizado por la presencia del cactus columnar no ramificado *Cephalocereus columna-trajani*; (2) tetechera, donde domina el cactus columnar ramificado *Cephalocereus tetetzo*; y (3) matorral, que se caracteriza por la presencia árboles y arbustos espinosos, leguminosas, agaves y pequeños cactus. La capacidad de dispersión de las especies presentes en la metacomunidad se evaluó a partir de los rasgos morfométricos y funcionales de sus estructuras de dispersión (frutos y semillas) y generamos un índice de *dispersabilidad* (esto es, capacidad de dispersión) a nivel de especie y de comunidad, con el cual encontramos un gradiente en la capacidad de dispersión de las especies y de las comunidades. Durante un año (mayo de 2011 a mayo de 2012)

evaluamos las dinámicas de la lluvia y del banco de semillas para determinar la entrada de propágulos a las diferentes comunidades y su efecto en la estructura de la vegetación. La permanencia en el banco de semillas fue explorada mediante un experimento en el que enterramos semillas de seis especies (*Echinocactus platyacanthus*, *Mammillaria carnea*, *Beaucarnea gracilis*, *Mariosousa acatlensis*, *Heterotheca inuloides* y *Hechtia tehuacana*) con diferente dispersabilidad, que desenterramos a diferentes tiempos (1 día, 6, 12, 15 y 24 meses) y las pusimos a germinar en condiciones de laboratorio. La dinámica de la lluvia y banco de semillas varió entre la época de secas y de lluvias. No encontramos correspondencia entre la lluvia y el banco con la vegetación ya establecida. De las seis especies enterradas, *M. acatlensis* no forma banco de semillas. La invasibilidad de las comunidades también la evaluamos con un experimento de campo a nivel de microcosmos formados debajo de copas de *Prosopis laevigata*. En 18 microcosmos con diferentes condiciones ambientales y diversidad de especies, colocamos semillas de las seis especies seleccionadas. No encontramos diferencias significativas en la germinación y establecimiento entre los tres tipos de vegetación estudiados. Se encontraron diferencias entre especies en su porcentaje de germinación y establecimiento. *Mariosousa acatlensis* y *B. gracilis* registraron los mayores valores de germinación y la segunda especie el mayor valor de establecimiento por ciento. La diversidad de las especies ya establecidas debajo de la copa de los arbustos tuvo una relación positiva con la germinación y establecimiento de las especies. Por último, evaluamos los cambios en la composición y abundancia de las especies en las comunidades locales y su influencia en la estructura de la metacomunidad y las posibles variables que la

determinan. La estructura de la metacomunidad y su relación con variables ambientales (edáficas) y espaciales (altitud, pendiente y ubicación geográfica) se analizaron a través de los elementos de estructura de metacomunidades y la importancia de los filtros ambientales a partir de la partición de varianza. Para el muestreo de 1980 se determinó una estructura clementsiana, la cual se mantuvo sin cambios luego de 23 años, aunque la importancia relativa de los filtros ambientales con respecto a los filtros espaciales de dispersión disminuyó de 1980 a 2003. La dinámica y estructura de la metacomunidad de estudio puede ser explicada, al menos parcialmente, por las características de las especies (dispersabilidad, permanencia en el banco de semillas y establecimiento) y de las comunidades locales (invasibilidad) como factores ambientales e interacciones bióticas. Esto sugiere que el mecanismo de coexistencia en la metacomunidad sería a través de la selección de especies, donde las especies serían seleccionadas de acuerdo con sus tolerancias y requisitos frente a los factores bióticos y abióticos de cada parche. Las comunidades locales y la metacomunidad deben ser monitoreadas continuamente para comprender la estructuración a largo plazo de estos sistemas.

Palabras clave: dinámica de metacomunidades, dispersión, estructura clementsiana, filtros ambientales, invasibilidad, invasiones.

## ABSTRACT

The recognition of patchy and heterogeneous landscapes has been important in the ecology of communities, this has allowed to evaluate in a more realistic way their dynamics and structure in a hierarchy of interrelated spatial scales (local and regional) within a scheme of metacommunities, where species in local communities potentially interact through competition and dispersal. Besides, the dynamics of metacommunities is linked to invasion-colonization processes, which are influenced by the ability of individuals to establish themselves in patches different from the one they come from, and by the susceptibility (invasiveness) of a community to species that arrive from other regions or patches to establish themselves. Under this scheme, we evaluated the possible processes (biotic interactions, environmental filtering and dispersal) that could explain the spatial and temporal dynamics in two plant communities surveys (1980 to 2003) of a semi-arid metacommunity in the Zapotitlán Valley, Puebla. The studied metacommunity comprised 26 patches that encompassed three types of vegetation: (1) cardonal, characterized by the presence of the unbranched columnar cactus *Cephalocereus column-trajani*; (2) tetechera characterized by the dominance of the branched columnar cactus *Cephalocereus tetetzo*; and (3) thorn-scrub, characterized by the presence of thorny trees and shrubs, legumes, agaves and small cacti. The dispersal capacity of the species present in the metacommunity was evaluated from the morphometric and functional features of their dispersal structures (fruits and seeds). We generated a dispersibility index (i.e., dispersal ability) at the species and community levels, where we found a gradient in the dispersal capacity of species and communities. Trough one year (May 2011 through May 2012) we evaluated the dynamics of the rain and the seed bank



to determine the entry of propagules to the different communities and their effect on the structure of the vegetation. The permanence in the seed bank was explored through an experiment in which we buried seeds of six species (*Echinocactus platyacanthus*, *Mammillaria carnea*, *Beaucarnea gracilis*, *Mariosousa acatlensis*, *Heterotheca inuloides* and *Hechtia tehuacana*) with different dispersibility, which we unearthed at different times (after 1 day, and after 6, 12, 15 and 24 months) and we put them to germinate under laboratory conditions. The dynamics of the rain and seed bank varied between the dry and rainy seasons. We did not find a correspondence between the seed rain and the seed bank with the standing vegetation. Of the six buried species, only *M. acatlensis* does not seem to form a seed bank. The invasiveness of the communities was also evaluated with a field experiment at the microcosm level under the canopies of *Prosopis laevigata*. In 18 microcosms with different environmental conditions and species diversity, we placed seeds of the six selected species. We did not find significant differences in germination and establishment between the three vegetation types. Differences were found between species' germination and establishment. *Mariosousa acatlensis* and *Beaucarnea gracilis* showed the highest germination percentage and the later showed the highest establishment value. The diversity of the species already established under the crown of the shrubs had a positive relationship with the germination and establishment of the introduced species. Finally, we evaluated changes in the composition and abundance of the species in local communities and their influence on the structure of the metacommunity and the possible variables that determine it. The structure of the metacommunity and its relationship with environmental (edaphic) and spatial variables (altitude, slope and geographic

location) were analyzed through the elements of metacommunity structure and the importance of environmental filters from the variance partition analysis. For the 1980 survey, a clementsian structure was determined, which remained unchanged after 23 years, although the relative importance of environmental filters with respect to spatial dispersion filters decreased from 1980 to 2003. The dynamics and structure of the metacommunity under study can be explained, at least partially, by the characteristics of the species (dispersibility, permanence in the seed bank and establishment) and of the local communities (invasibility) as environmental factors and biotic interactions. This suggests that the coexistence mechanism in the metacommunity would be through species selection, where the species would be selected according to their tolerances and requirements against the biotic and abiotic factors of each patch. Local communities and the meta-community must be continuously monitored to understand the long-term structuring of these systems.

Keywords: clementsian structure, dispersal, environmental filters, invasibility, invasions, metacommunity dynamics.

## I. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Estructura y dinámica de metacomunidades

Para tratar de explicar la coexistencia de especies en una comunidad, los ecólogos han abordado los niveles local y regional (Loreau y Mouquet 1999). Por un lado, a nivel local se ha tratado de explicar la estructura de las comunidades a través de procesos relacionados con la competencia interespecífica y la diferenciación de nicho (competencia, depredación, efecto de prioridad, mutualismo, disponibilidad de recursos, heterogeneidad ambiental, contingencia histórica; MacArthur y Levins 1967). Por otro lado, a nivel regional, se han considerado procesos tales como dispersión, colonización de nuevos sitios y extinción de poblaciones (MacArthur y Wilson 1967, Lortie *et al.* 2004). Los dos planteamientos tratan de explicar la coexistencia de las especies en las comunidades, pero mientras que la teoría de nicho es una teoría determinística en la cual la estructura está limitada y organizada por procesos locales relacionados básicamente con factores ambientales e interacciones bióticas (Hutchinson 1957, Leibold 1995, Chase y Myers 2011), el segundo enfoque es fundamentalmente estocástico y tiene sus cimientos en la teoría de biogeografía de islas, donde la estructura de la comunidad está basada en procesos de dispersión y no necesariamente se encuentra organizada (MacArthur y Wilson 1967). Recientemente, se ha sugerido que estas teorías no son excluyentes y que pueden estar actuando tanto procesos estocásticos como determinísticos en la manera en la que se estructuran y ensamblan las comunidades (Hughes 1994, Tilman 1994, Lortie *et al.* 2004, Leibold y McPeck 2006, Adler *et al.* 2007, Chase 2007, 2010, Chase y Bengtsson 2010). Ha habido un debate de muchos años para definir cuáles procesos son más importantes, ya que la influencia

de cada uno varía en espacio y tiempo, lo cual entraña un asunto complicado (Lortie *et al.* 2004, Jenkins 2006).

Considerando una escala regional, la estructura espacial de las comunidades en una trama heterogénea de hábitats (generada de manera natural o a partir de la fragmentación por actividades humanas) ocasiona un arreglo en parches, entre los cuales la dispersión se requiere para la persistencia de ciertas comunidades locales (Holyoak *et al.* 2005, Leibold *et al.* 2017). Por lo anterior, el proceso de dispersión es reconocido como un componente importante que influye en la estructuración de las comunidades (MacArthur y Wilson 1967, Bekker *et al.* 1997, Kalamees y Zobel 2002, Devlaeminck *et al.* 2005). Para tener una mejor perspectiva de lo que ocurre en estos parches a nivel regional y considerando la interacción que hay entre la escala local y regional, se plantea la necesidad de realizar estudios a nivel de metacomunidades (Leibold *et al.* 2017), ya que diversos patrones se presentan a diferentes escalas (Hubbell 2005). Tomando en cuenta esto, el concepto de metacomunidad fue claramente definido (Mouquet y Loreau 2003) como un conjunto de comunidades locales que están conectadas por la dispersión de múltiples especies que pueden potencialmente interactuar (Hanski y Gilpin 1991, Wilson 1992).

El nivel de metacomunidad permite integrar dinámicas locales y regionales, así como evaluar procesos que estarían actuando en el ensamble y dinámica de las comunidades locales, tales como la limitación de la dispersión, filtros ambientales e interacciones bióticas (Leibold *et al.* 2004, Holyoak *et al.* 2005, Thompson *et al.* 2020, Guzmán *et al.* 2020). Debido a que generalmente las comunidades locales no se estructuran de manera independiente de los procesos que se llevan a cabo a

escalas regionales (Mouquet y Loreau 2003, Leibold *et al.* 2017), es necesario considerar el estudio de comunidades locales dentro de una metacomunidad, ya que probablemente los procesos que se llevan a cabo a estas dos escalas espaciales darán diferentes dinámicas que pueden alterar de manera directa o indirecta la diversidad local de especies (Leibold *et al.* 2004, Shanafelt *et al.* 2015); en otras palabras, las comunidades locales al estar interconectadas son influenciadas por procesos regionales tales como la dispersión. Así, cada comunidad puede actuar como una fuente de propágulos para otras comunidades de la región (Loreau y Mouquet 1999), lo que puede influir en la estructura y dinámica subsecuente de la metacomunidad (Leibold y McPeck 2006).

Varios mecanismos de coexistencia de especies han sido propuestos a nivel de metacomunidad (por ejemplo, Tilman 1994, Leibold 1998, Mouquet *et al.* 2002, Hubbell 2005, Chesson 2008; ver también Mouquet y Loreau 2003 para un recuento más amplio), pero una síntesis reciente propone cuatro perspectivas o paradigmas: dinámica de parche, selección de especies, efecto de masa (fuente-sumidero) y teoría neutral (Leibold *et al.* 2004, Holyoak *et al.* 2005). Estos paradigmas tienen supuestos para explicar cómo las especies coexisten y responden a gradientes espaciales y ambientales (Chase y Bengtsson 2010), considerando diferencias en el grado de dispersión de las especies entre los parches que componen una metacomunidad.

Así, el modelo de **dinámica de parche** supone que todos los parches son iguales y que las especies tienen diferentes capacidades para dispersarse y competir permitiendo la coexistencia bajo ciertas circunstancias (Tilman 1994), o sea, que la coexistencia de las especies está dada por un costo-beneficio de

competencia-dispersión (Leibold *et al.* 2004, Chase y Bengtsson 2010). El modelo de **selección de especies**, por su parte, se enfoca en procesos determinísticos y establece que los parches son heterogéneos y las especies responden de manera diferente a cada tipo de ambiente (Leibold *et al.* 2004, Chase y Bengtsson 2010, Wilson 2011). Bajo este modelo las especies que se encuentran en una localidad logran superar filtros ambientales (bióticos y abióticos), de modo que éstas serán favorecidas bajo ciertas condiciones ambientales y desfavorecidas en otras, aunque tengan la misma capacidad de dispersión y logren llegar a todos los parches (Law y Morton 1993, Loeuille y Leibold 2008). Así, la coexistencia se daría por mecanismos estabilizadores (diferenciación de nicho) (Chesson 2000).

Por otro lado, el modelo de **efecto de masa** considera que los parches son heterogéneos, que las especies responden de manera diferente a las condiciones ambientales y que éstas tienen diferentes tasas de dispersión, colonización y extinción (Mouquet y Loreau 2003). En este caso, la dispersión es lo suficientemente alta para influir en la dinámica local, por lo que la coexistencia dependerá de las tasas de extinción y dispersión (Chase y Bengtsson 2010). Esto significa que, aún si a una especie le va mal en un parche (*e.g.*, con alta tasa de mortalidad) ésta logrará permanecer en la comunidad debido a la entrada continua de propágulos que llegan de otros parches. Por último, el modelo de **teoría neutral** supone que las especies son neutrales con respecto a sus interacciones interespecíficas y con respecto al ambiente (Hubbell 2005, Chesson y Rees 2007), por esto, el número de individuos y de especies presentes en un parche se debería únicamente a procesos estocásticos. Un ejemplo es la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967) que considera que el número de especies en un hábitat es producto del

balance entre las tasas de extinción y las de colonización (Chase y Bengtsson 2010, Wilson 2011).

Todas las perspectivas mencionadas no son excluyentes entre sí, ya que cada aproximación es válida dependiendo de la pregunta y de la escala de estudio. Estos mecanismos pueden generar diferentes patrones de distribución de especies a lo largo de gradientes ambientales que da como resultado diferentes estructuras de las metacomunidades (Leibold y Mikkelsen 2002, Presley *et al.* 2010).

Por otra parte, existen varios modelos conceptuales para describir patrones de distribución espacial de las especies, y recientemente han creado auge seis estructuras (Figura 1.1). (1) Clementsiana; son comunidades discretas que se reemplazan entre sí a lo largo de gradientes y comparten pocas especies con otras comunidades, y la coexistencia depende de la interacción de las especies (Clements 1916). (2) Gleasoniana; las especies se distribuyen individualmente a lo largo de gradientes ambientales independientemente de las otras especies, y la coexistencia es un resultado casual de las similitudes en requisitos y tolerancias (Gleason 1926). (3) Tablero de ajedrez; este patrón de distribución está dado por una fuerte competencia donde los rangos de distribución por pares de especies son mutuamente excluyentes (Diamond 1975). (4) Uniformemente dispersada; esta distribución es debido a que la competencia entre las especies provoca que éstas se distribuyan de manera uniforme a lo largo de gradientes formando comunidades no discretas (Tilman 1982). (5) Al azar; en este modelo no hay un patrón de distribución de las especies (Simberloff 1983). (6) Subconjuntos anidados; las comunidades pobres en especies forman conjuntos anidados de comunidades cada vez más ricas en especies (Patterson y Atmar 1986). Adicionalmente, también se

han propuesto seis cuasi-estructuras (Presley *et al.* 2010) (Figura 1.1): g) cuasi-anidada con pérdida de especies y agrupamiento positivo, h) cuasi-anidada con pérdida de especies y agrupamiento al azar, i) cuasi-anidada con pérdida de especies y agrupamiento negativo, j) cuasi-Clementsiana, k) cuasi-Gleasoniana y l) cuasi-uniformemente dispersada. Estas cuasi-estructuras tienen las mismas características que sus estructuras básicas asociadas, excepto que el recambio de especies no es significativamente diferente de lo esperado por el azar. Por ejemplo: una metacomunidad anidada puede presentar pérdida de especies con una distribución hiperdispersada, al azar o agrupada (Presley *et al.* 2010).

Para distinguir cuál estructura caracteriza a una metacomunidad particular, Leibold y Mikkelsen (2002) propusieron un método cuantitativo a partir de tres elementos estructurales de las metacomunidades (EMS, por sus siglas en inglés): coherencia (grado de continuidad de las especies a lo largo de un gradiente), recambio de especies (reemplazo de una especie con otra entre comunidades) y agrupación de límites de rangos de distribución de las especies (grado en que los conjuntos de especies coexisten) (Figura 1.1). Recientemente, estos EMS se han aplicado para explorar el efecto de la pérdida de diversidad en la dinámica de la estructura metacomunitaria (Ellis *et al.* 2006, Azeria y Kolasa 2008, Keith *et al.* 2011, Newton *et al.* 2012, Erös *et al.* 2014).

Esta dinámica de las metacomunidades, a su vez, está ligada a los procesos de invasión-colonización, que son influenciados por la capacidad de los individuos de una población para establecerse en un área diferente a la cual provienen y por la susceptibilidad (invasibilidad) de una comunidad a que las especies que llegan de otras regiones o parches logren establecerse (Lonsdale 1999, Davis 2005,



Richardson y Pyšek 2006). Así, las comunidades locales se estructuran por factores bióticos y abióticos locales, pero también influye la dispersión de especies entre comunidades vecinas cercanas o lejanas (Matias *et al.* 2013).

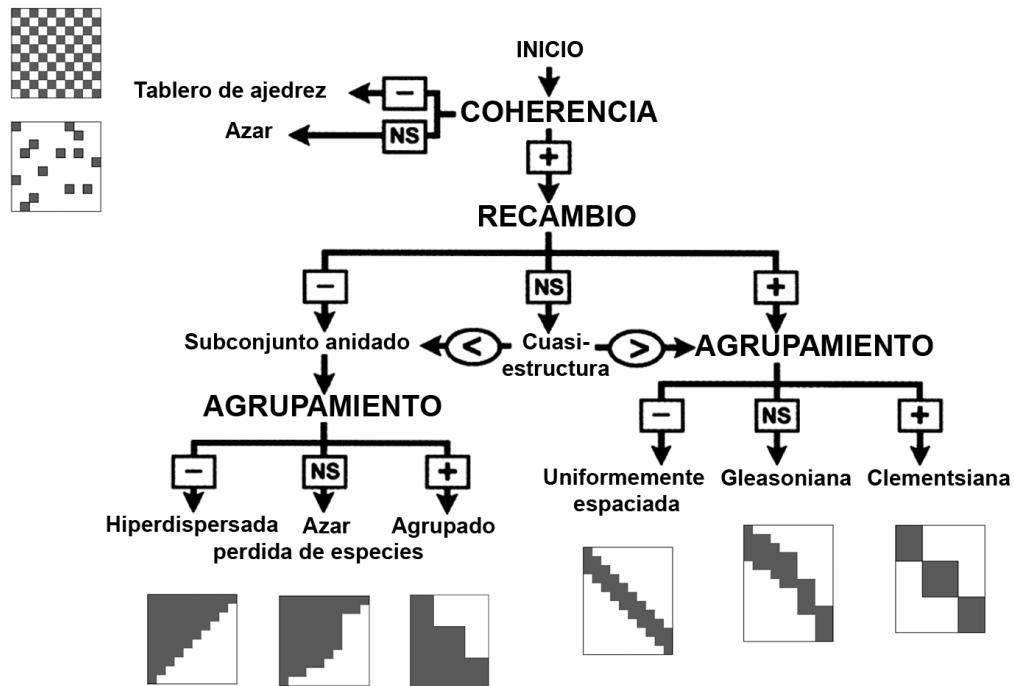


Figura 1.1. Representación gráfica de las posibles combinaciones de los EMS para diferenciar entre las seis estructuras idealizadas (Leibold y Mikkelson 2002) y las seis cuasi-estructuras asociadas (Presley *et al.* 2010). Modificado de Presley y colaboradores (2010).

De acuerdo con Shea y Chesson (2002), las invasiones involucran tres fases: el transporte de organismos a un nuevo lugar, el establecimiento y el incremento de la población en la nueva localidad; por lo tanto, para que una especie logre germinar y establecerse, debe de pasar filtros tanto bióticos como abióticos, por lo que la respuesta de las especies a factores tales como disponibilidad de recursos,

presencia de enemigos naturales y condiciones del ambiente físico, así como su dinámica en espacio y tiempo, determina si se lleva a cabo o no la invasión (Baker 1989, Kolar y Lodge 2001, Shea y Chesson 2002, Lockwood *et al.* 2005, Theoharides y Duker 2007).

### *1.2. Estrategias de dispersión*

Como primer paso las especies deben poder llegar a un nuevo sitio, para lo cual su capacidad de dispersión es importante ya sea a corta o a larga distancia, porque de eso depende que logren llegar a lugares adecuados, además de que permite la persistencia de las especies en parches con baja densidad poblacional, favorece la recolonización de hábitats, fomenta la variabilidad genética y la diversidad de especies (Fischer *et al.* 1996, Wunderle 1997, Kiviniemi y Eriksson 1999, Cain *et al.* 2000, Jakobsson y Eriksson 2000, Calviño-Cancela 2002, Leibold y Norberg 2004, Holyoak *et al.* 2005, Muller-Landau y Hardesty 2005, Pueyo *et al.* 2008, Venable *et al.* 2008). Para sortear estos filtros existe una gran variabilidad interespecífica de estrategias de dispersión (Wilson 1992, Levin 2000, Römermann *et al.* 2005, Muller-Landau *et al.* 2008), lo que probablemente genera un gradiente de características, tanto morfológicas como fisiológicas, en las diásporas (unidad de dispersión vegetal; semillas y frutos en este trabajo) presentes en una comunidad. También existen diferentes vectores por los que las diásporas se pueden dispersar cortas o largas distancias, y muchos sistemas de clasificación están comúnmente basados en la morfología (Sorensen 1986, Westoby *et al.* 1990, Willson *et al.* 1990, Cain *et al.* 2000). En este sentido, algunos autores, como Howe y Richter (1982) y Willson *et al.* (1990), mencionan que las características morfológicas de los frutos y

semillas generalmente indican el tipo de dispersión; por ejemplo, las diásporas que presentan ganchos, espinas o sustancias pegajosas son dispersadas cuando se adhieren al pelaje o a las plumas de los animales (epizoocoria), en cambio, las diásporas con alas o pelos son dispersadas por viento (anemocoria) y las diásporas con pulpa carnosa son dispersadas internamente por animales (endozoocoria). Así, a todas estas características que pueden determinar un tipo de dispersión en particular se les conoce como “síndrome de dispersión” (van der Pijl 1969, Sorensen 1986, Willson *et al.* 1990) y a la proporción de síndromes de dispersión en algún tipo de comunidad vegetal se le llama “espectro de dispersión” (van der Pijl 1969, Gentry 1982, Howe y Smallwood 1982, Hughes *et al.* 1994, Arbeláez y Parrado-Rosselli 2005). Generalmente, las diásporas presentan más de un tipo de dispersión, ya que la falta de un vector específico impediría este proceso (Besnier 1989, Nathan 2006). Al poder ser dispersadas por varios vectores, dependiendo de éste, los frutos o semillas de una misma especie pueden dispersarse a diferentes distancias (Poschlod *et al.* 2013) y, además, hay que añadir otros factores que entran en juego, como las características de las plantas y las condiciones ambientales, que aumentan esta variabilidad de dispersión en una escala espacial y temporal (Vittoz y Engler 2007). Las características de las diásporas pueden influir en la distribución tanto espacial (distancia recorrida) como temporal (persistencia en el banco de semillas), así como en la germinación y en el establecimiento de las plántulas (Willson y Traveset 2000, Croteau 2010). Por otro lado, la variación en el espectro de dispersión también puede ser afectado por factores bióticos o abióticos, como la humedad, la precipitación, la cobertura o por el recambio de especies. Por ejemplo, la cobertura del dosel que permite una mayor o menor velocidad del

viento, en tanto que la altura de las plantas a la cual se liberan las semillas parece marcar una tendencia de que los arbustos y hierbas presenten mayor proporción de diásporas que se dispersan por zoocoria o autocoria (Griz y Machado 2001, Butler *et al.* 2007, Thorsen *et al.* 2009, Jara-Guerrero *et al.* 2011). La dispersión a grandes distancias, al parecer, tiene más ventajas que desventajas, ya que evitaría la competencia intraespecífica, la endogamia y la depredación, pues de no ocurrir habría una alta densidad de semillas alrededor de la planta madre (Willson y Traveset 2000, Guzmán y Stevenson 2011).

Se ha reportado que en las zonas desérticas hay una cierta tendencia hacia una dispersión a corta distancia debido a que los sitios seguros son escasos y están inmersos en una matriz desfavorable para la supervivencia de plántulas, por lo que la apuesta aparente es quedarse cerca de la planta madre (Ellner y Shmida 1981, Navarro *et al.* 2009, García-Fayos *et al.* 2013). Por lo tanto, la dispersión a corta distancia podría estar ocasionando una limitación de propágulos entre parches y que los parches con baja riqueza de especies posiblemente continúen así porque no llegan semillas de los parches vecinos (Marco *et al.* 2011). Así, a nivel de metacomunidad es importante considerar la distancia que separan a las comunidades locales como un estimador de la conectividad entre parches, suponiendo que la dinámica de la metacomunidad se puede explicar por invasiones recurrentes y porque la composición de especies de parches adyacentes es más similar que la de parches distantes debido a una mayor dispersión a cortas distancias (Nekola y White 1999, Moritz *et al.* 2013).

### 1.3. Dinámica de la lluvia y banco de semillas

La lluvia de semillas y el banco de semillas son componentes clave de la dinámica de las comunidades vegetales, pues el banco, en particular, representa la reserva de semillas maduras viables en el suelo (Roberts 1981). La formación del banco de semillas inicia con la lluvia de semillas, es decir, con la llegada de las semillas al banco, lo cual puede depender de la cantidad de semillas que producen las plantas (Wookey *et al.* 1995, Peñuelas *et al.* 2004, Walck *et al.* 2005), la altura a la que son liberadas (Nathan *et al.* 2002, Tackenberg 2003, Heydel *et al.* 2014), la disponibilidad de vectores y de la capacidad de dispersión (Nathan *et al.* 2008, Horn *et al.* 2012), así como de las estaciones climáticas (Hughes *et al.* 1994, Justiniano y Fredericksen 2000, Griz y Machado 2001). Además, las condiciones del suelo y del clima, la presencia de depredadores y/o competidores también influyen en la supervivencia de las semillas en el suelo (Leishman *et al.* 2000, Blaney y Kotanen 2001, Wagner y Mitschunas 2008, Walck *et al.* 2011, Saatkamp *et al.* 2013). Todos estos factores varían en el tiempo, entre comunidades, entre especies y entre semillas de la misma especie, por consiguiente, las características que aumentan o disminuyen la supervivencia de las semillas en el suelo dependen tanto del ambiente como de la especie (Saatkamp *et al.* 2013). Respecto a la dispersión en el tiempo, algunas semillas germinan pronto; sin embargo, las que forman un verdadero banco de semillas son las que logran permanecer incluso por varios años viables en el suelo al inhibir su germinación cuando las condiciones no son adecuadas (De Souza-Maia *et al.* 2006, Thompson 2000). Así, de manera general, hay tres tipos de bancos de semillas (Thompson 1987, Walck *et al.* 2005): *i*) los transitorios, cuyas especies persisten en el suelo menos de un año (germinan, son

depredadas o pierden viabilidad); *ii*) los persistentes de corto plazo, las semillas permanecen en el suelo por más de un año y hasta 5 años; *iii*) y los persistentes de largo plazo, son bancos con semillas de especies que persisten en el suelo por lo menos 5 años. Estos cortes de tiempo entre las categorías, al parecer, de acuerdo con Poschlod y colaboradores (2013), son debido a que la mayoría de los experimentos de bancos de semillas en campo no duran más de ese tiempo, a pesar de que algunas semillas han logrado durar mucho más tiempo hasta cientos de años como *Verbascum blattaria* L., *Verbascum thapsus* L. y *Malva rotundifolia* L. (Kivilaan y Bandurski 1981) o hasta miles de años, como *Nelumbo nucifera* Gaertn. (Shen-Miller *et al.* 1995, Sallon *et al.* 2008). Se han descrito tres procesos principales para la salida de las semillas del banco de semillas: *i*) germinación; *ii*) mortalidad por envejecimiento; o *iii*) depredación (incluyendo el ataque de microbios u hongos) (Saatkamp *et al.* 2013).

Se considera que el banco de semillas puede tener un papel considerable en la regeneración comunitaria, cuando mamíferos, viento y heladas crean brechas o claros, lo cual confiere resistencia a las comunidades frente a disturbios naturales moderados (Kjellsson 1992, Kalamees y Zobel 2002), así como a cambios antropogénicos intensivos como desmontes, incendios y uso de suelo agrícola (Venable y Brown 1988, Grime 1989, McDonald *et al.* 1996). De acuerdo con Bekker y colaboradores (1997), algunas especies quedan como relictos en los bancos de semillas de comunidades diversas a pesar de un uso intensivo del suelo, de modo que pueden lograr reestablecerse. Por este motivo, los bancos de semillas a menudo sirven como reservorios de diversidad taxonómica y genética que amortiguan cambios drásticos en las poblaciones de plantas e influyen en las

trayectorias de la vegetación posteriores a un disturbio, dado que a veces el banco de semillas difiere en la composición y relaciones de abundancia de la comunidad original debido a diferencias interespecíficas en producción de semillas, dispersión y longevidad (Kalamees y Zobel 2002, Royo y Ristau 2012), así como a diferencias en las condiciones microambientales en el tiempo y en el espacio.

La lluvia de semillas es una expresión del proceso de dispersión que mantiene la conexión entre las comunidades locales en un escenario metacomunitario y se hipotetiza que tiene fuertes componentes estocásticos (Gleason 1926). La dispersión, en general, puede ser representada como una función exponencial negativa debido a que el número de semillas dispersadas disminuye con el aumento en la distancia desde la planta madre (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990, Seidler y Plotkin 2006, Tercero-Bucardo y Rovere 2010). Al parecer, en áreas semidesérticas se presenta en forma agrupada, y está siendo influenciada por el tipo de dispersión; esto a su vez, influye en la heterogeneidad espacial del banco de semillas dada por procesos de colonización y extinción, en donde además entran en juego las diferencias interespecíficas en la persistencia de las semillas (Schiffman y Johnson 1992). El patrón inicial de la lluvia de semillas puede ser agrupado, aunque, debido a procesos disgregantes como la depredación de las semillas, germinación diferencial, movimiento del suelo por animales o dispersión secundaria, este patrón puede modificarse en el banco de semillas (Plue *et al.* 2010). El síndrome de dispersión aparentemente influye en la composición y abundancia del banco de semillas. Kjellsson (1992), por ejemplo, encontró que en un bosque caducifolio danés las especies atelócoras, autócoras y anemócoras están presentes en mayor proporción en el banco de semillas que en la vegetación

establecida, mientras que las especies zoócoras fueron raras en el banco, pero abundantes en la vegetación, de modo que la proporción del tipo de dispersión presente en una comunidad depende del sistema que se considere (banco de semillas o vegetación establecida). Por otro lado, se han relacionado características funcionales de las especies con la formación de bancos de semillas como son la forma de vida, tamaño y forma de las semillas, tipo de testa, fenología, etc. (Christian y Stanton 2004, Couvreur *et al.* 2005, Valenta *et al.* 2015, Metzner *et al.* 2017, Jara-Guerrero *et al.* 2020). En algunos estudios han encontrado que las especies que no forman parte de los bancos de semillas dependen de su capacidad de dispersarse en el espacio, mientras que las especies con dispersión a corta distancia, al parecer, son las que persisten más en el banco y su dispersión es en el tiempo (von Blanckenhagen y Poschlod 2005).

El papel de los procesos deterministas frente a los estocásticos también ha sido tema de debate en la estructuración de las comunidades vegetales ya establecidas, así como en el ensamble y dinámica de los bancos de semillas. De manera general se ha sugerido, por un lado, que si los factores más importantes fueran los deterministas (*e.g.*, longevidad y latencia), los bancos se mantendrían estables en el tiempo y convergerían en un conjunto de especies con semillas persistentes (Kjellsson 1992, Plue *et al.* 2010, Royo y Ristau 2012). Por otro lado, si los factores estocásticos o factores ambientales fueran los que están determinando la dinámica (*e.g.*, disponibilidad de luz, profundidad de enterramiento y humedad del suelo), entonces la composición de la comunidad tendería a divergir o converger en el tiempo, presentando una dinámica impredecible (Royo y Ristau 2012).



En una revisión exhaustiva, no encontramos evidencia de estudios de banco y lluvia de semillas a nivel de metacomunidad, aun cuando Saatkamp y colaboradores (2013), propusieron que es importante explorar la influencia de los procesos estocásticos y revisar si las comunidades de vegetación establecida están relacionadas con los bancos de semillas a nivel regional o metacomunitario considerando las distancias entre parches. En cuatro zonas áridas de Norteamérica se ha encontrado que la mayor parte del banco de semillas está compuesto por plantas anuales ( $66.25 \pm (e.e) 9.9 \%$ ), seguido por arbustos perennes ( $19.5 \pm 6.6 \%$ ) (Guo *et al.* 1999). Bajo el supuesto de que las plantas anuales son las principales formadoras de bancos de semillas en las zonas áridas y semiáridas, la mayoría de los estudios han evaluado la viabilidad de este grupo de plantas en experimentos de campo (enterrar semillas y después en diferentes tiempos probar su viabilidad) (Pake y Venable 1996, Gutterman 2000, Venable *et al.* 2008, Siewert y Tielbörger 2010). Los estudios de plantas perennes para las zonas áridas de México se han centrado más en el grupo de las cactáceas (Rojas-Aréchiga y Batis 2001, Montiel y Montaña 2003, Bowers 2005, Muro-Pérez *et al.* 2014). En general se ha encontrado que las semillas enterradas se benefician porque logran escapar de la depredación, de las altas temperaturas y de germinar en una estación desfavorable (Flores-Cano *et al.* 2012, Ooi *et al.* 2012) y en los paisajes áridos y semiáridos es una estrategia de varias especies de plantas para dispersarse en el tiempo en estos entornos impredecibles y hostiles (Gutterman 2000, Jurado y Flores 2005, Venable 2007, Peters *et al.* 2011). Algo importante es que si la profundidad de enterramiento es mayor a la que la radícula necesita para emerger cuando las condiciones son favorables para germinar, las semillas podrían no hacerlo o si germinan morirán las

plántulas enterradas (Vander Wall 1993, Traba *et al.* 2004, Renard *et al.* 2010). Por ello, una combinación de varias condiciones debe de cumplirse para permanecer en el banco o para germinar (humedad, temperatura, luz) y las respuestas de las semillas a combinaciones diferentes de estas condiciones son específicas de cada especie (Bowers 2005, Fenner y Thompson 2005, Santini y Martorell 2013, Bastos *et al.* 2018).

#### *1.4. Invasibilidad de las comunidades*

Por otra parte, existe controversia sobre si hay una relación entre la diversidad de especies y la invasibilidad de las comunidades. Diversos trabajos sobre invasiones de plantas han mostrado que las comunidades con una alta diversidad son menos susceptibles al establecimiento de especies invasivas, como resultado de una limitación de espacios vacíos (Tilman *et al.* 1997, Naeem *et al.* 2000, Meiners *et al.* 2001, Brown y Fridley 2003, Davis 2005). Sin embargo, Davis y colaboradores (2000) mencionan que no hay necesariamente una relación entre la diversidad de especies y la invasibilidad de una comunidad, además, consideran que la invasibilidad no es un atributo estático o permanente, sino una condición que puede fluctuar con el tiempo. Por otro lado, Lonsdale (1999) considera que la invasibilidad es una propiedad emergente de las comunidades, consecuencia de varios factores, que incluye condiciones físicas (temperatura, humedad, radiación solar, pH del suelo), disponibilidad de recursos (espacio, nutrientes), presencia de enemigos naturales (competidores, depredadores, herbívoros), régimen de disturbios ambientales y la habilidad competitiva de las especies residentes. Así, una comunidad presenta alta invasibilidad cuando las especies que están llegando

logran establecerse y persistir (Burke y Grime 1996, Lonsdale 1999); esto también depende de las características y requerimientos de las especies que están llegando y de la composición de la comunidad (identidad de las especies), ya que es probable que en algunas comunidades haya especies que inhiban o faciliten el crecimiento de nuevas especies en las áreas cercanas a ellas (Grime 1997, Crawley *et al.* 1999, Richardson *et al.* 2000, Lepš *et al.* 2001, Booth *et al.* 2003).

### 1.5. Dinámica de metacomunidades en zonas áridas

El establecimiento de nuevas plantas en zonas áridas y semiáridas está limitado por prevalencia de altas temperaturas y radiación solar, baja disponibilidad de agua y de nutrientes en el suelo, así como por la presencia de depredadores, entre otros factores (Shreve 1931, Turner *et al.* 1966, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Esparza-Olguín *et al.* 2002), que regulan el establecimiento, mortalidad y distribución de las plántulas (Noy-Meir 1973, Ogle y Reynolds 2004, Schwinning y Salas 2004, Miriti 2007). Por lo cual, en estos ambientes, las plántulas de algunas especies logran emerger y establecerse mejor debajo de plantas nodrizas donde las condiciones ambientales son amortiguadas, hay aumento en la humedad y en la concentración de nutrientes del suelo, así como una disminución de la temperatura y la radiación solar en comparación con las áreas abiertas (Muller 1953, Turner *et al.* 1966, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Flores y Jurado 1998, Flores y Jurado 2003, Castro *et al.* 2004, Castillo-Landero y Valiente-Banuet 2010, Medeiros y Drezner 2012, Von Holle 2013). En estas zonas, las plantas nodrizas son generalmente especies de la familia Fabaceae Lindl., como *Mimosa luisana*, *Olneya tesota* A.Gray, *Parkinsonia praecox*, *Parkinsonia microphylla* Torr., *Prosopis articulata* S.Watson y *Prosopis*

*laevigata*, entre otras (Carrillo-García *et al.* 1999, Flores y Jurado 2003, Perroni-Ventura *et al.* 2006), se han reportado 147 especies nodrizas de 40 familias (Flores y Jurado 2003). Estas plantas crean microambientes denominados “islas de recursos”, ya que son formadoras de suelo que puede ser un factor crítico para que algunas plantas logren establecerse (Carrillo-García *et al.* 1999, Bashan y de-Bashan 2010). Debajo de la copa de estas especies se ha encontrado una gran diversidad de especies donde no solo hay interacciones entre las plantas establecidas sino también con otros grupos de organismos (artrópodos, mamíferos, hongos, etc.) (Davidson *et al.* 1984, McAuliffe 1986, Carrillo-García *et al.* 1999, López-Pintor *et al.* 2003, Perroni-Ventura *et al.* 2006, García-Chávez *et al.* 2010, Bernal-Ramírez *et al.* 2019). Por lo tanto, las podemos considerar como microcosmos naturales donde podemos abordar preguntas sobre la estructura y ensamble de comunidades (Srivastava *et al.* 2004, Talaga *et al.* 2015). El cómo se estructuran las comunidades locales puede ser entendido a partir de invasiones recurrentes que se dan entre diferentes parches en una metacomunidad y de la invasibilidad de las comunidades.

#### *1.6. Dinámica en comunidades vegetales del valle de Zapotitlán, Puebla*

Hay pocos estudios a largo plazo que cuantifiquen los cambios en metacomunidades de plantas de zonas secas intertropicales (Miller *et al.* 2012, Stewart *et al.* 2014, Abella *et al.* 2019) a pesar de que estos ambientes son de gran importancia debido a su alta diversidad y endemismo de especies de plantas. Aproximadamente 60% de las plantas que crecen en las áreas semiáridas de México son endémicas (Rzedowski 1978). Para la zona semidesértica del valle de

Zapotitlán, Puebla, Zavala-Hurtado (1982) y Sandoval-Palacios (2010) analizaron cambios en la estructura vegetal de 26 parches de tres tipos de vegetación en dos tiempos (1980 y 2003) (Tabla 1.1). Ellos encontraron que los parches de dos tipos de vegetación (matorral espinoso y cardonal) eran estables en su abundancia y composición de especies (*sensu* Rahel 1990). Por el contrario, el tercer tipo de vegetación (tetechera) mostró cambios en la abundancia y composición de especies, ya que varios de sus parches registrados en 1980 fueron reemplazados por especies componentes de los matorrales. Estos cambios, según estos autores, parecieron implicar una "invasión" de una comunidad por otra. Una posible razón de estos cambios puede deberse a la capacidad de las plantas para alcanzar un hábitat adecuado, que es un factor decisivo que afecta la estructura y persistencia de las comunidades naturales. Además, en algunos de los parches hubo desmonte y posterior abandono de tierras sin un proceso de regeneración notable. Por lo tanto, considerando que este conjunto de parches está conectado por dispersión dentro de una metacomunidad, intentamos explicar, al menos parcialmente, ésta dinámica a partir de las características de historia de vida las especies presentes en las comunidades locales y de las características bióticas y abióticas de este ecosistema, y evaluar si estos cambios reportados han influido en la estructura de la metacomunidad.

Con base en esta información, surgieron las siguientes preguntas: ¿es posible definir la dispersabilidad de una comunidad vegetal a partir de rasgos morfométricos y funcionales de dispersión de los propágulos, así como del síndrome de dispersión de sus especies componentes? ¿esta dispersabilidad puede estar influyendo en el recambio de especies características del matorral en algunos de

los parches de tetechera? ¿cuál es la relación entre la capacidad de dispersión de las especies y la amplitud de su distribución en los parches, tanto en la lluvia y banco de semillas como en la vegetación establecida? ¿qué filtros determinan que las especies logren permanecer en el banco de semillas, germinar y establecerse? ¿una posible relación entre el banco de semillas, lluvia de semillas y vegetación establecida puede evaluar la susceptibilidad de la comunidad a ser invadida? ¿los cambios encontrados en la composición de las comunidades locales tienen un efecto en la estructura de la distribución espacial de las especies en la metacomunidad? y ¿cuál es la importancia relativa de filtros medioambientales y de la distancia geográfica, como estimador de dispersión, entre parches en la estructura de la metacomunidad?

**Tabla 1.1. Tres tipos de vegetación caracterizados por Zavala-Hurtado (1982) y Sandoval-Palacios (2010) en 1980 y en 2003, respectivamente. Se indica el número de sitios pertenecientes a cada tipo de vegetación en cada muestreo y las especies características (dominantes)**

Tipo de vegetación	Número de unidades de muestreo		Especies características
	1980	2003	
cardonal	7	7	<i>Cephalocereus columna-trajani</i> <i>Bursera arida</i> <i>Hechtia tehuacana</i> <i>Agave kerchovei</i> <i>Plumeria rubra</i>

**Tabla 1.1. (Continúa)**

Tipo de vegetación	Número de unidades de muestreo		Especies características
	1980	2003	
tetechera	16*	4	<i>Cephalocereus tetetzo</i> <i>Varronia curassavica</i> <i>Opuntia tomentosa</i> <i>Lantana camara</i> <i>Pseudosmodingium andrieuxii</i>
matorral	4	15	<i>Vachellia constricta</i> <i>Agave marmorata</i> <i>Parkinsonia praecox</i> <i>Prosopis laevigata</i> <i>Myrtillocactus geometrizans</i>

\* Uno de estos parches se transformó en campo de cultivo.

## II. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Para responder a estas preguntas, probamos las siguientes hipótesis:

1) Las características del ciclo de vida de las especies que están relacionadas con sus estrategias de dispersión determinan su dispersabilidad (capacidad de dispersión), por lo que es posible establecer un valor de este rasgo a nivel de especies, así como un indicador de dispersión a nivel de comunidad considerando diferencias interespecíficas en estas estrategias.

2) Si la capacidad de dispersión de los componentes de una comunidad vegetal es mayor que la de una comunidad adyacente, entonces puede haber una tendencia a la invasión de la primera a la otra, lo que cambia la estructura del paisaje.

3) En las diferentes comunidades locales que conforman la metacomunidad, las especies con mayor capacidad de dispersión estarían más frecuentemente representadas y en mayor abundancia tanto en la lluvia como en el banco de semillas que las especies con menor dispersabilidad, cuya distribución espacial estaría más restringida a ciertas comunidades locales.

4) Considerando que en una comunidad local con baja invasibilidad los propágulos que llegan de otras comunidades podrán permanecer en el banco de semillas, pero no establecerse, por lo que no habrá una correspondencia entre la composición del banco de semillas y de la vegetación establecida. Si, por el contrario, los propágulos que llegan logran establecerse, la composición del banco de semillas tendrá una correspondencia con la vegetación establecida y la comunidad tendrá una relativamente alta invasibilidad.

5) Las especies con mayor capacidad para dispersarse por anemocoria o zoocoria persistirán más en el banco de semillas por una mayor viabilidad y por un efecto de



masa (lluvia constante de propágulos) que las especies que se dispersan por autocoria.

6) Los factores abióticos, relacionados con factores climáticos y características del suelo, y los bióticos como diversidad de especies y depredación/herbivoría, son filtros que seleccionan a las especies de acuerdo con sus tolerancias a condiciones locales.

7) Debido a una homogeneización en la composición de las especies a nivel de metacomunidad, esperamos que el recambio de especies y el agrupamiento de los límites de distribución disminuyan, dando como resultado un cambio de una estructura clementsiana o cuasi-clementsiana en 1980 hacia una estructura gleasoniana o cuasi-gleasoniana en 2003.

8) Si en 1980 la estructura de la metacomunidad es clementsiana, entonces las variables ambientales (factores determinísticos) explicarían al menos parcialmente la estructura de la metacomunidad. Si la estructura de la metacomunidad en 2003 implicara una mayor independencia entre los rangos de distribución de la especie, esperaríamos que los filtros ambientales fueran de menor importancia ese año.

El objetivo general de este trabajo es analizar la dinámica de la estructura de metacomunidades vegetales en un ecosistema semiárido en el valle de Zapotitlán, Puebla a partir de las características de las especies relacionadas con la capacidad para llegar y establecerse en un nuevo parche y la susceptibilidad de las comunidades establecidas a ser invadidas; estos aspectos se abordaron a dos niveles de resolución espacial: paisaje y microcosmos dentro de comunidades locales.

Los objetivos particulares son:

- i) Relacionar algunas características de historia de vida de las especies relacionadas con su capacidad de dispersión a través de un índice de dispersabilidad.
- ii) Describir la dinámica de la lluvia de semillas y banco de semillas de las diferentes comunidades locales.
- iii) Analizar la persistencia de propágulos de especies con diferente dispersabilidad en el banco de semillas.
- iv) Analizar la germinación y establecimiento de plántulas con diferente dispersabilidad en parches de vegetación con diferentes condiciones medioambientales (humedad, temperatura, radiación, suelos, diversidad de especies, cobertura vegetal, depredación y herbivoría) que pueden definir su invasibilidad.
- v) Inferir la invasibilidad de las comunidades a partir de la llegada y permanencia de propágulos mediante la correspondencia entre la composición de la lluvia de semillas, banco de semillas y vegetación establecida.
- vi) Relacionar la dispersabilidad, la persistencia en el banco de semillas, el establecimiento de las especies y la invasibilidad de las comunidades locales con los cambios temporales observados en la metacomunidad.
- vii) Evaluar los cambios en la estructura de la metacomunidad en el tiempo, a partir de la ordenación de la distribución de las especies en un gradiente ambiental y espacial.

### III. MÉTODOS

#### 3.1. Zona de estudio

La realización de este trabajo se llevó a cabo en el valle de Zapotitlán que se localiza dentro de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Figura 3.1). El valle de Zapotitlán comprende una superficie aproximada de 413.89 km<sup>2</sup>, con un rango altitudinal de 1280-2720 m s.n.m., el cual se considera una subcuenca (cuenca local). Se localiza en el límite suroeste del valle de Tehuacán (18° 11' y 18° 25' de latitud norte, 97° 39' y 97° 22' de longitud oeste), en el estado de Puebla, dentro de la zona semiárida poblano-oaxaqueña (Vite *et al.* 1992) y emplazada en la sombra de lluvia de la Sierra Madre Oriental. Su vegetación incluye matorral xerófilo descrito por Rzedowski (1978) y presenta una gran variación dependiendo de los elementos fisonómicamente dominantes, como son las tetecheras de *Cephalocereus tetetzo* (F.A.C.Weber ex J.M.Coult.) Diguet, los izotales de *Yucca periculosa* Baker o de *Beaucarnea gracilis* Lem., los cardonales de *Cephalocereus columna-trajani* (Karw. ex Pfeiff.) K.Schum. o de *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Ricoob., la selva baja espinosa perennifolia donde predomina *Prosopis laevigata* (Humb. y Bonpl. ex Willd.) M.C.Johnst., la selva baja caducifolia donde predominan las familias Fabaceae, así como diversos tipos de matorrales espinosos, inermes o parvifolios-esclerófilos (Zavala-Hurtado 1982, Villaseñor *et al.* 1990, Osorio *et al.* 1996). El clima es cálido y semiárido del tipo BS<sub>0</sub>hw" (W)(e)(g) (García 1981) con lluvias en verano y presentándose una canícula bien definida a mitad del período de lluvias, con una precipitación promedio anual de 380-400 mm y una temperatura media anual de 18 a 22° C (Zavala-Hurtado *et al.* 1996). Existen una gran diversidad de afloramientos geológicos y tipos de suelo generalmente someros, pedregosos y

halomórficos con diferentes estados de alcalinidad y salinidad, entre los cuales sobresalen los litosoles calcáreos rocosos y poco profundos que derivan primordialmente de rocas sedimentarias y metamórficas, los cambisoles cálcicos, rendzinas, vertisoles, regosoles, fluvisoles cálcicos y los xerosoles cálcicos derivados de evaporitas (Zavala-Hurtado 1982, Osorio *et al.* 1996). El valle forma parte de la cuenca alta del Papaloapan (Miranda 1948) que es irrigado por el río Zapotitlán, que junto con el río Tehuacán forman el río “El Salado”, uno de los principales afluentes del Papaloapan.

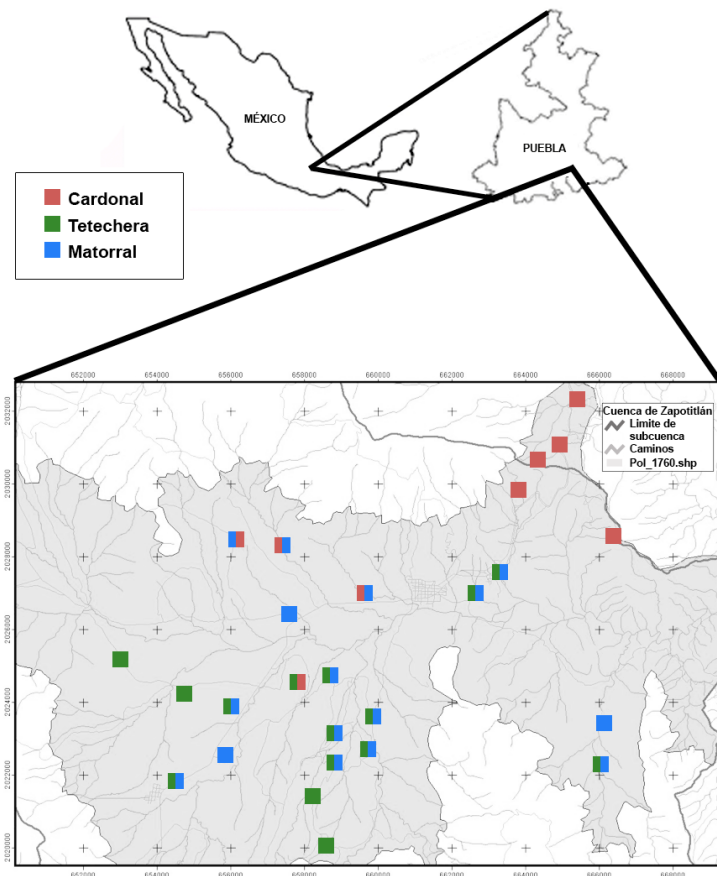


Figura 3.1. Distribución de 26 sitios de muestreo en el valle semiárido de Zapotitlán (cuadrados de color), donde se definió la metacomunidad de estudio (Zavala-Hurtado 1982, Sandoval-Palacios 2010). El color en el lado izquierdo de cada cuadrado representa el tipo de comunidad registrada en el muestreo de 1980 y el color en el lado derecho el tipo de comunidad registrada en 2003: rojo = cardonal; verde = tetechera; azul = matorral

### 3.2. Gradiente de dispersión metacomunitario

Complementamos el análisis realizado por Jiménez (2009) para caracterizar la dispersabilidad de frutos en la metacomunidad bajo estudio, para llevar la resolución de la caracterización a nivel de semillas a partir de material proveniente de recolecciones ya realizadas. Además, llevamos a cabo recolecciones complementarias en los mismos nueve parches que fueron seleccionados previamente para hacer la caracterización de los frutos (Jiménez 2009), tres de cada tipo de vegetación (Figura 3.1). Los tres sitios de cardonal se caracterizan por la presencia del cactus columnar no ramificado *Cephalocereus columna-trajani*, mientras que los tres sitios de matorral están dominados por árboles y arbustos espinosos, leguminosas, agaves y pequeños cactus, y en los de tetechera, el elemento más conspicuo es el cactus columnar *Cephalocereus tetetzo* (Zavala-Hurtado 1982).

En cada uno de estos parches marcamos al azar una parcela de 500 m<sup>2</sup>, y recolectamos 10 frutos de cinco individuos seleccionados al azar de cada especie presente en la parcela. Las recolecciones iniciales se hicieron cada mes durante un año de abril de 2007 a abril de 2008 (Jiménez 2009), para así abarcar los diferentes periodos de fructificación. Las recolecciones complementarias se realizaron de junio a diciembre del 2011. Los frutos colectados fueron colocados en bolsas de papel y transportados al Laboratorio de Ecología de la UAM-Iztapalapa. En el laboratorio las semillas fueron extraídas de los frutos y puestas a secar a temperatura ambiente. Los nombres científicos de las especies se revisaron en Plants of the World on line (POWO 2019).

Las semillas fueron pesadas en una balanza analítica Sartori BL610 (con una precisión de 0.01 g). Para medir la longitud (mm) y el ancho (mm) tomamos fotos de las semillas con una cámara Canon EOS Rebel Xsi; posteriormente, las imágenes fueron procesadas y calibradas en el programa ImageJ 1.43u para tener una matriz con las dimensiones de cada semilla (Ferreira y Rasband 2011). La presencia de estructuras de dispersión se determinó mediante observación directa y se corroboró con información bibliográfica especializada (Dávila *et al.* 1993).

Para evaluar la distancia de vuelo (anemocoria), se colocó en el piso de un cuarto (25 m<sup>2</sup>) totalmente cerrado un ventilador y una cinta métrica a partir de la base del ventilador. A una velocidad de viento promedio de  $4.08 \pm 0.01$  m/s y a una altura constante de 110 cm se liberaron 50 semillas de cada especie, y se midió la distancia recorrida por las diásporas con una cinta métrica (al 0.1 cm más cercano).

En cuanto a la dispersión por adhesión (epizoocoria), 50 semillas de cada especie se dejaron caer sobre una pieza de 60 × 50 cm de piel de cabra colocada horizontalmente, al colocar la piel verticalmente, contamos las semillas que quedaban adheridas. Posteriormente sacudimos la piel colocada verticalmente con una fuerza constante hasta que se desprendían todas las semillas (Fischer *et al.* 1996, Römermann *et al.* 2005). Se cuantificó el porcentaje de semillas adheridas y el tiempo (segundos) que permanecieron adheridas a la piel de cabra. La endozoocoria y la autocoria fueron inferidas únicamente a partir de los rasgos de la semilla y del fruto (Dávila *et al.* 1993). Los datos de la caracterización de los frutos se tomaron del trabajo previo realizado por Jiménez (2009). Consideramos estos rasgos porque podrían estar determinando la capacidad de dispersión de las especies presentes en la metacomunidad de estudio (Sorensen 1986, Westoby

*et al.* 1990, Willson *et al.* 1990, Römermann *et al.* 2005). Así, trabajos realizados por Venable y Brown (1988), Mandak y Pyšek (2001) y Römermann *et al.* (2005) han encontrado que la presencia en las diásporas de pelos, espinas, ganchos y viscosidad son importantes en la forma de dispersión, además de tener funciones de protección contra depredadores. Por otro lado, características como pulpa carnosa o tipo de dehiscencia de los frutos están asociadas con la dispersión por vectores particulares (viento, vertebrados, balística) (Westoby *et al.* 1990, Willson *et al.* 1990).

### 3.2.1. *Dispersabilidad de las especies*

La dispersión de las plantas generalmente se lleva a cabo a través de las semillas, pero muchas veces estas se dispersan incorporadas al fruto, por lo que para calcular la dispersabilidad de las especies seleccionamos la unidad de dispersión (fruto o semilla) que consideramos es la que se dispersa. Para simplificar, en este trabajo utilizamos el término “diáspora” como una denominación general que incluye a cualquiera de las dos unidades de dispersión antes mencionadas.

Para obtener un índice de dispersabilidad a nivel de especies ( $ID_E$ ), construimos una matriz de  $S$  especies por  $n$  características que se analizó mediante un análisis de componentes principales (ACP) centrado a partir de una matriz secundaria de correlación con las variables estandarizadas para eliminar el efecto del uso de variables medidas en diferentes escalas (Kovach 2007). Para facilitar la interpretación de la ordenación del ACP, el primer componente fue reescalado de 0.00 a 100.00 para tener un gradiente de dispersabilidad. El análisis de

componentes principales se realizó con la función *princomp* del paquete *stats* para R versión 4.0.3 (R Development Core Team 2020).

### 3.2.2. Dispersabilidad de las comunidades

Con base en los valores del índice de dispersabilidad de las especies ( $ID_E$ ), construimos una matriz de  $n$  comunidades locales ( $n= 26$ ) por  $S$  especies ( $S= 63$ ) para generar un índice de dispersabilidad para cada tipo de comunidad ( $ID_C$ ) a lo largo del eje 1 del ACP a partir de la matriz de varianza-covarianza (McGarigal *et al.* 2000). Para identificar las especies que determinan la dispersabilidad de cada uno de los tres tipos de vegetación, realizamos un análisis discriminante múltiple (ADM) aplicado a la matriz de índices de dispersabilidad de especies para cada una de las 26 muestras, en ambos tiempos (1980 y 2003). Utilizamos el criterio de la lambda de Wilks para evaluar la separación entre grupos (los tres tipos de vegetación), y la matriz de estructura se utilizó para identificar especies discriminatorias entre tipos de vegetación. El ACP se realizó con la función *princomp* del paquete *stats*, para el ADM usamos la función *lda* del paquete *MASS* versión 7.3-5.3 (Venables y Ripley 2002) para R versión 4.0.3 (R Development Core Team).

### 3.2.3. Distribución de los síndromes de dispersión en la metacomunidad

Con los datos obtenidos de la caracterización de las diásporas y con información bibliográfica (Dávila *et al.* 1993) determinamos el posible síndrome de dispersión de cada especie. Las especies fueron clasificadas en cuatro síndromes generales de dispersión: autocoria, anemocoria, epizoocoria y endozoocoria (van der Pijl 1969). En el grupo de autocoria (dispersión sin la ayuda de algún vector externo) incluimos



a las diásporas que se dispersan por balocoria (balística) y por barocoria (que simplemente son liberadas y caen al suelo) y en endozoocoria incluimos a las diásporas que son ingeridas y posteriormente regurgitadas o defecadas y a las especies mirmecócoras (que son recolectadas y almacenadas por hormigas). Para las especies que presentaron más de un tipo de dispersión, seleccionamos el que corresponde al más eficiente de acuerdo con Vittoz y Engler (2007). Las frecuencias de los síndromes de dispersión en el tiempo (1980 y 2003) y entre los tipos de vegetación se analizaron mediante tablas de contingencia ( $\chi^2$  = prueba de *ji-cuadrada*). Estos análisis se realizaron en el software XLSTAT 2020.4.1 (Addinsoft 2020).

### **3.3. Dinámica de la lluvia de semillas y del banco de semillas en la metacomunidad**

El proceso de invasión de propágulos en las comunidades estudiadas se exploró a partir del análisis del banco de semillas y de la entrada de semillas (lluvia de semillas). Elegimos seis parches de muestreo considerando los tres tipos de vegetación que conforman la metacomunidad de estudio (Figura 3.1): (1) cardonal (C1 y C2), (2) matorral (M1 y M2) y (3) tetechera (T1 y T2).

#### *3.3.1. Caracterización del banco de semillas*

Para la determinación de la composición y tamaño del banco de semillas en cada parche, se tomaron 10 submuestras de suelo para conformar una muestra compuesta. Usando un nucleador de 5.5 cm de diámetro por 5 cm de profundidad

se tomaron las muestras de suelo cada 5 m sobre una línea de 50 m desde un punto al azar con dirección al norte geográfico (Figura 3.2). La colecta de las muestras de banco de semillas se hizo cada cuatro meses durante un año (mayo 2011 a mayo 2012), teniendo así un área total muestreada de 240 nucleadores que corresponde a 2.83 m<sup>2</sup>. Para la extracción de semillas del suelo se tomó el total del suelo colectado en cada parche, el cual fue pasado por cuatro tamices de apertura de malla de 1, 20, 40 y 80 mm. En cada tamiz, el suelo se lavó con agua corriente y la porción de suelo que quedó se colocó en papel filtro. Se secaron las muestras a la sombra a temperatura ambiente, después de lo cual se hizo el conteo directo de las semillas con la ayuda de un microscopio estereoscópico Leica EZ4 usando la técnica de conteo directo (flotación-tamizado) propuesta por Simpson y colaboradores (1989). Una semilla se registraba como viable si ésta no se desmoronaba al presionarla con unas pinzas, o si presentaba un embrión carnoso o aceitoso al seccionarla con un bisturí (Pake y Venable 1996, Price y Joyner 1997, Clauss y Venable 2000, Morone *et al.* 2004). En general, usábamos el primer método, ya que no ocasionaba destrucción de la semilla, y solo cuando teníamos dudas, usábamos el segundo procedimiento. Las semillas fueron determinadas taxonómicamente hasta el nivel de especie por comparación directa con las semillas de referencia ya colectadas de plantas maduras y con las del Banco de Semillas de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la UNAM. Los datos de abundancia y riqueza de especies fueron transformados a raíz cuadrada  $\sqrt{(x + 0.5)}$ , por tratarse de datos discretos (Zar 1999). Comparamos la abundancia y el número de especies en los bancos de semillas entre los seis parches mediante un análisis de varianza

(ANOVA, por sus siglas en inglés). Las diferencias *post-hoc* entre los sitios se evaluaron mediante una prueba de rango de Tukey (Zar 1999). Estos análisis se realizaron en el software XLSTAT 2020.4.1 (Addinsoft 2020).



Figura 3.2. Recolección de suelo, en uno de los parches de cardonal, usando un nucleador de 5.5 cm de diámetro por 5 cm de profundidad

### 3.3.2. Caracterización de la lluvia de semillas

Para registrar la lluvia de semillas, se usaron trampas para semillas, como las descritas por Drake (1998), a tubos de PVC de 13 cm de alto y 5 cm de diámetro se les colocó, por dentro, una bolsa de tul para retener las semillas y permitir que el agua drenara fácilmente. En la parte superior se colocó un embudo de 10 cm de diámetro para evitar que los depredadores tuvieran acceso a las semillas.

Las trampas fueron de 10 cm de diámetro en la boca del embudo, 10 mm del diámetro en la punta final del embudo y 18 cm de profundidad (Figura 3.3). En cada parche, en mayo 2011, se colocaron 10 trampas directamente sobre el suelo cada 5 metros a lo largo de una línea de 50 metros. Cada mes se recogió la bolsa de tul de las trampas durante 1 año (junio de 2011 a abril de 2012; Figura 3.4). El área total muestreada por 660 trampas fue de 20.7 m<sup>2</sup>. Se registró el número de semillas acumuladas en cada trampa con la ayuda de un microscopio estereoscópico Leica EZ4 por conteo directo. Al igual que con las semillas provenientes del banco, la viabilidad de las semillas fue estimada mediante la presión con unas pinzas (Pake y Venable 1996, Price y Joyner 1997, Morone *et al.* 2004). Las semillas fueron determinadas taxonómicamente hasta el nivel de especie por comparación directa con las semillas de referencia ya colectadas de plantas maduras y con las del Banco de Semillas de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la UNAM. Los datos de abundancia y riqueza de especies fueron transformados a raíz cuadrada  $\sqrt{(x+0.5)}$  por tratarse de datos discretos (Zar 1999). Realizamos un análisis de varianza para comparar la abundancia y el número de especies en la lluvia de semillas entre los seis parches y se aplicó una prueba de rango de Tukey (Zar 1999). Estos análisis se realizaron en el software XLSTAT 2020.4.1 (Addinsoft 2020).



Figura 3.3. Trampa para semillas colocada en uno de los parches de matorral



Figura 3.4. Recolección de lluvia de semillas. Remoción y colocación de las bolsas de tul de las trampas para semillas, en uno de los parches de cardonal

### 3.3.3. Análisis de la dinámica temporal y espacial del banco y de la lluvia de semillas

Analizamos las trayectorias temporales en la composición y abundancia de semillas en banco y lluvia mediante análisis de ordenación (análisis de componentes principales y análisis de escalamiento multidimensional no métrico; McGarigal *et al.* 2000, Minchin 1987), para generar ejes de variación donde se visualizaron los patrones temporales de composición y abundancia en la lluvia y bancos de semillas. Con base en la medida de similitud de Raup y Crick (1979), modificada por Chase y colaboradores (2011) que expresa la disimilitud entre dos comunidades en relación con la expectativa nula (un indicador de diferencias de composición basado en datos de incidencia que es independiente de la riqueza de especies; Raup y Crick 1979, Chase *et al.* 2011), analizamos la distancia multidimensional entre parches del mismo tipo de vegetación (C1-C2, M1-M2 y T1-T2) y entre tipos de vegetación (C-T, C-M y T-M) para detectar convergencias o divergencias en la composición a través de las trayectorias temporales observadas.

También hicimos comparaciones en el tiempo a tres niveles de resolución numérica (Rahel 1990): composición de especies, jerarquía de abundancias y abundancias absolutas para ver la estabilidad en el tiempo de la lluvia de semillas y

del banco de semillas. Los análisis que utilizamos, propuestos por Rahel (1990) para cada uno de los tres niveles de resolución numérica, fueron: *i*) La constancia en las abundancias absolutas de un grupo de especies se comparó mediante tablas de contingencia, donde  $r$  es el número de tiempos que se comparan y  $S$  es el número de especies, y una ji-cuadrada con  $g.l. = (r - 1) \times (S - 1)$  se usó para probar la hipótesis nula de que la abundancia de especies no depende del tiempo de muestreo, por lo tanto, si no se rechaza la hipótesis nula, significa que las abundancias de especies son similares a lo largo del tiempo y podemos decir que son estables.

*ii*) La estabilidad de la jerarquía de abundancias se evaluó con el coeficiente de concordancia de Kendall ( $W$ ) que va de 0 a 1, donde 0 indica que no hay concordancias entre las clasificaciones de abundancia a través del tiempo (inestable) y un valor de 1.0 indica que hay concordancia entre las clasificaciones de abundancia (estable).

*iii*) La similitud en la composición de especies por parche se calculó utilizando el índice de similitud de Jaccard, la escala va de 0 (que indica que dos ensambles no comparten ninguna especie) a 1.0 (que indica que las composiciones de especies son iguales en el tiempo).

Los análisis de ACP, NMDS, el coeficiente de concordancia de Kendall y la matriz de similitud de Jaccard se realizaron en el software XLSTAT 2020.4.1 (Addinsoft 2020). El análisis de disimilitud de Raup-Crick, modificado por Chase *et al.* (2011), lo realizamos con la función *raup\_crick* (Chase *et al.* 2011) para R versión 4.0.3 (R Development Core Team 2020).

#### *3.3.4. Factores que determinan la dinámica temporal del banco y la lluvia de semillas*

Analizamos la contribución de los patrones fenológicos y los rasgos funcionales de las semillas relacionados con la dispersión de las especies que componen el acervo regional de especies. Mediante un análisis de correspondencia canónica (ACC) se analizaron los cambios temporales en riqueza y diversidad en función de (1) la importancia relativa de los patrones fenológicos de los frutos (primer componente principal de una matriz de proporción de individuos con frutos maduros; datos de A. Zavala-Hurtado, no publicados); (2) diversidad funcional de las características de dispersión (a partir de un análisis de conglomerados, utilizando el método de Ward) sobre cuatro características de dispersión de las especies registradas (forma, color, tamaño y estructuras de dispersión); (3) precipitación, temperatura y potencial de evapotranspiración con datos tomados de la estación meteorológica 21109 del Servicio Meteorológico Nacional, en Zapotitlán Salinas. Finalmente, comparamos los síndromes de dispersión de las diásporas presentes en la lluvia de semillas entre la época de lluvias y la época de secas para ver si hay una relación con las condiciones ambientales. Los análisis de ordenación (ACC, ACP y Conglomerados) se realizaron en el software MVSP versión 3.13 (Kovach 2007) y los análisis de regresión los hicimos en el software XLSTAT 2020.4.1 (Addinsoft 2020).

#### *3.3.5. Caracterización de la vegetación*

En cada uno de los parches se trazó un transecto en banda de 50 m de largo por 5 m de ancho (Zavala-Hurtado 1982) con dirección al norte geográfico a partir de un punto de inicio al azar. A partir de este transecto se hizo un listado de las especies

presentes (nombre científico o clave provisional) y se contó el número de individuos de cada especie para posteriormente tener la composición y abundancia de cada parche.

### *3.3.6. Correspondencia entre lluvia de semillas, banco de semillas y vegetación establecida*

Se realizaron comparaciones entre vegetación en pie, lluvia de semillas y banco de semillas utilizando la medida de similitud Raup y Crick (1979), que es recomendada cuando el esfuerzo de muestreo es diferente entre los estratos porque este índice es más robusto (Plue y Hermy 2012, Vandvik *et al.* 2015). Realizamos un análisis de escalamiento no métrico a partir de la matriz de similitud de Raup-Crick para  $r$  en dos dimensiones para la ordenación de los tres sistemas en cada parche.

Para comparar la jerarquía de abundancias entre la lluvia de semillas y el banco de semillas al nivel de la metacomunidad, usamos el coeficiente de concordancia de Kendall ( $W$ ) (Rahel 1990). Para estos análisis utilizamos el software PaST 4.03 (Palaeontological Statistics) versión 1.0.0 (Hammer *et al.* 2001).

### **3.4. Permanencia y viabilidad de las diásporas en el banco de semillas**

Para evaluar la viabilidad de las semillas en el banco elegimos las mismas seis comunidades (C1, C2, M1, M2, T1 y T2) donde llevamos acabo el muestreo de la lluvia y banco de semillas.



### 3.4.1. Especies de estudio

Para evaluar la persistencia de las semillas en el banco de semillas seleccionamos seis especies con diferente tipo de dispersión (anemocoria, zoocoria y autocoria) considerando la dispersabilidad de especies presentes en la metacomunidad ( $ID_E$ ) y la disponibilidad de semillas en las fechas de colecta. Las especies seleccionadas fueron *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto (zoocoria, dispersabilidad alta), *Mammillaria carnea* Zucc. ex Pfeiff. (zoocoria, dispersabilidad alta), *Hechtia tehuacana* Mez (anemocoria, dispersabilidad alta), *Mariosousa acatlensis* (Benth.) Seigler y Ebinger (autocoria, dispersabilidad baja), *Beaucarnea gracilis* Lem (anemocoria, dispersabilidad alta) y *Heterotheca inuloides* Cass (zoocoria, dispersabilidad alta).

#### *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto

Es una cactácea con tallo globoso a toneliforme que alcanza hasta 2 metros de altura y 1 metro de ancho. El ápice está cubierto de abundantes tricomas de color amarillo que forma una amplia zona lanosa, de circular a elíptica. Su tallo presenta hasta 60 costillas con surco intercostal profundo, gruesas y duras de color verde oscuro (Figura 3.5). Presenta areolas con 8 o 10 espinas radiales y de 1 a 4 espinas centrales, rígidas. Sus flores son solitarias, se desarrollan en el ápice, miden entre 5 y 7 cm de largo, de color amarillo intenso (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991, Arias *et al.* 2012). Los frutos son indehiscentes ( $53.03 \pm 1.2$  mm de longitud y  $13.72 \pm 0.2$  mm de ancho), amarillento, muy lanoso, pulpa blanca, con alrededor de  $157.94 \pm 11.6$  semillas de testa negra, brillante ( $2.04 \pm 0.02$  mm de longitud

y  $1.4 \pm 0.02$  mm de ancho) (Jiménez 2009). Florece entre junio y septiembre, fructifica de octubre a enero (Arias *et al.* 2012).

Es endémica de México, se distribuye en los matorrales xerófilos de los estados de Coahuila, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas (Arias *et al.* 2012).

Es una planta con valor ornamental y se usa para elaborar el dulce de acitrón, aunque para la zona de estudio este uso no está documentado (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991, Arias *et al.* 2012).

La especie está catalogada como sujeta a protección especial en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2014) y está incluida como casi amenazada (NT) en el Listado Rojo de la IUCN (Hernández *et al.* 2017).



Figura 3.5. *Echinocactus platyacanthus* en el valle de Zapotitlán, Puebla. Foto: José Alejandro Zavala Hurtado

*Mammillaria carnea* Zucc. ex Pfeiff.

Es una planta globosa con individuos solitarios o formando colonias. Su tallo mide hasta 15 cm de alto y 10 cm de ancho (Figura 3.6). Está formada por numerosos tubérculos piramidales de 0.7 a 1.1 cm de largo y de 0.4 a 1.2 cm de base, dispuestas en espiral. Sus espinas radiales (0-2) son cortas, setosas y deciduas. Posee de 4 a 6 espinas centrales subuladas, ascendentes a ligeramente curvadas. Sus flores son de color blanco-rosadas, de hasta 2.3 cm de longitud, infundibuliformes, y surgen con una distribución en corona cerca del ápice (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991, Arias-Toledo *et al.* 2000, Arias *et al.* 2012). Los frutos son claviformes de color rojo ( $11.79 \pm 0.2$  mm de longitud y  $3.2 \pm 0.05$  mm de ancho), indehiscentes, carnosos con pulpa jugosa, con  $20.8 \pm 0.6$  semillas. Las semillas ( $0.85\text{mm} \pm 0.01$  mm de longitud y  $0.56 \pm 0.01$  mm de ancho) son ovadas y presentan testa de color pardo clara (Jiménez 2009).

Es una planta endémica de México y se distribuye en los bosques tropicales caducifolios y en el matorral xerófilo de los estados de Oaxaca y Puebla. Florece entre febrero y mayo y fructifica de mayo a junio (Arias *et al.* 2012).

Sus frutos son comestibles y tiene uso ornamental (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991, Arias-Toledo *et al.* 2000, Arias *et al.* 2012).

La especie está incluida como de menor preocupación (LC) en el Listado Rojo de la IUCN (Arias *et al.* 2017).



Figura 3.6. *Mammillaria carnea* en el valle de Zapotitlán, Puebla. Foto: José Alejandro Zavala Hurtado

### *Hechtia tehuacana* Mez

Bromelia terrestre, solitaria o formando grupos pequeños (Figura 3.7). Cuando está en flor mide hasta 2.2 metros de alto. Las rosetas miden hasta 50 cm de diámetro. Sus flores están dispuestas en inflorescencias masculinas y femeninas de hasta 1.5 metros de alto, terminales, erectas, color verde (López-Ferrari y Espejo-Serna 2014). Los frutos son cápsulas ( $10.85 \pm 0.1$  mm de longitud y  $4.67 \pm 0.07$  mm de ancho), ovoides, pardas, con  $41.96 \pm 1.3$  semillas ( $3.02 \pm 0.1$  mm de longitud y  $1.16 \pm 0.05$  mm de ancho). Las semillas son fusiformes, pardas (Jiménez 2009).

Es una especie endémica de México, restringida al bosque tropical caducifolio y al matorral xerófilo del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Se utiliza como forraje para ganado, caballos y burros (López-Ferrari y Espejo-Serna 2014).



Figura 3.7. *Hechtia tehuacana* en el valle de Zapotitlán, Puebla. Foto: José Alejandro Zavala Hurtado

*Mariosousa acatlensis* (Benth.) Seigler y Ebinger

Árboles de 4 a 6 metros de alto (Figura 3.8), corteza oscura no exfoliante, hojas compuestas alternas de 50 a 150 mm de largo. Presenta inflorescencias en espigas densas axilares, solitarias o en fascículos, las flores son blancas (Rico-Arce y Fonseca 2005). Los frutos amarillentos, aplanados, rectos ( $64.19 \pm 1.3$  mm de longitud y  $13.55 \pm 0.2$  mm de ancho), dehiscentes por ambos márgenes, tienen  $6.11 \pm 0.1$  semillas de color marrón rojizo oscuro, elipsoidales ( $8.32 \pm 0.1$  mm de longitud y  $6.74 \pm 0.1$  mm de ancho) (Jiménez 2009). Florece de diciembre a junio y fructifica de febrero a diciembre. Se distribuye en los bosques tropicales caducifolios y matorrales espinosos en los estados de Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla (Rico-Arce y Fonseca 2005).



Figura 3.8. *Mariosousa acatlensis* en el valle de Zapotitlán, Puebla. Foto: Luis Alberto Bernal Ramírez

### *Beaucarnea gracilis* Lem.

Planta no leñosa de porte arbóreo que puede alcanzar hasta 6 metros de altura, con un tallo ensanchado en la base con un diámetro de hasta 2.5 metros; corteza gruesa de gris a parda, con formas geométricas poligonales (Figura 3.9). Ramas delgadas ramificadas con hojas en rosetas. Las inflorescencias (0.6 a 1 m de largo), con flores blanco-amarillentas (Rivera-Lugo y Solano 2012, Espadas-Manrique *et al.* 2017). Los frutos son cápsulas esferoidales ( $9.32 \pm 0.06$  mm de longitud y  $6.6 \pm 0.07$  mm de ancho, con las alas incluidas), amarillo pálido, con tres alas y una sola semilla de color pardo-rojiza ( $3.46 \pm 0.02$  mm de longitud y  $3.18 \pm 0.02$  mm de ancho) (Jiménez 2009).

Es endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Se distribuye en los matorrales xerófilos de los estados de Oaxaca y Puebla. Las hojas se usan para hacer sombreros y arreglos para ofrendas religiosas (Rivera-Lugo y Solano 2012, Espadas-Manrique *et al.* 2017).

La especie está catalogada como amenazada en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2014) y está incluida como en peligro de extinción (EN) en el listado rojo de la IUCN (Fuentes *et al.* 2020).



Figura 3.9. *Beaucarnea gracilis* en el valle de Zapotitlán, Puebla. Foto: José Alejandro Zavala Hurtado

*Heterotheca inuloides* Cass

Planta herbácea perenne de hasta 1.5 metros de alto, tallo erecto ramificado con hojas ensanchadas en la base con margen de entero a profundamente aserrado (Figura 3.10). Las inflorescencias de 2.5 a 4 cm de diámetro, flores liguladas. Los aquenios (frutos y semillas) son de obovados a oblanceolados, grisáceos ( $2.85 \pm 0.05$  mm de longitud y  $1.4 \pm 0.03$  mm de ancho), con tricomas y aristas. Florece de julio a noviembre.

Se distribuye en los bosques de pino-encino, pastizales, bosques tropicales caducifolios y matorral xerófilo de los estados de Colima, Ciudad de México, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Veracruz (Rzedowski y Rzedowski 2001).



Figura 3.10. *Heterotheca inuloides*, Puebla. Foto: Pedro Tenorio Lezama



### 3.4.2. Enterramiento de las semillas

Recolectamos 3 frutos de *Mammillaria carnea* y de *Echinocactus platyacanthus*, 100 frutos de *Beaucarnea gracilis*, 10 cabezuelas de *Heterotheca inuloides*, 10 frutos de *Hechtia tehuacana* y 20 frutos de *Mariosousa acatlensis*, directamente de 50 plantas de cada especie entre los meses de diciembre de 2011 y enero de 2012. En el laboratorio las semillas fueron extraídas de los frutos, revisadas (para asegurarnos de que no tuvieran larvas) con pinzas finas de disección y colocadas en bolsitas de malla de nylon con una abertura de 300  $\mu\text{m}$ . La capacidad de formación de bancos de semillas de las seis especies la evaluamos enterrando las semillas y posteriormente examinando su porcentaje y velocidad de germinación en diferentes tiempos de extracción. A finales de enero de 2012 enterramos 15 bolsitas por especie con 50 semillas y tres réplicas, distribuidas al azar, en una parcela de 1 x 1 m (dividida en tres zanjas equidistantes) ubicada en un área abierta, en cada uno de los seis sitios de estudio (cardonal C1 y C2; matorral M1 y M2; tetechera T1, T2) a una profundidad de 10 cm (Figura 3.11). En total enterramos 4500 semillas de cada especie. Las semillas fueron desenterradas a 1 día, 6, 12, 15 y 24 meses después de enterradas. En cada caso se sacaron de cada parcela tres bolsitas de cada una de las especies. Las tres bolsitas extraídas fueron seleccionadas al azar.



Figura 3.11. Proceso de instalación del experimento de viabilidad de las semillas en el banco, en parcelas de 1x1 m en uno de los seis sitios de estudio

### 3.4.3. Viabilidad de las semillas

El porcentaje y la velocidad de germinación se estimaron para los diferentes tiempos que duraron enterradas las semillas (1 día, 6, 12, 15 y 24 meses), en condiciones de laboratorio. Las semillas se pusieron en cajas de Petri esterilizadas con agar al 1 %, al siguiente día de desenterradas, para evaluar su germinación. En cada caja se colocaron 50 semillas de una de las seis especies, previamente tratadas con cloro al 90 % durante 15 minutos como antifúngico (Rivas-Arancibia *et al.* 2006). Así tuvimos, para cada tiempo de colecta, 18 cajas de Petri por especie (tres por cada uno de los seis sitios) con 50 semillas cada una. Estas 108 cajas se colocaron al azar en una germinadora Lab-Line Instruments a una temperatura constante de 25 °C con períodos alternados de 12 h de luz y 12 h de oscuridad. Se hicieron recuentos diarios de la cantidad de semillas germinadas (considerando a una semilla germinada a partir de que la radícula había emergido) hasta que ya no se observó germinación. Las plántulas fueron trasplantadas a contenedores con una mezcla de agrolita y tierra negra, en proporción 1:3.

Las semillas de *M. acatlensis* germinaron en campo antes de ser desenterradas a los seis meses. De esta especie solo tenemos datos de velocidad de germinación y porcentaje de germinación a un día de desenterradas debido a que en los siguientes tiempos ya habían germinado las semillas en todas las bolsitas. Se contaron las semillas germinadas para tener un porcentaje sin considerar el tiempo. Algo similar sucedió con *Beaucarnea gracilis*, cuando desenterramos las semillas en los distintos tiempos había algunas ya germinadas. Contamos las semillas germinadas y las semillas que aún quedaban sin germinar fueron colocadas en cajas de Petri con agar en la germinadora.

Hicimos un análisis de varianza múltiple (MANOVA, por sus siglas en inglés) del porcentaje y velocidad de germinación con los factores especie, sitio y tiempo de enterradas para evaluar las diferencias respecto a la viabilidad. Utilizamos la lambda de Wilks ( $\Lambda$ ) como criterio para probar las hipótesis del MANOVA. La prueba de Tukey la usamos para hacer comparaciones múltiples *post-hoc*. Calculamos la velocidad de germinación, para cada especie, con el coeficiente de velocidad de germinación (CVG) como un índice de velocidad de germinación (Maguire 1962). Para los análisis estadísticos los datos de porcentaje de germinación fueron transformados a arco seno  $\sqrt{(\% \text{ germinación}/100)}$  y los de velocidad de germinación a  $\log(x_i+1)$  (Zar 1999).

#### *3.4.4. Relación entre tamaño, tipo de dispersión y viabilidad en el banco de semillas*

De acuerdo con la caracterización de las diásporas presentes en la metacomunidad, clasificamos a las semillas de las seis especies de estudio en tres síndromes de dispersión: anemocoria, zoocoria y autocoria. Evaluamos el efecto de la dispersión y del peso de la semilla sobre el tiempo que permanecen viables las semillas enterradas mediante una regresión lineal, el estadístico usado para ver la medida del error de ajuste fue  $\chi^2$  y la significancia del ajuste está basada en una prueba de  $F$  (Press *et al.* 1992). Todos los análisis fueron realizados en el software XLSTAT 2020.4.1 (Addinsoft 2020).

### 3.5. Invasibilidad de las comunidades vegetales

Realizamos experimentos de campo a nivel de microcosmos dentro de los parches de tres comunidades, una de cada tipo de vegetación. En este estudio los microcosmos son considerados como subcomunidades vegetales establecidas bajo las copas de arbustos (islas de fertilidad). En cada parche seleccionamos seis microcosmos bajo el dosel de individuos de *Prosopis laevigata*, que es un árbol o arbusto de hasta 9 metros de alto, sus ramas tienen espinas caulinares, rectas, de hasta 6.5 cm de largo, sus hojas son compuestas y tienen flores en racimos de color blanco-amarillentas (Grether *et al.* 2006) (Figura 3.12).

Esta especie fue seleccionada para este trabajo porque está presente en el cardonal, en el matorral y en la tetechera, y porque se ha reportado que presenta una alta diversidad de plantas establecidas debajo de su dosel (Carrillo-García *et al.* 1999, Perroni-Ventura *et al.* 2006, Bernal-Ramírez *et al.* 2019). Se buscó que el tamaño de la copa de los individuos de *P. laevigata* fuera lo más uniforme posible y tuviera suficiente espacio para colocar el experimento; al final los arbustos seleccionados tuvieron un área promedio de  $13.61 \pm 1.75 \text{ m}^2$ .



Figura 3.12. *Prosopis laevigata* en el valle de Zapotitlán, Puebla. Foto: José Alejandro Zavala Hurtado

### 3.5.1. Caracterización de los microcosmos

Durante abril de 2014 tomamos muestras de suelo debajo de las copas de los individuos seleccionados de *P. laevigata* para su caracterización en cuanto a pH, materia orgánica y concentración de nutrientes (P, K, Ca, Mg y Na). Los muestreos se realizaron colectando la cantidad mínima requerida para la realización de los análisis por parte del Laboratorio de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental del Colegio de Postgraduados, para evitar al máximo el disturbio en el microcosmos.

Para evaluar las condiciones ambientales que ofrecían los microcosmos seleccionados, colocamos registradores de datos HOBO® y registramos los datos de temperatura debajo de la copa de abril de 2014 a febrero de 2015 que es el tiempo que duró el experimento.

Mediante fotografías hemisféricas estimamos el porcentaje de cobertura del dosel para calcular la cantidad de radiación solar que penetra entre las hojas. Tomamos una foto por cada microcosmos en abril de 2014, con un lente hemisférico SIGMA de 8mm y una cámara digital Canon EOS Rebel XSi. El porcentaje de cobertura del dosel (proporción del área que las hojas y ramas cubren e impiden el paso de la radiación) y la radiación solar total que llega debajo del dosel (promedio entre la radiación directa y la radiación indirecta) se calculó utilizando el programa de análisis de imágenes SOLARCALC 7.0 (Mailly *et al.* 2013).

Por último, para conocer la riqueza, diversidad y abundancia de las plantas establecidas debajo de cobertura de los *P. laevigata* registramos el número de especies y el número de individuos por especie que se encontraban en el área de suelo que cubría el dosel de cada *Prosopis*; esto lo hicimos cuando colocamos las semillas en los microcosmos. Con estos datos estimamos la riqueza de especies

como el número de especies registradas y la diversidad mediante el Índice de Simpson ( $1-\lambda$ ; Lande 1996).

### 3.5.2. Germinación y establecimiento de seis especies en los microcosmos

Trabajamos con las mismas seis especies seleccionadas para el experimento de viabilidad en el banco de semillas. Las seis especies son: *Echinocactus platyacanthus*, *Mammillaria carnea*, *Hechtia tehuacana*, *Mariosousa acatlensis*, *Beaucarnea gracilis* y *Heterotheca inuloides* (Figuras de 3.5 a 3.10). De estas seis especies seleccionamos cuatro al azar para cada parche. En los microcosmos ubicados en el parche de matorral se colocaron semillas de *Beaucarnea gracilis*, *Hechtia tehuacana*, *Mariosousa acatlensis* y *Echinocactus platyacanthus*, ninguna de estas especies era componente de este parche, aunque *M. acatlensis* está presente en otros sitios de este tipo de vegetación. En el cardonal colocamos semillas de *Mammillaria carnea*, *Mariosousa acatlensis*, *Echinocactus platyacanthus* y *Beaucarnea gracilis*, en este parche solo se encontraba presente *Mammillaria carnea*. Por último, en la tetechera colocamos semillas de *Heterotheca inuloides*, *Mariosousa acatlensis*, *Beaucarnea gracilis* y *Mammillaria carnea*, al igual que en el cardonal, la única especie que añadimos y que ya formaba parte de este parche fue *Mammillaria carnea*.

En cada microcosmos se realizó el siguiente procedimiento experimental: en 24 micro-parcelas de 10 x 10 cm se colocaron a ras de suelo, en cada una de ellas, bloques de 20 popotes de 3 cm de longitud y un centímetro de diámetro donde, después de ponerles suelo del mismo microcosmos, colocamos una semilla en cada

popote (20 semillas en total por bloque) de las cuatro especies seleccionadas para cada tipo de vegetación (Figura 3.13). Bajo un esquema de ubicación aleatoria se establecieron seis bloques de cada especie (Figura 3.14), de los cuales, tres bloques fueron cubiertos con malla de alambre para excluir a depredadores y tres sin protección (Figura 3.15). Colocamos en total, sumando los bloques de las cuatro especies en los seis microcosmos por tipo de vegetación, 8,640 semillas. El experimento se inició en el período de secas, el 26 de abril de 2014, antes de la época de lluvia presente en la región. Las semillas y posteriormente las plántulas fueron regadas diario, simulando lluvias de 10 mm, durante el primer mes. El seguimiento de la germinación y la sobrevivencia se hizo diario durante el primer mes (mayo), después fue cada tercer día durante un mes y medio (junio-julio). Posteriormente se hizo el registro una vez en los meses de agosto, septiembre y diciembre de 2014, así como en febrero de 2015.

La germinación total se determinó sumando todas las semillas germinadas entre marzo del 2014 y febrero del 2015. Registramos el número de semillas que fueron removidas por posibles depredadores para ver en qué tipo de vegetación tenía mayor presencia de enemigos. Así mismo, durante los registros de sobrevivencia se hicieron observaciones en las plántulas para evaluar, en una escala cualitativa, el daño por herbívoros. También medimos la longitud del tallo de las plántulas de *Beaucarnea gracilis* y *Mariosousa acatlensis*. Con esta medición posteriormente estimamos la tasa de crecimiento relativa. De igual manera medimos las plántulas de *Echinocactus platyacanthus*, *Mammillaria carnea*, *Heterotheca inuloides* y *Hechtia tehuacana*, sin embargo, al ser tan pequeñas las plántulas

durante el tiempo de muestreo, las mediciones se mantenían iguales o incluso disminuían con respecto a la medida anterior, por lo que no consideramos estos datos en los análisis.

Con los datos obtenidos analizamos el porcentaje de germinación y los patrones de sobrevivencia en cada microcosmos y parche mediante un análisis de varianza (ANOVA); cuando se encontraron diferencias significativas se hizo una prueba de Tukey (Zar 1999). Estos análisis se realizaron en el software XLSTAT 2020.4.1 (Addinsoft 2020).



Figura 3.13. Semillas de *Beaucarnea gracilis*, una de las especies seleccionadas para este experimento, colocadas en un bloque de 20 popotes, en el microcosmos establecido debajo de la cobertura de *Prosopis laevigata*. Después de tomar la foto, fue cubierta con suelo del mismo microcosmos. Foto: Monserrat Jiménez





Figura 3.14. Proceso de instalación de los bloques con semillas de las seis especies seleccionadas del experimento de establecimiento debajo de los arbustos de *Prosopis laevigata*. Foto: Monserrat Jiménez



Figura 3.15. Bloques de popotes con semillas de las especies seleccionadas, con exclusión y sin exclusión de malla de alambre, colocados debajo de la cobertura de *Prosopis laevigata*. Foto: Monserrat Jiménez

### 3.5.3. Factores determinantes en la germinación y establecimiento de las semillas en los microcosmos

Realizamos análisis de regresión lineal para explorar posibles relaciones entre el porcentaje de germinación y de establecimiento con las características ambientales (temperatura, cobertura y radiación solar total), edáficas (pH, materia orgánica y concentración de nutrientes) y estructura de la comunidad (diversidad, riqueza y abundancia de especies). También evaluamos si había alguna relación, a nivel general, entre el porcentaje de germinación y establecimiento con el tamaño de las semillas, así como con el síndrome de dispersión de cada especie. Estos análisis los hicimos considerando el porcentaje promedio total de germinación y de establecimiento de las seis especies en los 18 microcosmos establecidos sin diferenciar entre tipo de vegetación ni entre especies. Los análisis se realizaron en R versión 4.0.3, usando la función *lm* del paquete *car* versión 3.0-10 (Fox *et al.* 2019) (R Development Core Team 2020).

Para evaluar el efecto de las características de los seis microcosmos en la germinación y establecimiento de las cuatro especies presentes en cada parche, lo hicimos mediante análisis de correspondencia canónica (ACC); además, realizamos un análisis de remuestreo para averiguar si las variables explicatorias y los ejes canónicos eran significativos. Para estos análisis utilizamos la función *cca* y *anova* del paquete *vegan* versión 2.5-6 (Oksanen *et al.* 2012) para R versión 4.0.3 (R Development Core Team 2020). Antes de realizar el ACC, se aplicó una prueba de multicolinealidad a todas las variables explicativas para evitar un incremento en la varianza debido a una posible correlación entre ellas. Para esta prueba utilizamos

las funciones *pairs* y *vif* del paquete *car* versión 3.0-10 (Fox *et al.* 2019) para R versión 4.0.3 (R Development Core Team 2020). Todo esto para evaluar la posible selección de hábitat de las seis especies y la posible susceptibilidad de los microcosmos a que los propágulos que llegan logren establecerse.

En estos análisis estadísticos, los datos de porcentaje de germinación, establecimiento, cobertura y materia orgánica fueron transformados a arco seno  $\sqrt{(\%germinación/100)}$ . Los datos de abundancia de especies los transformamos a  $\sqrt{(x+0.5)}$ . Por último, los datos de temperatura, radiación solar total, pH y concentración de nutrientes fueron transformados a  $\log(x_i+1)$  (Zar 1999). Estas transformaciones se realizaron solo cuando fue necesario.

### **3.6. Dinámica en la estructura de la metacomunidad**

#### *3.6.1. Muestreos históricos*

Durante el año de 1980, Zavala-Hurtado (1982) realizó una caracterización de la vegetación del valle de Zapotitlán a partir de 30 sitios de muestreo. La selección que hizo de los sitios fue preferencial y trató de cubrir diferentes modalidades fisionómicas de vegetación a las cuales se accede a través de las diversas rutas que existen en el valle. La localización de cada sitio la registró con una característica topográfica y referenciada en cuadernos de campo y cartas topográficas, la presencia de carreteras, pueblos y características geomorfológicas sobresalientes en las proximidades de cada sitio. En cada sitio realizó un transecto de 50 × 5 m, en los cuales registró e identificó todos los individuos de plantas perennes.

En este muestreo se registraron 85 especies de plantas perennes en la metacomunidad (Zavala-Hurtado 1982). El análisis de clasificación multivariada (análisis de conglomerados utilizando el método de Ward y análisis discriminante múltiple) permitió la caracterización de tres tipos principales de vegetación en el valle de Zapotitlán: cardonal, tetechera y matorral.

En 2003, 23 años después, Sandoval-Palacios (2010) regresó a la ubicación original de 28 de los 30 sitios de muestreo originales porque dos sitios eran inaccesibles en ese momento. Además, dos de estos 28 sitios fueron eliminados del estudio porque habían sido completamente transformados y carecían de cobertura vegetal. Así, la segunda caracterización de la vegetación incluyó solo 26 de los 30 sitios de estudio de 1980. En estos parches se repitieron los mismos procedimientos de muestreo de variables ambientales y biológicas que en 1980 (Sandoval-Palacios 2010). En 2003 se registraron un total de 104 especies de plantas perennes y los mismos tres tipos de vegetación descritos en 1980 se reconocieron mediante el uso de las mismas técnicas multivariadas.

En el presente trabajo, para verificar la consistencia de los tres tipos reconocidos de comunidades locales, realizamos otro análisis de clasificación multivariada (análisis de conglomerados, utilizando el método de Ward) en la matriz de incidencia conjunta de los dos muestreos (1980 y 2003). Además, realizamos un análisis de componentes principales (ACP) a partir de la matriz de correlación (Kovach 2007) sobre la matriz de incidencia conjunta para visualizar la magnitud de los cambios de composición en las comunidades locales después de 23 años. Los análisis multivariados se realizaron en el software MVSP versión 3.22 (Kovach Computing Services, Pentraeth, Gales, Reino Unido).

#### 3.6.1.1. *Variables espaciales*

Zavala-Hurtado (1982) en el muestreo de 1980, en cada sitio y en el punto medio de cada transecto, registró la altitud (m s.n.m.) usando un altímetro analógico Thommen Classic, y la inclinación de la pendiente (°) usando una brújula de tránsito Brunton Pocket. Estas mediciones se repitieron en 2003 (Sandoval-Palacios 2010) para verificar la ubicación de los sitios de muestreo.

En 2003, la altitud (m s.n.m.) y la ubicación (UTM WGS84) de los sitios de muestreo se registraron utilizando un GPS Garmin 12CX y la pendiente (°) del terreno utilizando el mismo tránsito Brunton Pocket que el utilizado en 1980. Como estimador para el aislamiento de los sitios, relacionado con la limitación de dispersión (Nekola y White 1999, Moritz *et al.* 2013), se calculó la distancia (km) entre cada par de parches desde las coordenadas UTM longitudinales y latitudinales utilizando BaseCamp 4.7.0 (Garmin Ltd. 2018).

#### 3.6.1.2. *Variables ambientales*

Durante los dos estudios históricos (1980 y 2003), a 5 m de los bordes longitudinales y en el centro de cada transecto, se midió la profundidad del suelo y se tomaron tres muestras a una profundidad de 15 cm. Estas muestras se mezclaron para obtener una muestra compuesta para cada transecto, a fin de evaluar las diferencias entre los sitios.

Las variables de textura, pH, CII, materia orgánica, y los nutrientes Na, K, P, Ca y Mg se cuantificaron para cada muestra en el Laboratorio de Edafología del Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos (INIREB, actualmente Instituto de Ecología, AC) para el muestreo de 1980, y en el Laboratorio de Fertilidad

de Suelos de la Universidad de Chapingo se analizaron las muestras de 2003. Se utilizaron técnicas estándar de extracción y cuantificación como se describe en Sandoval-Palacios (2010).

### 3.6.2. Estructura de la metacomunidad

La estructura de la metacomunidad fue evaluada utilizando los datos de presencia-ausencia de todas las especies registradas en los 26 parches muestreados durante los años 1980 (Zavala-Hurtado 1982) y 2003 (Sandoval-Palacios 2010). Utilizamos el paquete *metacom* versión 1.5.1 (Dallas 2014) en el código R versión 3.6.1 (R Development Core Team 2019). Este paquete proporciona las funciones *Coherence*, *Turnover* y *BoundaryClump* (coherencia, recambio y agrupamiento de límites, respectivamente) para el análisis de los elementos de la estructura de la metacomunidad dentro del marco propuesto por Leibold y Mikkelsen (2002) y Presley *et al.* (2010). Estas funciones son evaluadas a partir de la ordenación de especies y sitios en gradientes extraídos mediante el análisis multivariado de promediado recíproco (RA, por sus siglas en inglés) (Gauch *et al.* 1977) sobre matrices de incidencia. Esto maximiza la proximidad de especies con distribuciones similares y la proximidad de sitios con composición de especies similares. El modelo nulo que utilizamos para evaluar la significancia de la coherencia y del recambio de especies fue el "r1", que es el recomendado cuando se considera que las especies se distribuyen a lo largo de gradientes ambientales o espaciales y porque es menos sensible a los errores de tipo I y tipo II (Presley *et al.* 2010). Este modelo mantiene la riqueza de especies de un sitio (totales de fila) y llena los rangos de especies (columnas) en función de sus probabilidades marginales.

Para cada análisis fueron simuladas 1000 matrices nulas para obtener la ordenación de especies y de sitios en el primer eje del RA. Para el análisis de agrupamiento de límites, *metacom* calcula el índice de Morisita (Morisita 1962) sobre la matriz de presencia-ausencia utilizando una prueba de chi-cuadrado para determinar la significancia. Un valor de significancia  $> 1$  indica que los límites están agrupados y un valor de significancia  $< 1$  indica que los límites no están agrupados. Así, los patrones de distribución idealizados (anidado, clementsiano, gleasoniano, espaciado uniformemente, aleatorio y tablero de ajedrez, así como las cuasi-estructuras) dentro de la metacomunidad del estudio se determinaron para 1980 y 2003. Comparamos las estructuras metacomunitarias entre los dos años para evaluar posibles cambios en el tiempo.

### 3.6.3. *Mecanismos estructurantes: factores ambientales y espaciales*

El análisis EMS permite describir la estructura de la metacomunidad en un dominio delimitado por un gradiente indirecto que es definido por el primer eje del RA. Sin embargo, este análisis no permite identificar los factores que podrían ser responsables de generar los patrones observados. Para analizar el efecto de cada factor (ambiental **X1**, espacial **X2**, ambiental + espacial **X1+X2** y la variación no explicada por **X1** y **X2**) en la estructura de la metacomunidad, utilizamos el método de partición de varianza mediante la aplicación de análisis de correspondencia canónica parcial (ACCp) (Borcard *et al.* 1992), que es un equivalente multivariante a la regresión lineal parcial (Borcard *et al.* 2011). Para este análisis utilizamos la función *varpart* del paquete *vegan* versión 6.1 (Oksanen *et al.* 2012) para R versión 3.6.1 (R Development Core Team 2019).

Para evaluar la importancia de las variables dentro de cada matriz explicativa (ambiental y espacial) utilizamos el análisis de correspondencia canónica (ACC) (Borcard *et al.* 2011). Antes de realizar los análisis ACCp y ACC se aplicó una prueba de multicolinealidad a las variables del suelo para evitar un incremento en la varianza debido a una posible correlación entre las variables. Para esta prueba utilizamos las funciones *pairs* y *vif* del paquete *car* versión 3.0-3 (Fox *et al.* 2019) para R versión 3.6.1 (R Development Core Team 2019).



## IV. RESULTADOS

### 4.1. Gradiente de dispersión en las comunidades locales

Las características morfométricas y funcionales de las diásporas de las 63 especies consideradas en este trabajo se presentan en el Apéndice I.

#### 4.1.1. Dispersabilidad de las especies

La ordenación de las 63 especies (ACP) en la metacomunidad mostró un gradiente definido por las características morfométricas y funcionales de las diásporas a lo largo de los dos primeros componentes principales (Figura 4.1), que explican 48.5 % de la varianza de la matriz. Las variables con mayor correlación con el primer eje fueron glabras ( $F_{(63,63)}= 2.42$ ,  $r = -0.42$ ,  $p<0.001$ ), porcentaje de adherencia ( $F_{(63,63)}= 2.51$ ,  $r = 0.43$ ,  $p<0.001$ ), distancia de vuelo ( $F_{(63,63)}= 2.39$ ,  $r = 0.41$ ,  $p<0.001$ ), tiempo de adherencia ( $F_{(63,63)}= 2.13$ ,  $r = 0.36$ ,  $p<0.001$ ), ancho promedio ( $F_{(63,63)}= 2.09$ ,  $r = -0.35$ ,  $p = 0.002$ ) y peso promedio ( $F_{(63,63)}= 1.93$ ,  $r = -0.31$ ,  $p = 0.01$ ), en el segundo eje las variables fueron fruto carnoso ( $F_{(63,63)}= 3.47$ ,  $r = -0.55$ ,  $p<0.001$ ) y longitud promedio ( $F_{(63,63)}= 2.03$ ,  $r = 0.34$ ,  $p = 0.005$ ). De manera general, se observa que las diásporas de las diferentes especies se ordenaron de acuerdo con las características que pueden estar determinando el tipo o tipos de dispersión. Hacia la parte negativa del segundo componente principal se encuentran las especies que se pueden estar dispersando por endozoocoria, mientras al lado negativo del primer eje están las especies que son autócoras y en el lado positivo de los dos primeros componentes vemos un gradiente de dispersión por anemocoria y epizoocoria (Figura 4.1).

El índice de dispersión (primer eje del ACP) se muestra en la Tabla 4.1. Las especies con mayor dispersión por epizocoria y/o anemocoria fueron *Heterotheca inuloides* (ID<sub>E</sub>= 100), *Viguiera dentata* (ID<sub>E</sub>= 99.69), *Sanvitalia fruticosa* (ID<sub>E</sub>= 94.49), Asteraceae sp. 4 (ID<sub>E</sub>=89.38), *Zinnia peruviana* (ID<sub>E</sub>= 88.42), *Dalea carthagenensis* (ID<sub>E</sub>= 84.66), *Hibiscus elegans* (ID<sub>E</sub>= 81.75), *Agave triangularis* (ID<sub>E</sub>= 71.74), *Pseudosmodingium andrieuxii* (ID<sub>E</sub>= 71.30) y *Mascagnia seleriana* (ID<sub>E</sub>= 70.34) que se ubicaron en el lado positivo superior del primer componente. Estas especies tienen características que facilitan la dispersión por el viento y/o por adhesión, es decir, las diásporas son pequeñas (5.82 ± e.e. 1.26 mm de largo por 2.94 ± 1.09 mm de ancho) tienen alta adherencia a la piel de cabra (83.3 ± 4.2 %; N= 500) y recorrieron las mayores distancias de vuelo en el experimento de anemocoria (116.44 ± 4.88 cm; N= 500).

Por el contrario, las especies con menor dispersabilidad por anemocoria, pero con mayor capacidad de dispersión por endozoocoria y/o epizocoria fueron *Ferocactus latispinus* (ID<sub>E</sub>= 76.63), *F. flavovirens* (ID<sub>E</sub>= 76.56), *Coryphantha pallida* (ID<sub>E</sub>= 76.22), *Myrtillocactus geometrizans* (ID<sub>E</sub>= 70.31), *Mammillaria carnea* (ID<sub>E</sub>= 70.16) y *Peniocereus viperinus* (ID<sub>E</sub>= 70.02) que están ordenadas en el lado positivo inferior eje 1 del ACP. Estas especies presentan frutos carnosos, con pulpa jugosa o seca, que permite que las semillas sean ingeridas y, en algunos casos, adheridas a la piel de los animales que las consumen.

Hacia el lado negativo del primer eje se ordenaron especies como *Jatropha neopauciflora* (ID<sub>E</sub>= 0), *Manihot pauciflora* (ID<sub>E</sub>= 1.8), *Senegalia subangulata* (ID<sub>E</sub>= 25.63), *Erythrostemon melanadenius* (ID<sub>E</sub>= 29.07), *Croton ciliatoglandulifer* (ID<sub>E</sub>=30.24), *Mariosousa acatlensis* (ID<sub>E</sub>= 30.75) y *Parkinsonia praecox*

( $ID_E = 31.22$ ), cuyos frutos no presentan pulpa, alas u otros apéndices de dispersión, no tienen adherencia a la piel de cabra y su distancia de vuelo fue baja ( $37.71 \pm 7.44$  cm;  $N = 350$ ).

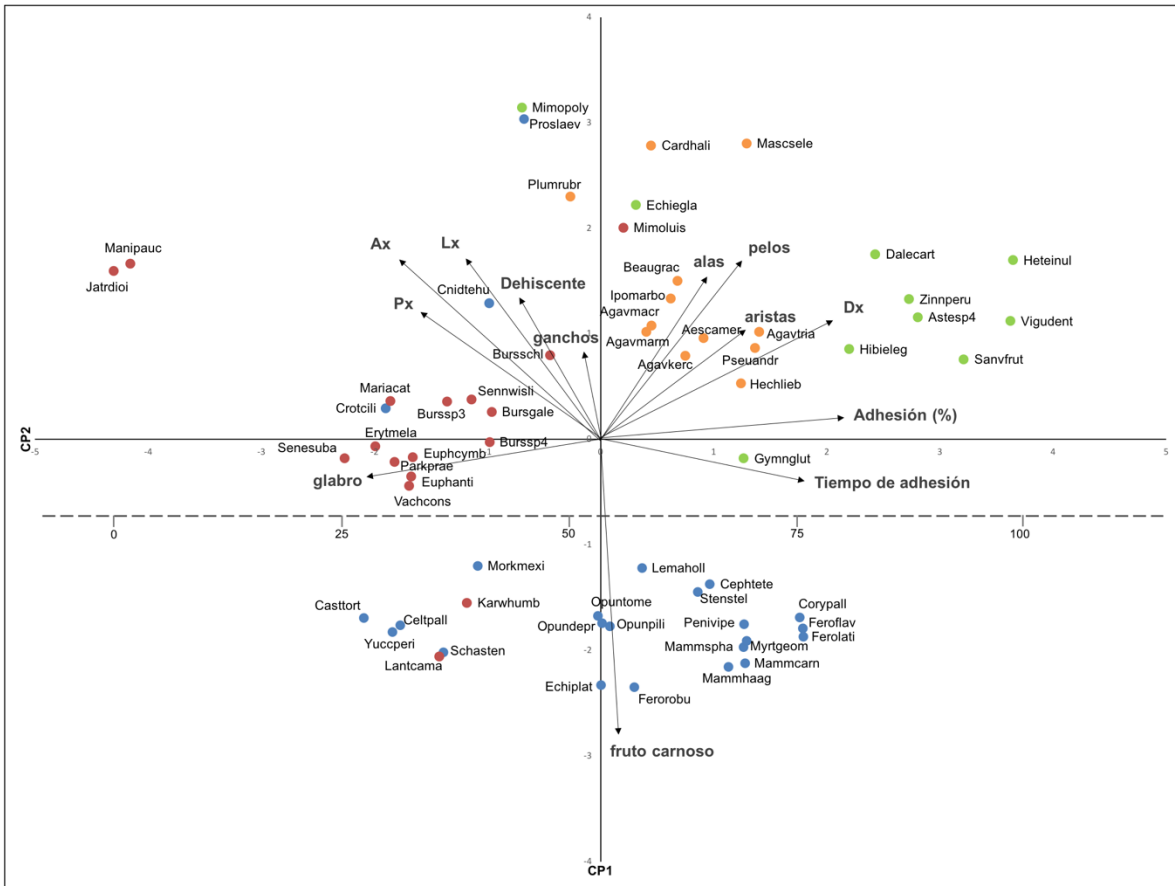


Figura 4.1. Ordenación del ACP de 63 especies de plantas en un gradiente de dispersabilidad basado en 13 rasgos morfométricos y funcionales de sus diásporas colectadas en nueve comunidades locales en el valle de Zapotitlán, México. El primer componente explica el 27.9 % y el segundo componente el 20.6 % de la varianza. La línea punteada es el primer eje re-escalado de 0.00 a 100.00. La dispersabilidad aumenta de izquierda a derecha. Ax = ancho medio de la diáspora, Lx = longitud media de la diáspora, Px = peso medio de la diáspora y Dx = distancia media de vuelo. Círculos color verde = especies que se dispersan por epizoochory, círculos color naranja = especies que se dispersan por anemochory, círculos color azul = especies que se dispersan por endozoochory, círculos color rojo = especies autócoras (sin dispersión asistida)

**Tabla 4.1. Índice de dispersabilidad de las especies de acuerdo con las características de las diásporas relacionadas con el proceso de dispersión, y el síndrome de dispersión asignado**

Especie	Índice de Dispersabilidad	Síndrome de dispersión
<i>Jatropha neopauciflora</i> Pax	0.00	autocoria
<i>Manihot pauciflora</i> Brandegee.	1.80	autocoria
<i>Senegalia subangulata</i> (Rose) Britton y Rose	25.63	autocoria
<i>Castela tortuosa</i> Liebm.	27.78	endozoocoria
<i>Erythrostemon melanadenius</i> (Rose) Gagnon y G.P.Lewis	29.08	autocoria
<i>Croton ciliatoglandulifer</i> Ortega	30.24	endozoocoria
<i>Mariosousa acatlensis</i> (Benth.) Seigler y Ebinger	30.75	autocoria
<i>Yucca periculosa</i> Baker	30.94	endozoocoria
<i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz y Pav.) Hawkins	31.22	autocoria
<i>Celtis pallida</i> Torr.	31.79	endozoocoria
<i>Vachellia constricta</i> (Benth.) Seigler y Ebinger	32.81	autocoria
<i>Euphorbia antisyphilitica</i> Zucc.	33.06	autocoria
<i>Euphorbia cymbifera</i> (Schtdl.) V.W.Steinm.	33.24	autocoria
<i>Lantana camara</i> L.	36.18	autocoria
<i>Schaefferia stenophylla</i> Standl.	36.62	endozoocoria
<i>Bursera</i> Jacq. ex L. sp. 3	37.02	autocoria
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Willd. ex Schult.) Zucc.	39.25	autocoria
<i>Senna wislizeni</i> (A.Gray) H.S.Irwin y Barneby	39.76	autocoria
<i>Morkillia mexicana</i> (Moc. y Sessé ex DC) Rose y J.H.Painter	40.41	endozoocoria
<i>Cnidioscolus tehuacanensis</i> Breckon	41.74	endozoocoria
<i>Bursera</i> Jacq. ex L. sp. 4	41.76	autocoria
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	41.99	autocoria
<i>Mimosa polyantha</i> Benth.	45.40	autocoria
<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. y Bonpl. Ex Willd.) M.C.Johnst.	45.56	endozoocoria
<i>Bursera schlechtendalii</i> Engl.	48.48	autocoria
<i>Plumeria rubra</i> L.	50.77	anemocoria
<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck	53.79	endozoocoria
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link y Otto	54.15	endozoocoria
<i>Opuntia depressa</i> Rose	54.25	endozoocoria
<i>Opuntia pilifera</i> F.A.C.Weber	55.12	endozoocoria
<i>Mimosa luisana</i> Brandege.e.	56.68	autocoria
<i>Ferocactus robustus</i> (Karw. ex Pfeiff.)	57.85	endozoocoria
<i>Echinopterys eglandulosa</i> (A.Juss.)	58.06	epizoocoria
<i>Lemaireocereus hollianus</i> (F.A.C.Weber ex J.M.Coult.)BrittonyRose	58.68	endozoocoria
<i>Agave marmorata</i> Roezl	59.19	anemocoria
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.	59.73	anemocoria
<i>Agave macroacantha</i> Zucc.	59.79	anemocoria
<i>Ipomoea arborescens</i> (Humb. y Bonpl. ex Willd.) G.Don	61.94	anemocoria
<i>Beaucarnea gracilis</i> Lem.	62.69	anemocoria
<i>Agave kerchovei</i> Lem.	63.54	anemocoria
<i>Stenocereus stellatus</i> (Pfeiff.) Riccob.	64.89	endozoocoria
<i>Aeschynomene americana</i> L.	65.57	anemocoria
<i>Cephalocereus tetetzo</i> (F.A.C.Weber ex J.M.Coult.) Diguet	66.23	endozoocoria
<i>Mammillaria haageana</i> Pfeiff.	68.33	endozoocoria
<i>Hechtia tehuacana</i> B.L.Rob	69.74	anemocoria
<i>Mammillaria sphacelata</i> Mart.	69.96	endozoocoria
<i>Peniocereus viperinus</i> (F.A.C.Weber) Kreuz	70.02	endozoocoria
<i>Gymnosperma glutinosum</i> Less.	70.02	epizoocoria
<i>Mammillaria carnea</i> Zucc. ex Pfeiff.	70.16	endozoocoria
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart. ex Pfeiff.) Console	70.31	endozoocoria
<i>Mascagnia seleriana</i> Loes.	70.35	anemocoria
<i>Pseudosmodingium andrieuxii</i> (Baill.) Engl.	71.30	anemocoria
<i>Agave triangularis</i> Jacobi	71.74	anemocoria
<i>Coryphantha pallida</i> Britton y Rose	76.22	endozoocoria

**Tabla 4.1. (Continúa)**

Especie	Índice de Dispersabilidad	Síndrome de dispersión
<i>Ferocactus flavovirens</i> (Scheidw.) Britton y Rose	76.56	endozoocoria
<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton y Rose	76.63	endozoocoria
<i>Hibiscus elegans</i> Standl.	81.77	epizoocoria
<i>Dalea carthagenensis</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	84.66	epizoocoria
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	88.43	epizoocoria
Asteraceae Bercht. y J.Presl sp. 4	89.39	epizoocoria
<i>Sanvitalia fruticosa</i> Hemsl.	94.49	epizoocoria
<i>Viguiera dentata</i> (Cav.) Spreng.	99.69	epizoocoria
<i>Heterotheca inuloides</i> Cass.	100.00	epizoocoria

Considerando a las diásporas que caracterizamos en este estudio, los frutos dehiscentes representan 52.4 % del total de especies, seguido por de los frutos carnosos con 38.1 %. Las diásporas sin alguna estructura externa modificada para dispersarse representan el 28.6 %, mientras que la presencia de pelos, alas, aristas y ganchos están presentes en una proporción de 23.8 %, 22.2 %, 9.5 % y 1.6 %, respectivamente ( $S = 63$  especies).

Respecto al  $ID_E$ , la mayor frecuencia de especies se encuentra entre los valores de 60 a 80 (26 especies, 41.3 %). Le siguen las especies con un  $ID_E$  entre 40 y 60, con una frecuencia de 25.4 % (16 especies), en estos intervalos de clase, en general, hay especies que se pueden dispersar por anemocoria y endozoocoria. Las especies con valores de dispersabilidad entre 20 y 40 (17.5 %, 11 especies) son especies que pueden dispersarse por autocoria y endozoocoria. Por último, las frecuencias más bajas las presentan las especies con mayor índice de dispersabilidad (80 a 100; siete especies, 11.1 %, con dispersión por epizoocoria), seguidas de las especies con menor índice de dispersabilidad (0 a 20; tres especies 4.8 %, que solo se dispersan por autocoria) (Tabla 4.1). Se mantiene el mismo patrón en los tres tipos de comunidades ( $F_{(2,532)} = 1.48$ ,  $p = 0.22$ ) (Figura 4.2).

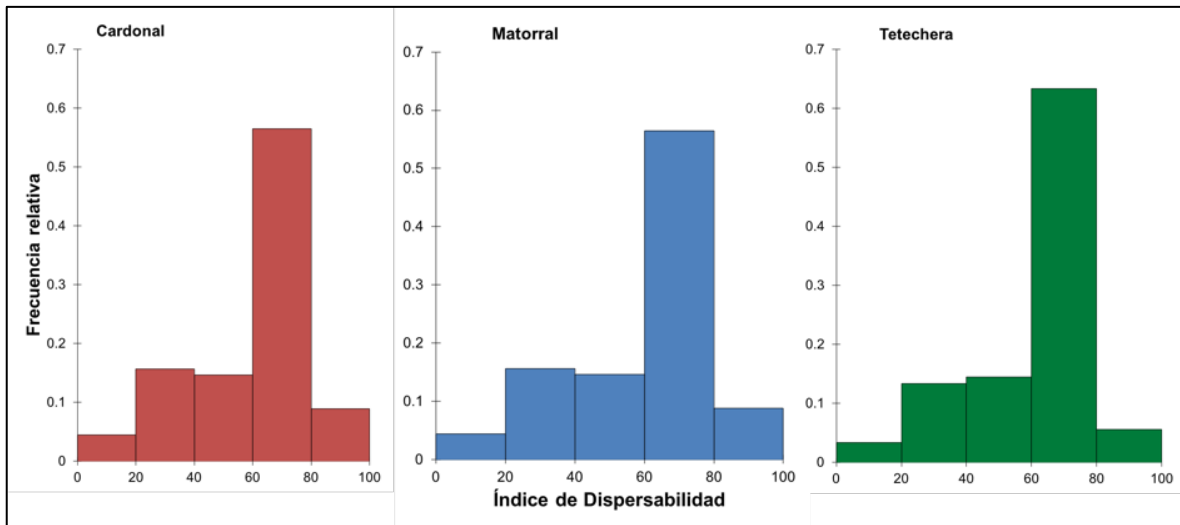


Figura 4.2. Distribución de la dispersabilidad de las diásporas colectadas en nueve parches, tres de cada tipo de vegetación (matorral, cardonal y tetechera) de la metacomunidad de estudio.

#### 4.1.2. Dispersabilidad de las comunidades

Las comunidades caracterizadas en 1980 se ordenaron a lo largo del primer eje del ACP, los dos primeros componentes explican 33.0 % de la variabilidad (Figura 4.3). Las comunidades con índice de dispersabilidad ( $ID_C$ ) promedio más alto fueron las del matorral ( $ID_C = 94.62 \pm 5.80$ ), seguidas por las tetecheras ( $ID_C = 81.01 \pm 2.66$ ) y las de los cardonales ( $ID_C = 23.56 \pm 5.81$ ). Para la estructura de las comunidades después de 23 años, en 2003, vemos que se mantiene el mismo patrón en la ordenación sobre el primer componente (Figura 4.3). Los dos primeros ejes del ACP explican 26.7 % de la variabilidad. Para este caso, los parches de matorral mantienen el  $ID_C$  promedio más alto con un valor de  $75.59 \pm 4.35$ , seguido de las tetecheras con una dispersabilidad promedio de  $52.07 \pm 5.63$  y por último los cardonales ( $20.75 \pm 6.83$ ). Los valores del  $ID_C$  para cada caso (1980 y 2003) se encuentran en el Apéndice II.

El ADM mostró una clara separación entre los tres tipos de vegetación, para ambos tiempos, que fue dada por la dispersabilidad de las especies en cada sitio ( $\lambda$  de Wilks = 0.001,  $p = 0.001$ ; 100 % de los casos correctamente clasificados), lo cual ocurrió para ambos tiempos. La primera función discriminante explica el 77.3% de la varianza y separa a los tres tipos de comunidades, en 1980.

A lo largo de este eje, la separación del matorral fue determinada por la dispersabilidad de *Prosopis laevigata* ( $F_{(26,26)} = 2.43$ ,  $r = -0.42$ ,  $p = 0.03$ ). La tetechera se caracterizó por la dispersabilidad de *Opuntia pilifera* ( $F_{(26,26)} = 2.99$ ,  $r = 0.49$ ,  $p = 0.02$ ), *Mammillaria sphacelata* ( $F_{(26,26)} = 2.55$ ,  $r = 0.44$ ,  $p < 0.02$ ), *Cephalocereus tetetzo* ( $F_{(26,26)} = 2.41$ ,  $r = 0.42$ ,  $p = 0.03$ ) y *Myrtillocactus geometrizans* ( $F_{(26,26)} = 2.40$ ,  $r = 0.42$ ,  $p = 0.03$ ). Las especies características que determinaron la dispersabilidad del cardonal son *Hechtia tehuacana* ( $F_{(26,26)} = 4.04$ ,  $r = -0.60$ ,  $p < 0.001$ ) y *Mimosa polyantha* ( $F_{(26,26)} = 2.88$ ,  $r = 0.49$ ,  $p = 0.01$ ).

Para el 2003, la primera función discriminante no fue suficiente para separar a los tres tipos de vegetación y explicó el 84.8% de la varianza. Sin embargo, a lo largo de este eje, la separación del cardonal de los otros dos tipos de comunidades fue determinada por la dispersabilidad de *Hechtia tehuacana* ( $F_{(26,26)} = 2.52$ ,  $r = -0.43$ ,  $p = 0.025$ ), *Mimosa luisana* ( $F_{(26,26)} = 2.37$ ,  $r = 0.41$ ,  $p = 0.032$ ), *Ferocactus flavovirens* ( $F_{(26,26)} = 2.28$ ,  $r = 0.39$ ,  $p = 0.03$ ) y *Lantana camara* ( $F_{(26,26)} = 2.37$ ,  $r = 0.37$ ,  $p = 0.04$ ).

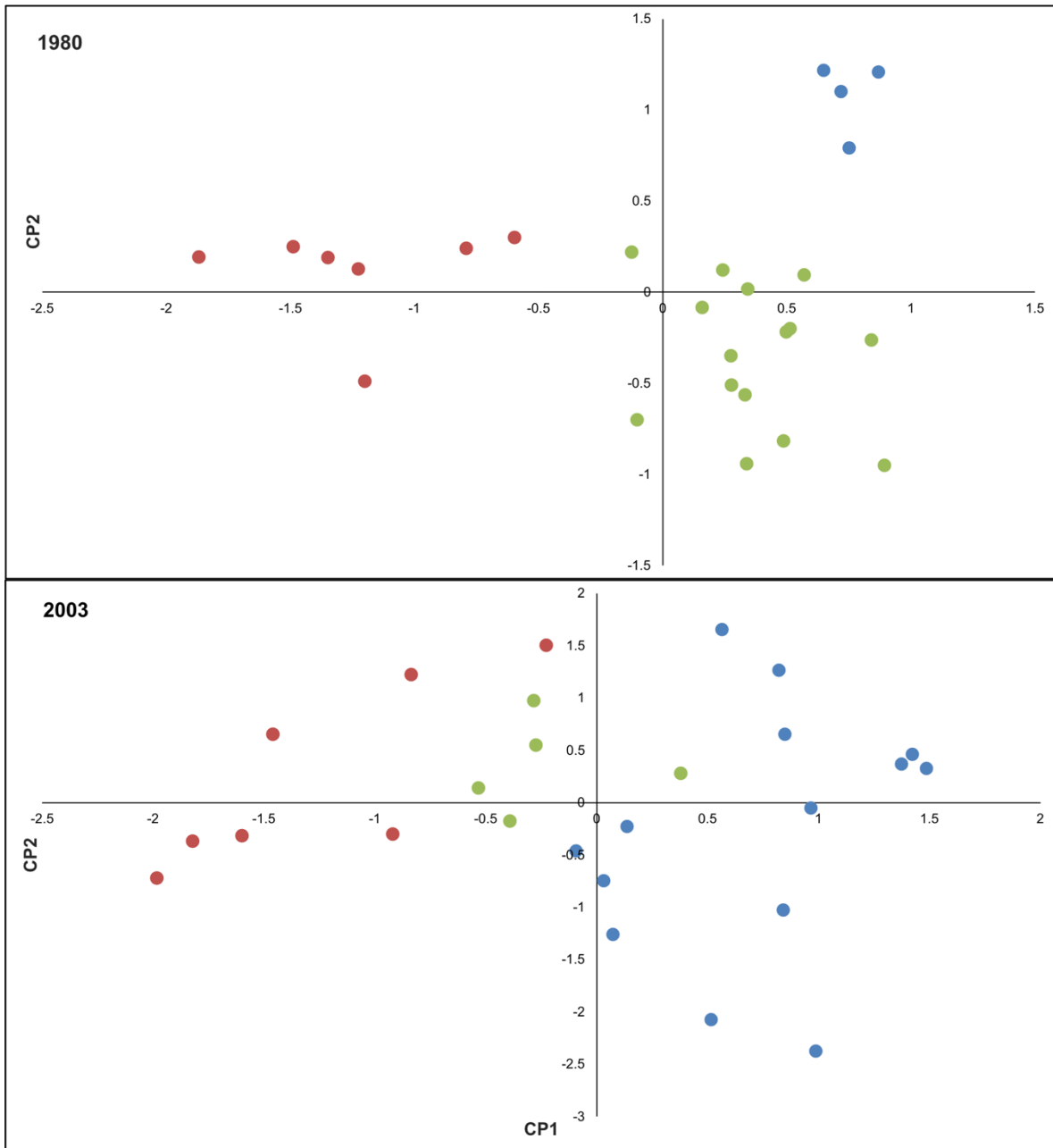


Figura 4.3. Ordenación del ACP de las 26 comunidades vegetales, caracterizadas en 1980 y en 2003, en un gradiente definido por la dispersabilidad de 63 especies presentes en la metacomunidad. Para 1980 primer componente explica el 21.4 % y el segundo componente el 11.7 % de la varianza. En 2003 el primer componente explica el 17.5 % y el segundo componente el 9.3 % de la varianza. La dispersabilidad aumenta de izquierda a derecha. Círculos color rojo = cardonales, círculos color verde = tetecheras, círculos color azul = matorrales



#### 4.1.3. Distribución de los síndromes de dispersión en la metacomunidad

La prueba de  $\chi^2$ , mostró diferencias significativas en la proporción de los síndromes de dispersión entre tipos los de vegetación (cardonal, matorral y tetechera) registrados en 1980 ( $\chi^2_3= 15.94$ ,  $p= 0.014$ ) y en 2003 ( $\chi^2_3= 19.68$ ,  $p= 0.003$ ), siendo la autocoria quien determinó estas diferencias porque estuvo significativamente sobrerrepresentada en el cardonal para 1980, mientras que para el 2003 la asociación entre los sitios y los síndromes es debido a que el cardonal tuvo una frecuencia más baja a la esperada de especies endozoócoras (Figura 4.4).

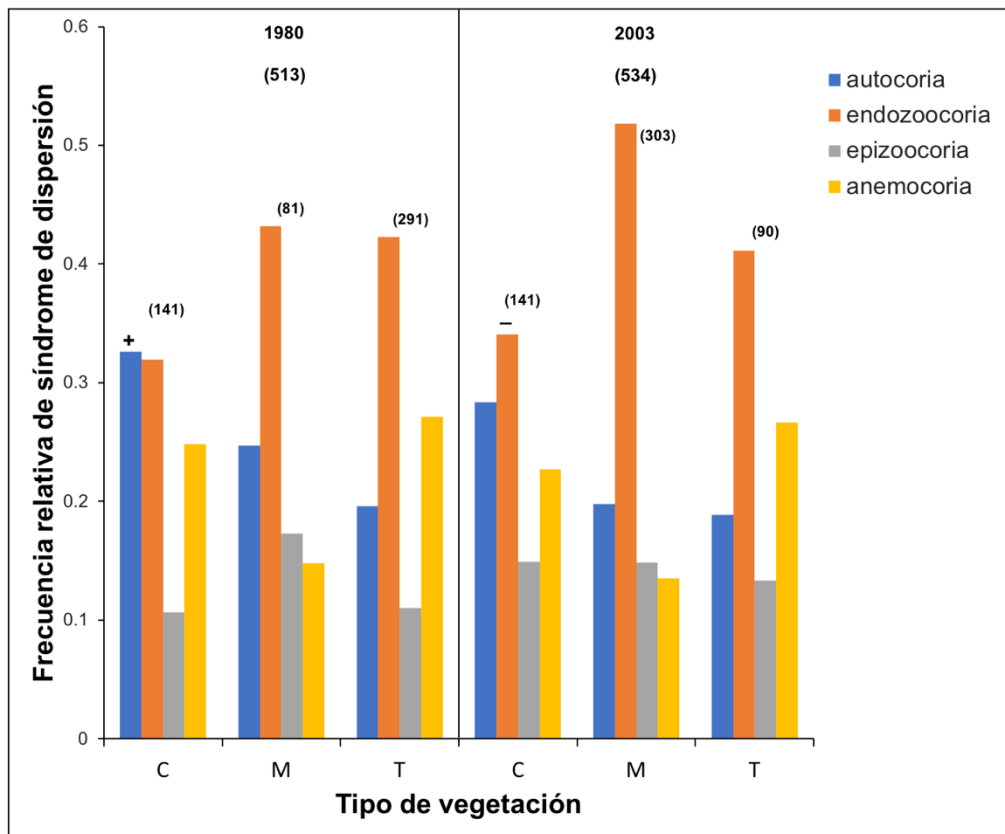


Figura 4.4. Distribución de la dispersabilidad de las especies presentes en la metacomunidad (26 parches) en cada tiempo de muestreo (1980 y 2003). Los valores entre paréntesis indican el número de datos por comunidad y por año. Los signos (+,-) sobre las barras indican una mayor o menor frecuencia observada a la esperada de acuerdo con la tabla de contingencia (prueba de residuos estandarizados) ( $p<0.05$ )

No hubo diferencias entre el mismo tipo de vegetación en el tiempo (cardonal:  $\chi^2_3 = 1.65$ ,  $p = 0.65$ ; matorral:  $\chi^2_3 = 2.00$ ,  $p = 0.57$ ; tetechera:  $\chi^2_3 = 0.37$ ,  $p = 0.95$ ), las proporciones de síndromes se mantuvieron estables. La endozoocoria fue el síndrome de dispersión dominante en los tres tipos de vegetación estudiados en ambos casos (32.9 % cardonal, 41.7 % tetechera y 47.5 % matorral). El cardonal y la tetechera tuvieron mayor porcentaje de especies anemócoras (23.8 y 26.9 %, respectivamente) que el matorral (14.2 %). La proporción de diásporas con síndrome de epizoocoria fue similar entre los tres tipos de vegetación, mientras que la proporción de especies autócoras fue mayor en el cardonal (30.49 %) que en el matorral y la tetechera (22.3 % y 19.2 %, respectivamente; Figura 4.4).

## **4.2. Dinámica de la lluvia de semillas y del banco de semillas en la metacomunidad**

### *4.2.1. Caracterización del banco de semillas*

A nivel de metacomunidad en el banco de semillas fueron registradas 71 especies, pertenecientes a 13 familias (Figura 4.5). Las familias de plantas dominantes fueron Asteraceae (13 especies), Cactaceae (nueve), Fabaceae (seis) y Malvaceae (cuatro). Se encontraron 3,806 semillas durante el año de muestreo, lo cual representa una densidad total de 1,346.2 semillas/m<sup>2</sup>. Las cinco especies más abundantes en el banco de semillas fueron *Flaveria ramosissima* Klatt, *Selaginella lepidophylla* (Hook. y Grev.), Asteraceae sp. 1, *Myrtillocactus geometrizans* y *Sanvitalia fruticosa*, que en conjunto constituyeron 78.4 % (39.5 %, 19.9 %, 7.8 %, 6.04 % y 5.02 %, respectivamente) del número de semillas registradas (Tabla 4.2).



Figura 4.5. Algunas de las semillas encontradas en el banco de semillas de la metacomunidad de estudio, Zapotitlán, Puebla

**Tabla 4.2. Riqueza de morfoespecies y número total de semillas de los cinco taxones más abundantes en el banco de semillas de la metacomunidad del valle de Zapotitlán, Puebla. C1B y C2B = parches de cardonal; M1B y M2B = parches de matorral; T1B y T2B = parches de tetechera. La B denota banco de semillas. Los números en negritas son las abundancias máximas para cada especie**

Sitio	C1B	C2B	M1B	M2B	T1B	T2B
Riqueza	21	23	23	32	32	26
<i>Flaveria ramosissima</i>	1	0	<b>1496</b>	0	6	2
<i>Selaginella lepidophylla</i>	7	<b>752</b>	0	0	0	0
Asteraceae sp. 1	27	<b>228</b>	1	29	12	2
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	3	2	<b>122</b>	23	69	11
<i>Sanvitalia fruticosa</i>	65	13	0	<b>108</b>	4	1

Considerando cada parche, hubo diferentes dinámicas, tanto en la riqueza de especies como en el número de semillas en el tiempo (Figura 4.6). La riqueza de especies se mantuvo más o menos igual entre los tres tipos de parches ( $F_{5,18} = 0.64$ ,  $p = 0.67$ ) (Figura 4.7), a pesar de que en septiembre no encontramos ninguna semilla en el banco de uno de los parches del cardonal (C1B). Las semillas fueron significativamente más abundantes en un sitio de matorral (M1B) y en uno de los sitios de cardonal (C2B), alcanzando la abundancia más baja en las dos tetecheras (T1B y T2B) ( $F_{5,18} = 8.316$ ,  $p = 0.0003$ ) (Figura 4.7).

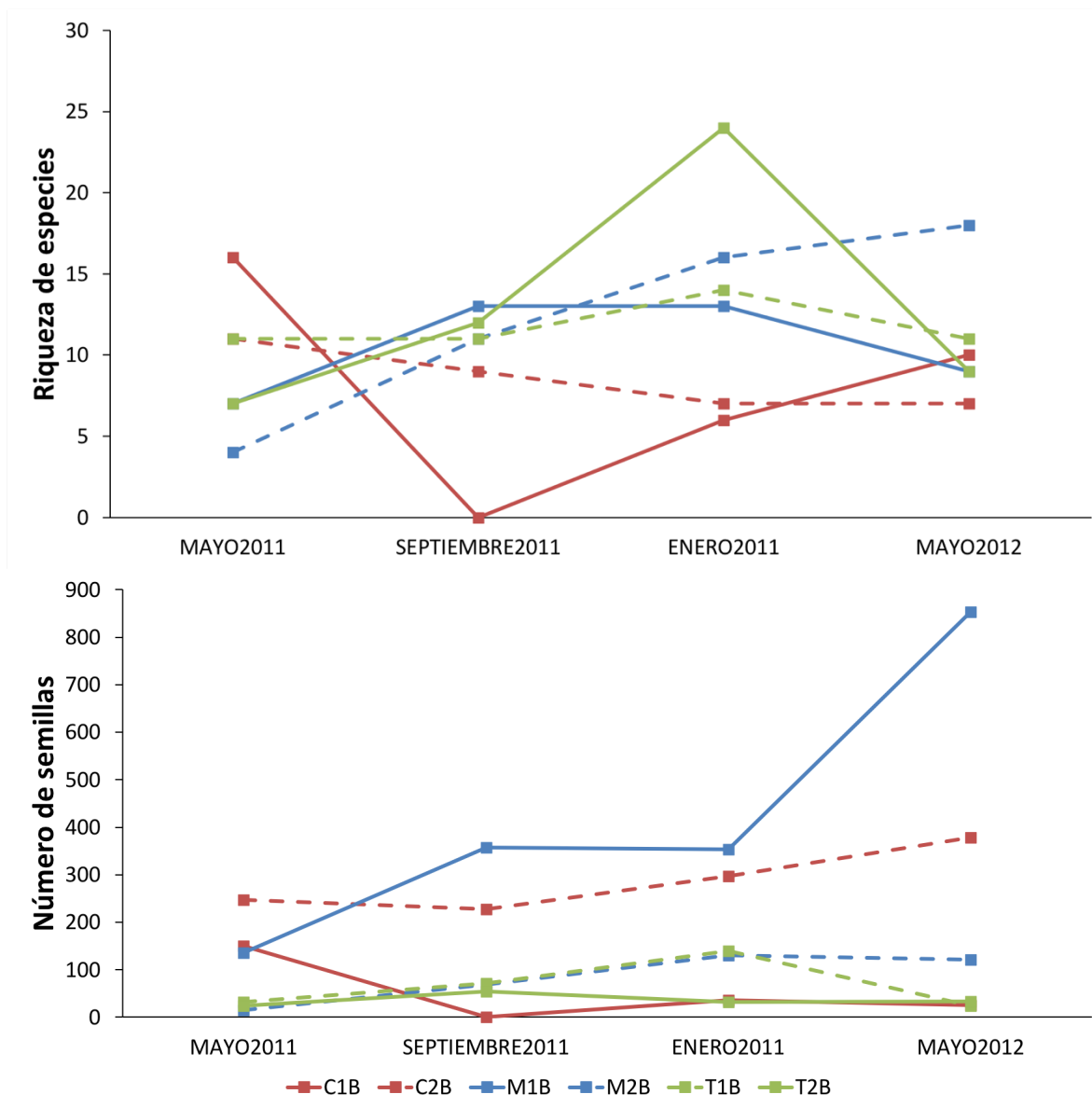


Figura 4.6. Riqueza de especies y abundancia de semillas presentes en el banco de semillas en los cuatro muestreos que se llevaron a cabo durante un año en la metacomunidad de estudio en el valle de Zapotitlán, Puebla. C1B y C2B = parches de cardonal; M1B y M2B = parches de matorral; T1B y T2B = parches de tetechera. La B denota banco de semillas

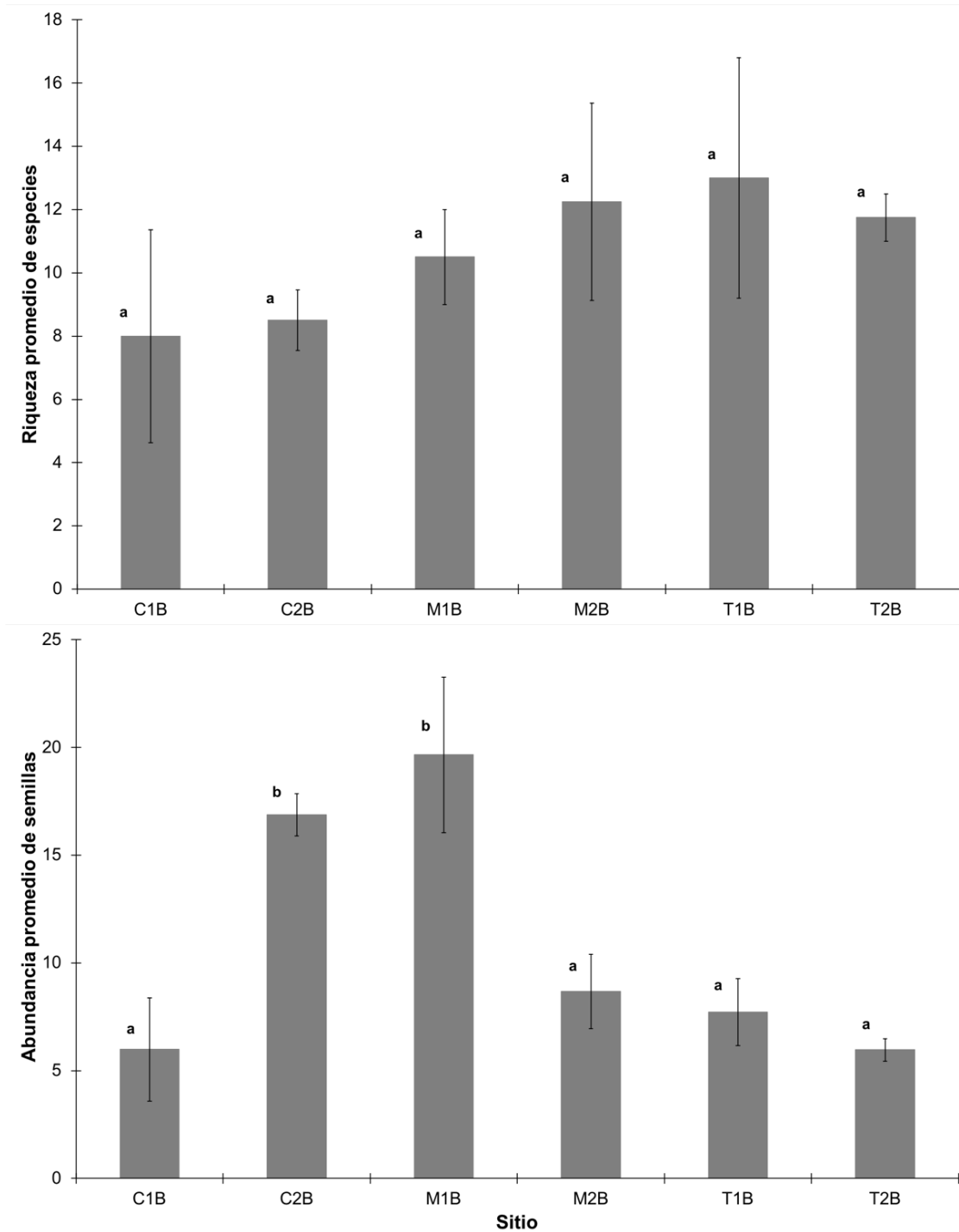


Figura 4.7. Riqueza y abundancia promedio de semillas ( $\pm$  e.e) presentes en el banco de semillas en cada parche de vegetación. C1B y C2B = parches de cardonal; M1B y M2B = parches de matorral; T1B y T2B = parches de tetechera. La B denota banco de semillas. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).  $N = 240$  muestras de suelo

#### 4.2.2. Caracterización de la lluvia de semillas

A nivel de metacomunidad en las trampas para la lluvia de semillas se colectaron un total de 77 especies, pertenecientes a 17 familias a nivel de metacomunidad (Figura 4.8). Las familias de plantas dominantes fueron Asteraceae (13 especies), Cactaceae (siete), Fabaceae (siete) y Malvaceae (cuatro). Se colectaron 1,547 semillas durante el año de muestreo, lo que representa una lluvia total de 20.72 semillas/m<sup>2</sup>. Las cinco especies más abundantes en la lluvia de semillas fueron *Selaginella lepidophylla*, *Flaveria ramosissima*, *Viguiera dentata*, *Lippia organoides* Kunth y *Dalea carthagenensis*, en conjunto constituyeron el 70.9 % (18.49 %, 17.59 %, 15.45 %, 10.1 % y 9.31 %, respectivamente) de las semillas registradas (Tabla 4.3).

La abundancia de semillas disminuyó en el mes de julio en todos los parches. En agosto, la lluvia de semillas aumentó en cuatro parches (C2LL, M1LL, M2LL y T2LL); para septiembre nuevamente disminuye la entrada de semillas en todos los parches y se incrementa hacia noviembre en C1LL, M1LL, M2LL y T2LL. Finalmente, en febrero de 2012 disminuye la abundancia de llegada de semillas en la metacomunidad (Figura 4.9). La riqueza de especies que llegaron a la metacomunidad muestra diferentes dinámicas temporales en cada parche, en agosto aumentó en los parches M1LL y T2LL, mientras que en octubre aumenta en el C1LL y en el M2LL (Figura 4.9).

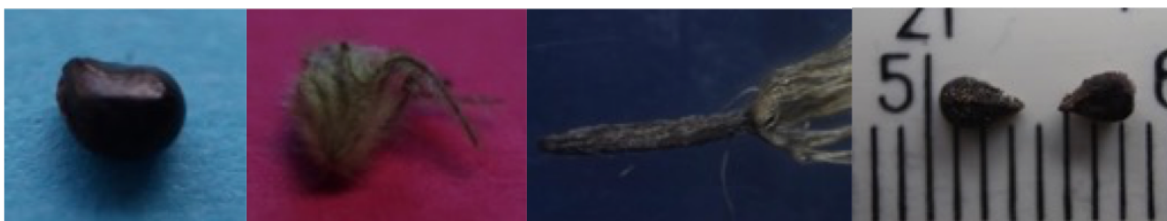


Figura 4.8. Algunas semillas encontradas en la lluvia de semillas en la metacomunidad de estudio, Zapotitlán, Puebla

**Tabla 4.3. Riqueza de morfoespecies y número total de semillas de los cinco taxones más abundantes en la lluvia de semillas de la metacomunidad del valle de Zapotitlán, Puebla. C1LL y C2LL = parches de cardonal; M1LL y M2LL = parches de matorral; T1LL y T2LL = parches de tetechera. La LL denota lluvia de semillas. Los números en negritas son las abundancias máximas para cada especie**

Sitio	C1LL	C2LL	M1LL	M2LL	T1LL	T2LL
Riqueza	23	16	24	26	19	25
<i>Selaginella lepidophylla</i>	2	<b>283</b>	0	1	0	0
<i>Flaveria ramosissima</i>	4	0	<b>264</b>	0	3	1
<i>Viguiera dentata</i>	<b>180</b>	3	0	29	10	8
<i>Lippia organoides</i>	6	2	0	0	0	<b>148</b>
<i>Dalea carthagenensis</i>	30	0	<b>82</b>	38	0	0

Considerando el número de semillas promedio que llegaron en un año a cada tipo de vegetación, el matorral (M1LL) presentó mayor abundancia de semillas y mayor riqueza de especies, aunque este parche solo mostró diferencias significativas con respecto a la abundancia de especies con los parches T1LL, T2LL y M2LL ( $F_{5,60} = 2.37$ ,  $p = 0.050$ ) (Figura 4.10).

No hubo diferencias significativas entre los parches con la riqueza de especies ( $F_{5,60} = 1.15$ ,  $p = 0.34$ ) (Figura 4.10). Mientras, a las tetecheras (T1LL y T2LL) y al matorral (M2LL) llegaron varias especies, pero en poca abundancia, el

cardonal (C2LL) fue el parche al que llegó el menor número de especies en gran abundancia (Figura 4.10).

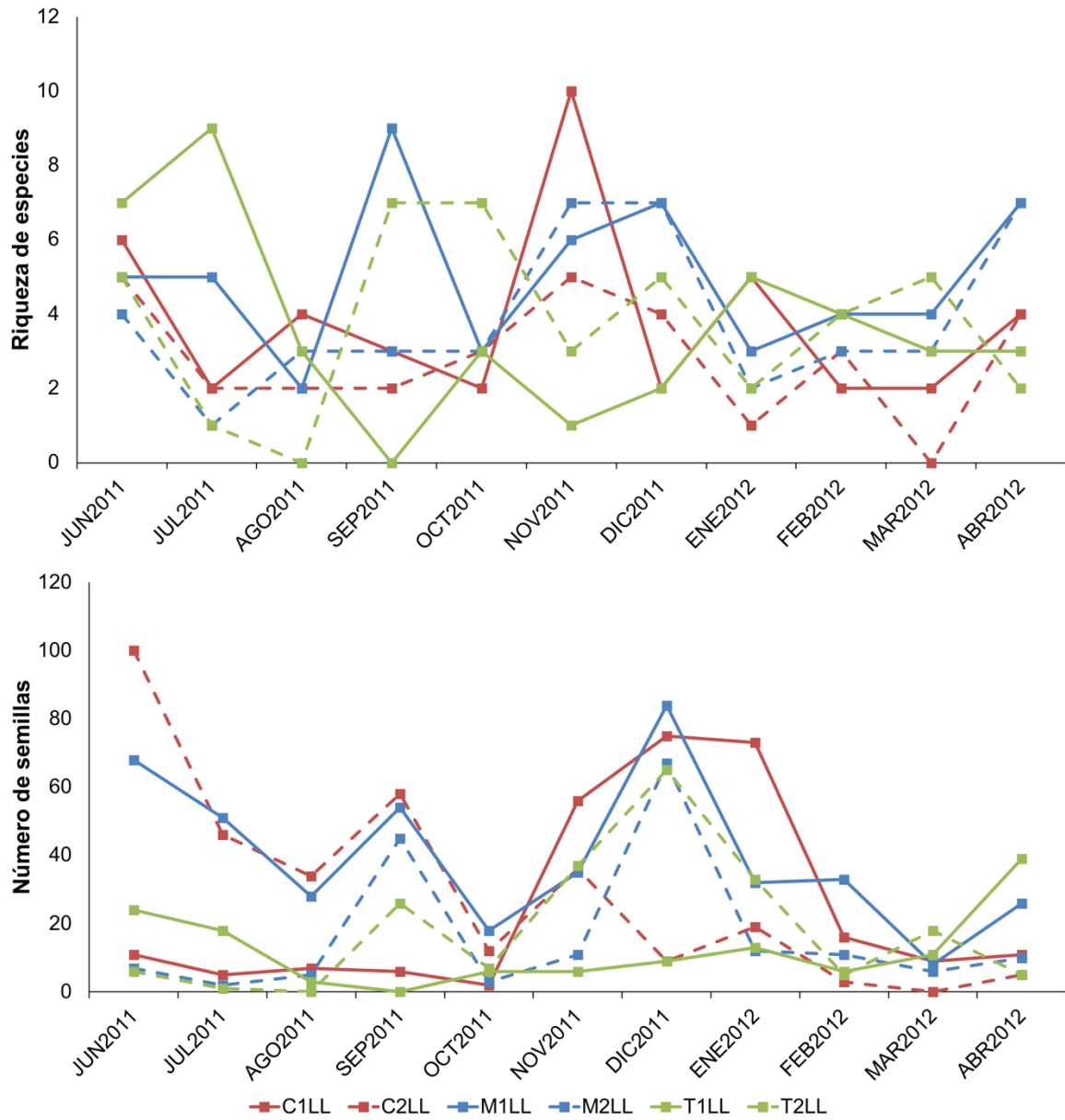


Figura 4.9. Riqueza de especies y abundancia de semillas presentes en la lluvia de semillas durante un año de muestreo en la metacomunidad de estudio, Zapotitlán, Puebla. Cada línea es una de las seis comunidades locales. C1LL y C2LL = parches de cardonal; M1LL y M2LL = parches de matorral; T1LL y T2LL = parches de tetechera. La LL denota lluvia de semillas



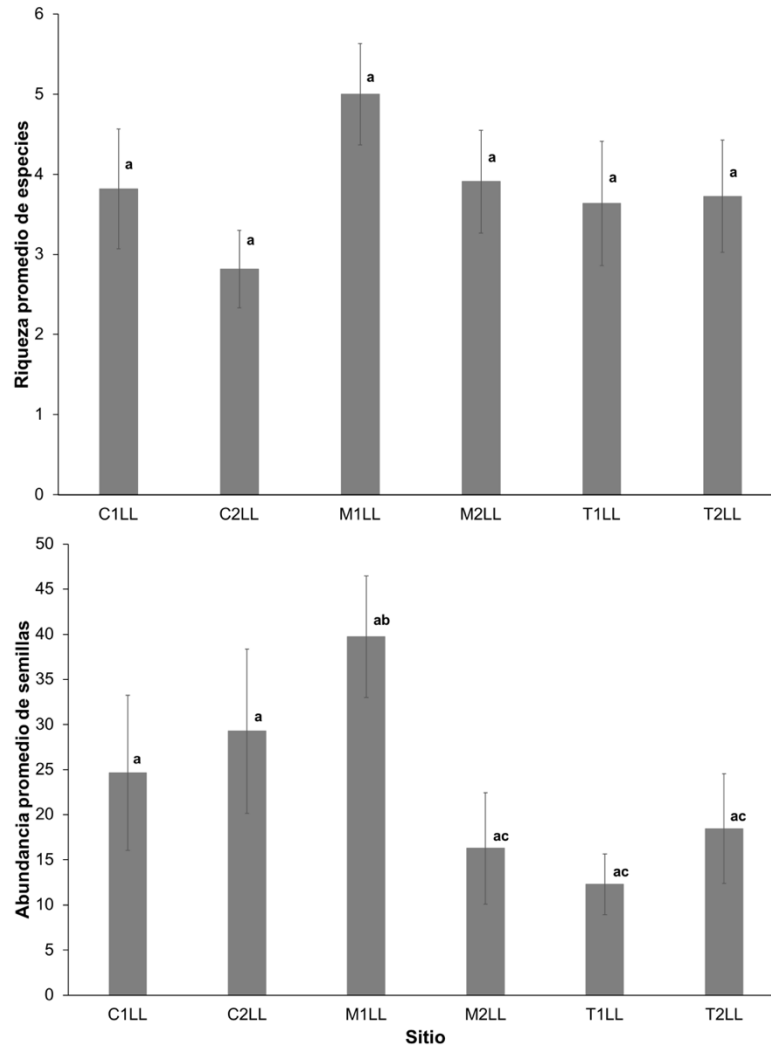


Figura 4.10. Riqueza de especies y abundancia promedio ( $\pm$  e.e.) de semillas presentes en la lluvia de semillas en la metacomunidad de estudio, Zapotitlán, Puebla. C1LL y C2LL = parches de cardonal; M1LL y M2LL = parches de matorral; T1LL y T2LL = parches de tetechera. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). La LL denota lluvia de semillas.  $N = 660$  trampas de semillas

#### 4.2.3. Análisis de la dinámica temporal y espacial del banco y la lluvia de semillas

##### 4.2.3.1. Banco de semillas

Las trayectorias temporales sobre la matriz de incidencia del banco de semillas en cada comunidad mostraron diferentes patrones de cambio en el espacio de ordenación extraído por el análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) (Figura 4.11). La dinámica temporal del cardonal

se separa de las dinámicas de la tetechera y del matorral sobre el primer eje. Con respecto a las trayectorias de las abundancias de semillas, la ordenación de los dos primeros ejes del análisis de componentes principales (ACP) (Figura 4.12), que explican el 32.5% de la variabilidad, muestran diferentes trayectorias en el tiempo, sin embargo, debido a que el cardonal en mayo (CBt<sub>1</sub>) y la tetechera en enero (TBt<sub>3</sub>) son mucho muy diferentes, las trayectorias de la dinámica se restringen a un segmento limitado del espacio de ordenación y los demás parches en diferentes tiempos se ven muy cercanos.

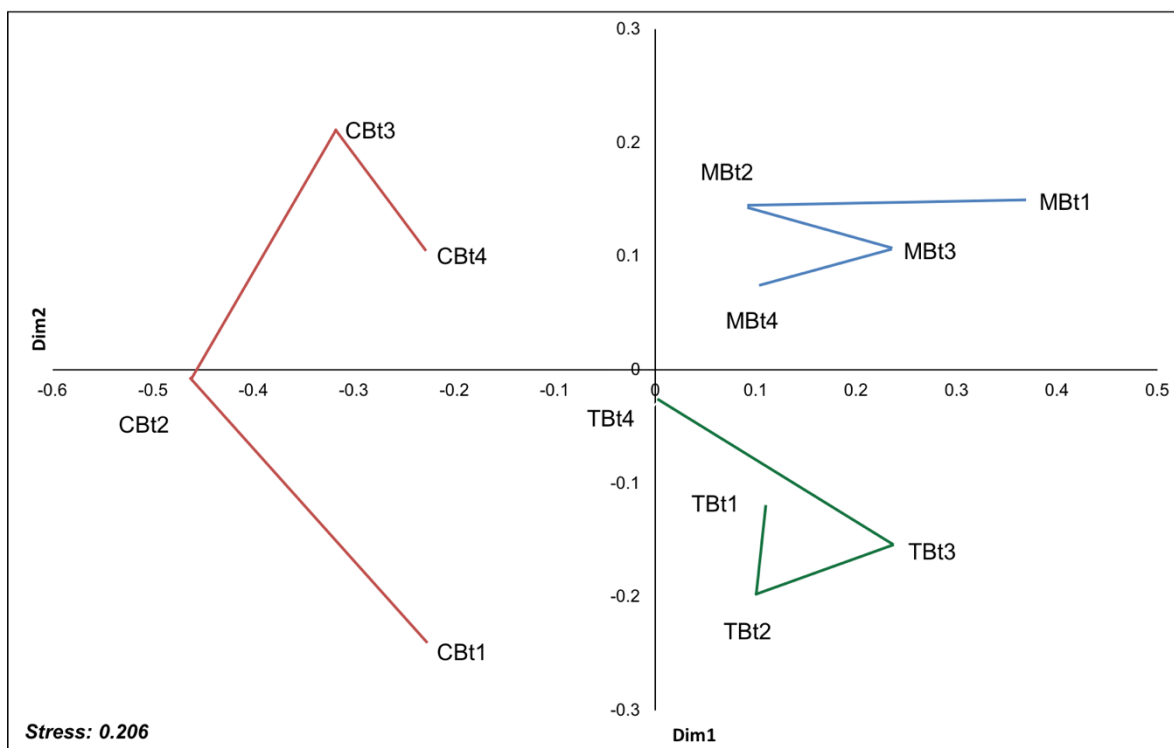


Figura 4.11. Ordenación resultante del NMDS (basada en el índice de Raup-Crick) de la metacomunidad, en diferentes tiempos de recolección, en el espacio de ordenación definido por la incidencia de morfoespecies en el banco de semillas, en cada tipo vegetación. Las líneas son las trayectorias en el tiempo en cada comunidad. Línea roja = cardonal; línea azul = matorral; línea verde = tetechera. Los tiempos están indicados por: t1 = mayo 2011; t2 = septiembre 2011; t3 = enero 2012; t4 = mayo 2012. La B denota banco de semillas

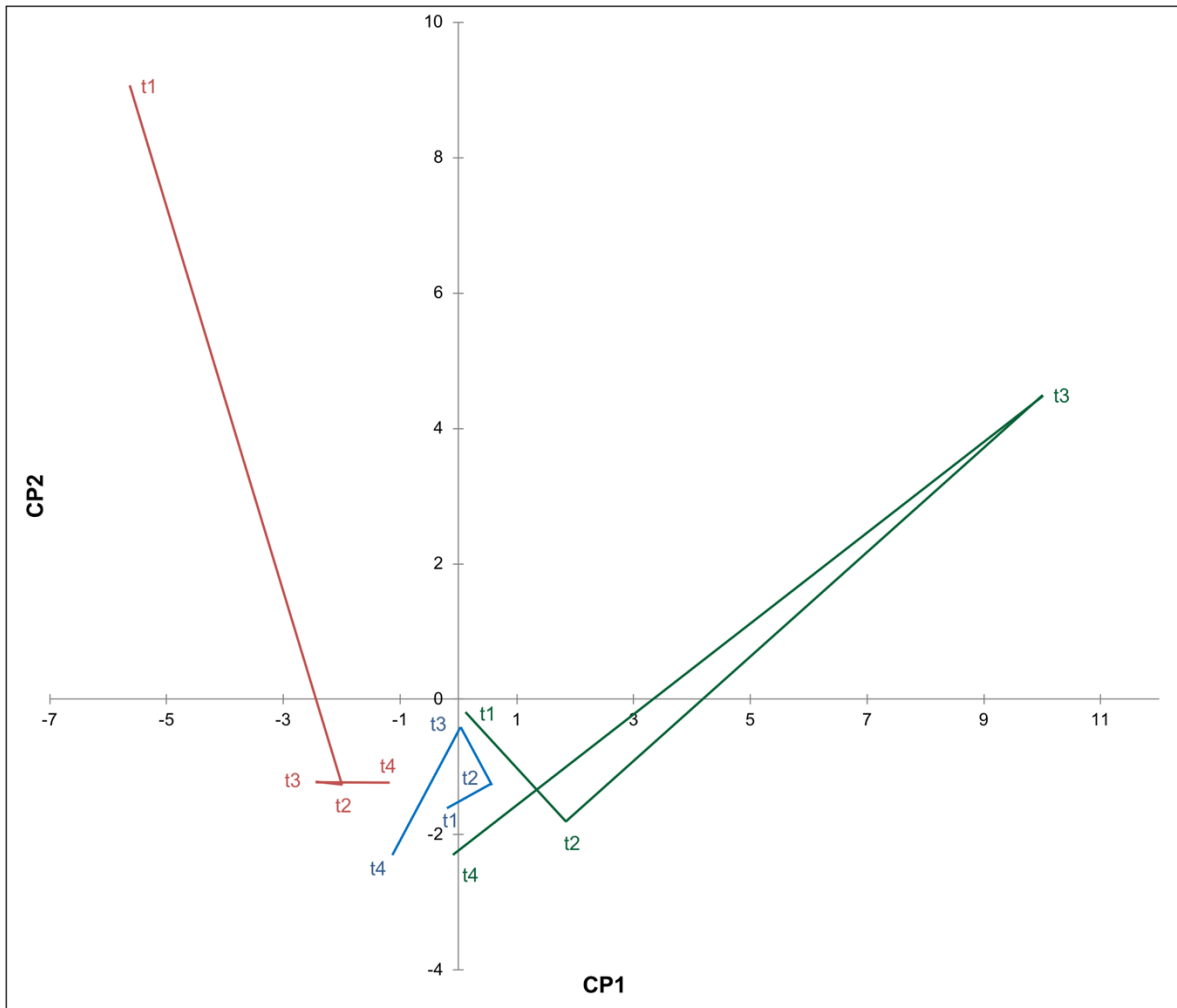


Figura 4.12. Ordenación resultante del ACP de la metacomunidad, en diferentes tiempos de recolección, en el espacio de ordenación definido por la abundancia de morfoespecies presentes en banco de semillas en cada tipo de vegetación. El primer componente explica el 17.64 % y el segundo componente el 14.86 % de la varianza. Las líneas son las trayectorias en el tiempo en cada comunidad. Línea roja = cardonal; línea azul = matorral; línea verde = tetechera. Los tiempos están indicados por: t1 = mayo 2011; t2 = septiembre 2011; t3 = enero 2012; t4 = mayo 2012

Las comunidades conjuntas de bancos de semillas del cardonal muestran trayectorias composicionales divergentes, por lo que el cardonal en los tres primeros tiempos diverge o fue tan disimilar como lo esperado por el azar, tanto de la tetechera como del matorral (comparación entre los pares CB-MB y TB-CB en la Figura 4.13). En la misma figura, la tetechera y el matorral tienden a converger al

encontrarse más cerca del valor -1 en todos los tiempos. Al cuarto tiempo (mayo de 2012) las tres comunidades convergen (Figura 4.11 y Figura 4.13).

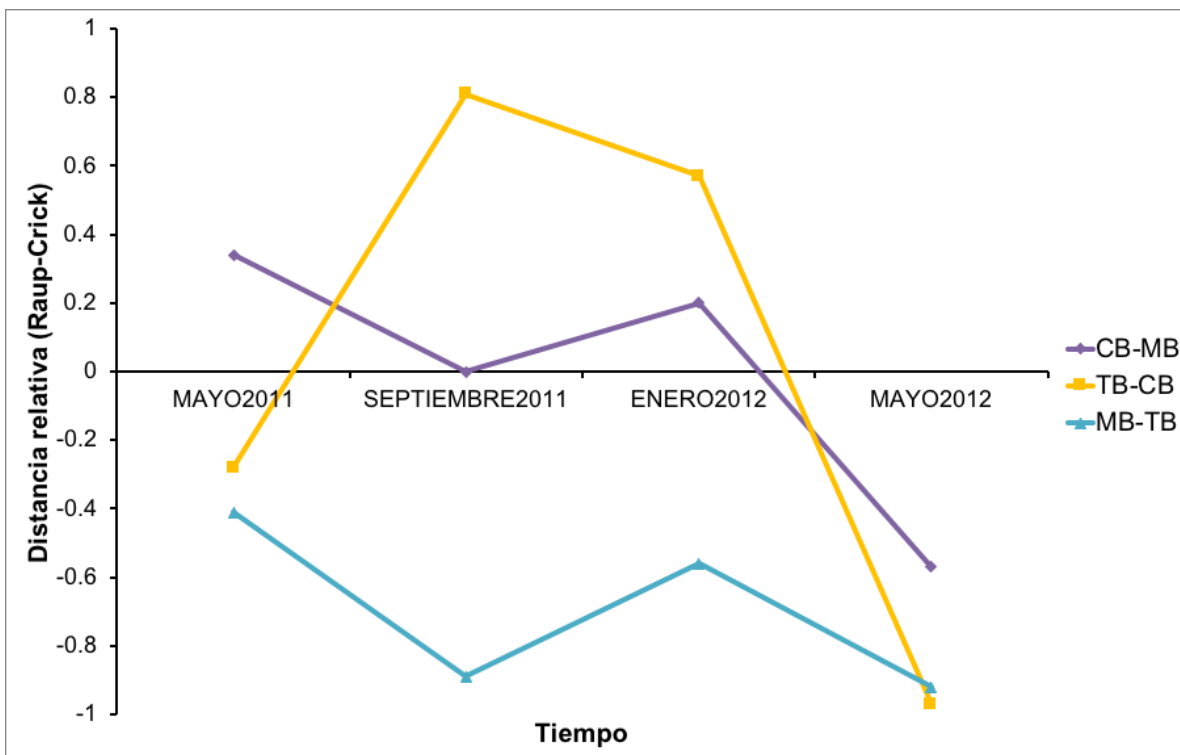


Figura 4.13. Distancia multidimensional basada en el índice de disimilitud  $\beta_{RC}$  como una función del tiempo para tres comparaciones entre los tres tipos de vegetación de acuerdo con la composición del banco de semillas. La escala va de -1 a 1, donde -1 significa que las comunidades son menos disimilares que lo esperado por el azar, 0 que las comunidades son tan disimilares como lo esperado por el azar y 1 que las comunidades son más disimilares que lo esperado por el azar. Las combinaciones de letras indican los pares de comunidades se fueron comparadas entre sí. CB = banco del cardonal; MB = banco de la tetechera; TB = banco del cardonal

Al comparar las trayectorias temporales de la composición del banco de semillas entre parches del mismo tipo de comunidad local (Figura 4.14) se observa que a inicios del muestreo los cardonales son significativamente similares, lo mismo pasa con las tetecheras, pero no con los matorrales que no difieren de lo esperado por el azar. Para septiembre (época de lluvia) los tres pares de parches no difieren

de lo esperado por el azar. Posteriormente, en enero, hay una convergencia en la composición de especies entre los cardonales que continúa hasta mayo de 2012. Los parches de matorral divergen en enero y hacia el final del muestreo, al parecer, tienden a una converger.

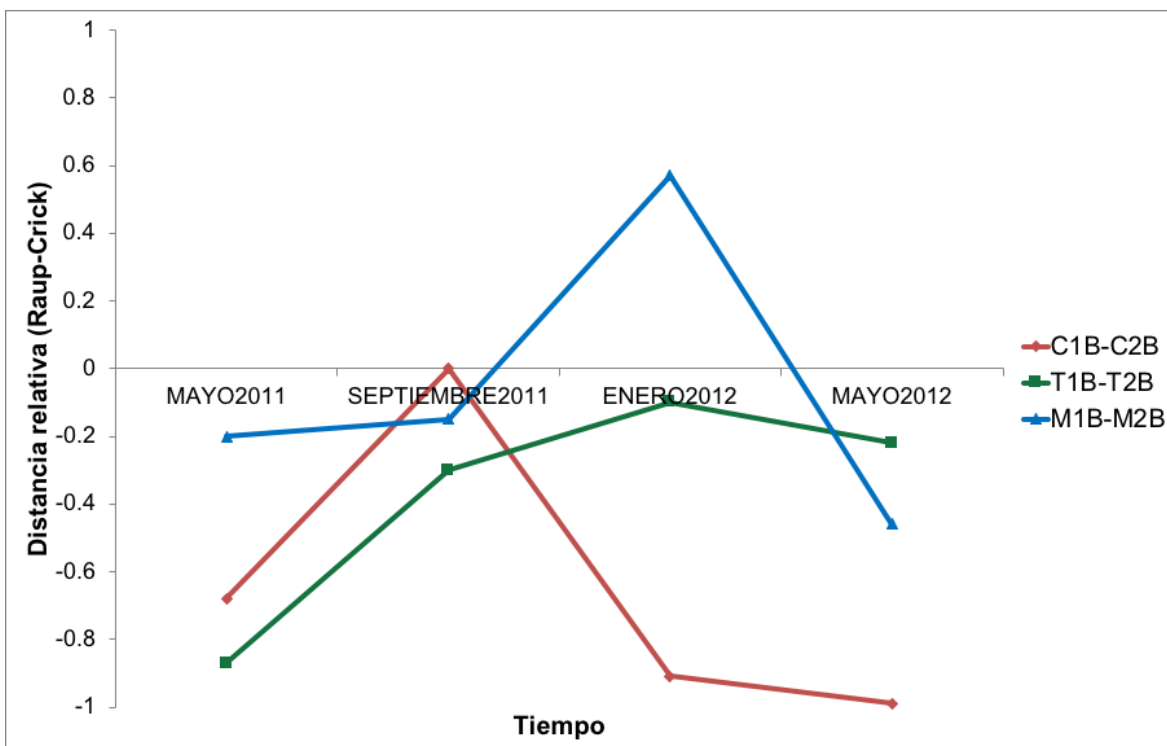


Figura 4.14. Distancia multidimensional basada en el índice de disimilitud  $\beta_{RC}$  como una función del tiempo para tres comparaciones entre los parches del mismo tipo de vegetación de acuerdo con la composición del banco de semillas. La escala va de -1 a 1, donde -1 significa que las comunidades son menos disimilares que lo esperado por el azar, 0 que las comunidades son tan disimilares como lo esperado por el azar y 1 que las comunidades son más disimilares que lo esperado por el azar. Las combinaciones de letras indican los pares de comunidades se fueron comparadas entre sí. C1B y C2B = banco del cardonal; M1B y M2B = banco de la tetechera; T1B y T2B = banco del cardonal

En los análisis de estabilidad no hubo concordancia temporal en las abundancias absolutas, jerarquía de abundancia y composición de especies (Tabla 4.4), es decir la estructura del banco de semillas varía en el tiempo.

De manera general, de acuerdo con los residuales estandarizados de  $\chi^2$ , esta dependencia en el tiempo en la tetechera fue debido a una mayor frecuencia a la esperada de *Mammillaria carnea*, *Vachellia constricta* y morfoespecie122, al inicio del muestreo, en mayo de 2011, *Viguiera dentata*, *Zapoteca formosa* (Kunth) H.M.Hern. y morfoespecie102 en septiembre de 2011, morfoespecie122 en enero de 2012, para mayo de 2012 las especies más representadas fueron *Viguiera dentata*, *Agave macroacantha* y *Mimosa luisana*. Mientras que las especies que mostraron una menor frecuencia a la esperada fueron *Viguiera dentata* en mayo de 2011, *Mammillaria carnea*, morfoespecie122 y *Opuntia* sp. Mill. en septiembre de 2011, *Mimosa luisana*, *Viguiera dentata* y morfoespecie102 en enero de 2012 y morfoespecie122 en mayo de 2012.

Para el cardonal, las especies que determinaron la variación en el tiempo por una mayor frecuencia a la esperada fueron *Sanvitalia fruticosa* y *Asteraceae* sp. 1 en mayo de 2011, *Selaginella lepidophylla* y *Ayenia fruticosa* Rose en septiembre de 2011, *Asteraceae* sp. 1, *Viguiera dentata* y *Sanvitalia fruticosa* en enero de 2012 y *Asteraceae* sp. 1 en mayo de 2012. Las especies que estuvieron en menor frecuencia a la esperada en este tipo de vegetación fueron *Selaginella lepidophylla* y *Ayenia fruticosa* en mayo de 2012, *Viguiera dentata*, *Asteraceae* sp. 1 y *Sanvitalia fruticosa* en septiembre de 2011, *Selaginella lepidophylla* y *Ayenia fruticosa* en enero de 2012, *Viguiera dentata* y *Sanvitalia fruticosa* en mayo de 2012.

Por último, para el matorral las diferencias en el tiempo se debieron al efecto de una mayor frecuencia a la esperada de *Myrtillocactus geometrizans*, *Asteraceae* sp. 4 y morfoespecie057 en mayo de 2011, *Kallstroemia parviflora* Norton. en septiembre de 2011, *Myrtillocactus geometrizans*, *Mammillaria carnea*,

Asteraceae sp. 1, Asteraceae sp. 4, Cactaceae sp. 1, Amaranthaceae Juss. sp. 1, *Vachellia constricta* y *Sanvitalia fruticosa* en enero de 2012 y *Flaveria ramosissima* en mayo de 2012. La tetechera, en todos los tiempos, presentó significativamente la mayor diversidad y equitatividad de especies comparado con el cardonal y el matorral ( $F_{2,9} = 7.53, p = 0.01$ ;  $F_{2,9} = 14.59, p = 0.001$ ) (Tabla 4.5).

**Tabla 4.4. Estabilidad del ensamble del banco de semillas en los tres tipos de comunidades locales a tres escalas analíticas.  $\chi^2$ = ji-cuadrada a partir de tablas de contingencia; W= coeficiente de concordancia de Kendall; CC = coeficiente de comunidad usando el índice de similitud de Jaccard. CB = banco del cardonal; MB = banco del matorral; TB = banco de la tetechera. Los subíndices t<sub>1</sub>= mayo de 2011; t<sub>2</sub>= septiembre 2011; t<sub>3</sub>= enero 2012; t<sub>4</sub>= mayo 2012**

Tipo de comunidad/tiempo	Abundancias absolutas $\chi^2 (p)$	Jerarquía de abundancias W (p)	Incidencia CC
CBt <sub>1</sub> - CBt <sub>2</sub>	172.3 (<0.0001)	0.08 (0.01)	0.2
CBt <sub>2</sub> - CBt <sub>3</sub>	187.6 (<0.0001)	0.06 (0.04)	0.18
CBt <sub>3</sub> - CBt <sub>4</sub>	168.2 (<0.0001)	0.33 (<0.0001)	0.46
MBt <sub>1</sub> - MBt <sub>2</sub>	75.6 (<0.0001)	0.08 (0.008)	0.25
MBt <sub>2</sub> - MBt <sub>3</sub>	117.3 (<0.0001)	0.18 (<0.0001)	0.41
Mt <sub>3</sub> - Mt <sub>4</sub>	202.9 (<0.0001)	0.29 (<0.0001)	0.47
TBt <sub>1</sub> - TBt <sub>2</sub>	89.7 (<0.0001)	0.12 (0.001)	0.32
TBt <sub>2</sub> - TBt <sub>3</sub>	126.5 (<0.0001)	0.10 (0.003)	0.36
TBt <sub>3</sub> - TBt <sub>4</sub>	81.8 (<0.0001)	0.09 (0.006)	0.31

Tabla 4.5. Índice de diversidad (Simpson 1- $\lambda$ ) del banco de semillas para los tres tipos de comunidades locales a través del tiempo. CB = cardonal; MB = matorral; TB = tetechera. La B denota banco de semillas. El tiempo está indicado por: t<sub>1</sub>= mayo de 2011; t<sub>2</sub>= septiembre 2011; t<sub>3</sub>= enero 2012; t<sub>4</sub>= mayo 2012. Los resultados significativos ( $p < 0.05$ ) están en negritas

Índice de diversidad			
Tiempo	CB	MB	TB
t <sub>1</sub>	0.670 <sup>a</sup>	0.521 <sup>a</sup>	<b>0.836<sup>b</sup></b>
t <sub>2</sub>	0.270 <sup>a</sup>	0.559 <sup>a</sup>	<b>0.822<sup>b</sup></b>
t <sub>3</sub>	0.662 <sup>a</sup>	0.603 <sup>a</sup>	<b>0.899<sup>b</sup></b>
t <sub>4</sub>	0.562 <sup>a</sup>	0.278 <sup>a</sup>	<b>0.813<sup>b</sup></b>
Equitatividad			
Tiempo	CB	MB	TB
t <sub>1</sub>	0.538 <sup>a</sup>	0.454 <sup>a</sup>	<b>0.813<sup>b</sup></b>
t <sub>2</sub>	0.264 <sup>a</sup>	0.471 <sup>a</sup>	<b>0.744<sup>b</sup></b>
t <sub>3</sub>	0.569 <sup>a</sup>	0.505 <sup>a</sup>	<b>0.807<sup>b</sup></b>
t <sub>4</sub>	0.414 <sup>a</sup>	0.258 <sup>a</sup>	<b>0.757<sup>b</sup></b>

#### 4.2.3.2. Lluvia de semillas

Las trayectorias temporales de composición y abundancia en la lluvia de semillas mostraron diferentes patrones de cambio en el espacio de ordenación extraído por el NMDS (Figura 4.15) y de los dos primeros ejes del ACP que explican 15.6 % de la variabilidad (Figura 4.16). En la ordenación del NMDS (Figura 4.15) podemos observar que la tetechera es el tipo de comunidad en donde la composición de la lluvia de semillas cambia más en el tiempo, aunque los meses de secas (TLLt<sub>6</sub> a TLLt<sub>11</sub>, de noviembre a abril) se encuentran más cercanos entre sí. El cardonal y el matorral no mostró mucha variabilidad en las trayectorias temporales, sin embargo, las trayectorias fueron más cortas entre los meses que coinciden con la época de secas para el área de estudio (del t<sub>6</sub> al t<sub>11</sub> del CLL y del t<sub>7</sub> al t<sub>11</sub> del MLL, de noviembre a abril). El análisis de componentes principales, con respecto al número de semillas



que están llegando a la metacomunidad en el tiempo (Figura 4.16), muestra que las comunidades son muy similares. Solo el matorral mostró mayor variabilidad temporal. Sobre el primer componente se separan  $MLLt_1$  (junio),  $MLLt_4$  (septiembre) y  $MLLt_{11}$  (abril).

El cardonal y el matorral fueron muy similares solo en el mes de enero, mientras que la tetechera y el cardonal fueron muy similares en dos tiempos (julio y abril), y el matorral y la tetechera fueron más similares entre sí, en julio, enero y febrero, estas similitudes son significativas (Figura 4.17).

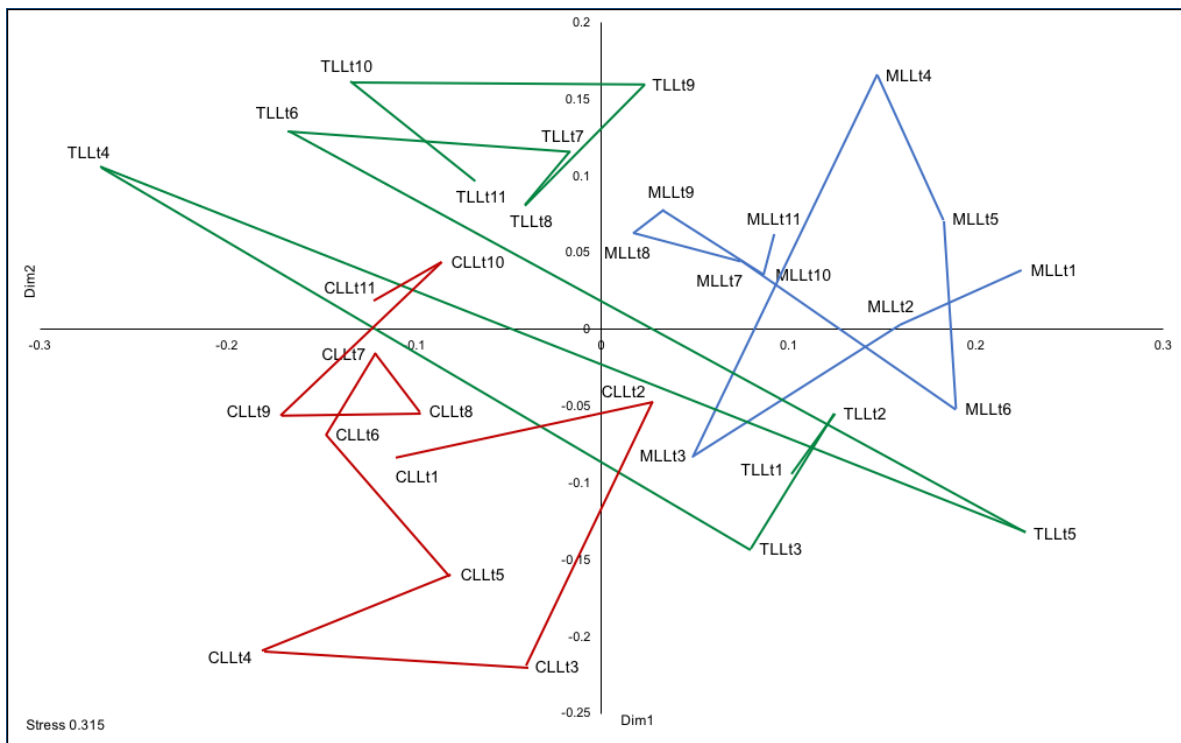


Figura 4.15. Ordenación resultante del NMDS (basada en el índice de Raup-Crick) de la metacomunidad, en diferentes tiempos, en el espacio de ordenación definido por la incidencia de morfoespecies en la lluvia de semillas en cada tipo vegetación. Las líneas son las trayectorias en el tiempo en cada comunidad. Línea roja = cardonal; línea azul = matorral; línea verde = tetechera. La LL denota lluvia de semillas. Los tiempos están indicados por: t1 = junio 2011; t2 = julio 2011; t3 = agosto 2011; t4 = septiembre 2011; t5 = octubre 2011; t6 = noviembre 2011; t7 = diciembre 2011; t8 = enero 2012; t9 = febrero 2012; t10 = marzo 2012; t11 = abril 2012

La comparación de las trayectorias en las comunidades locales no revela algún patrón claro, ya que los pares de parches del mismo tipo de comunidad muestran diferentes arreglos en el tiempo, en algunos puntos temporales convergen y en otros divergen. Aunque de julio a octubre los tres pares de parches son disimilares, solo en septiembre son significativas estas diferencias (Figura 4.18).

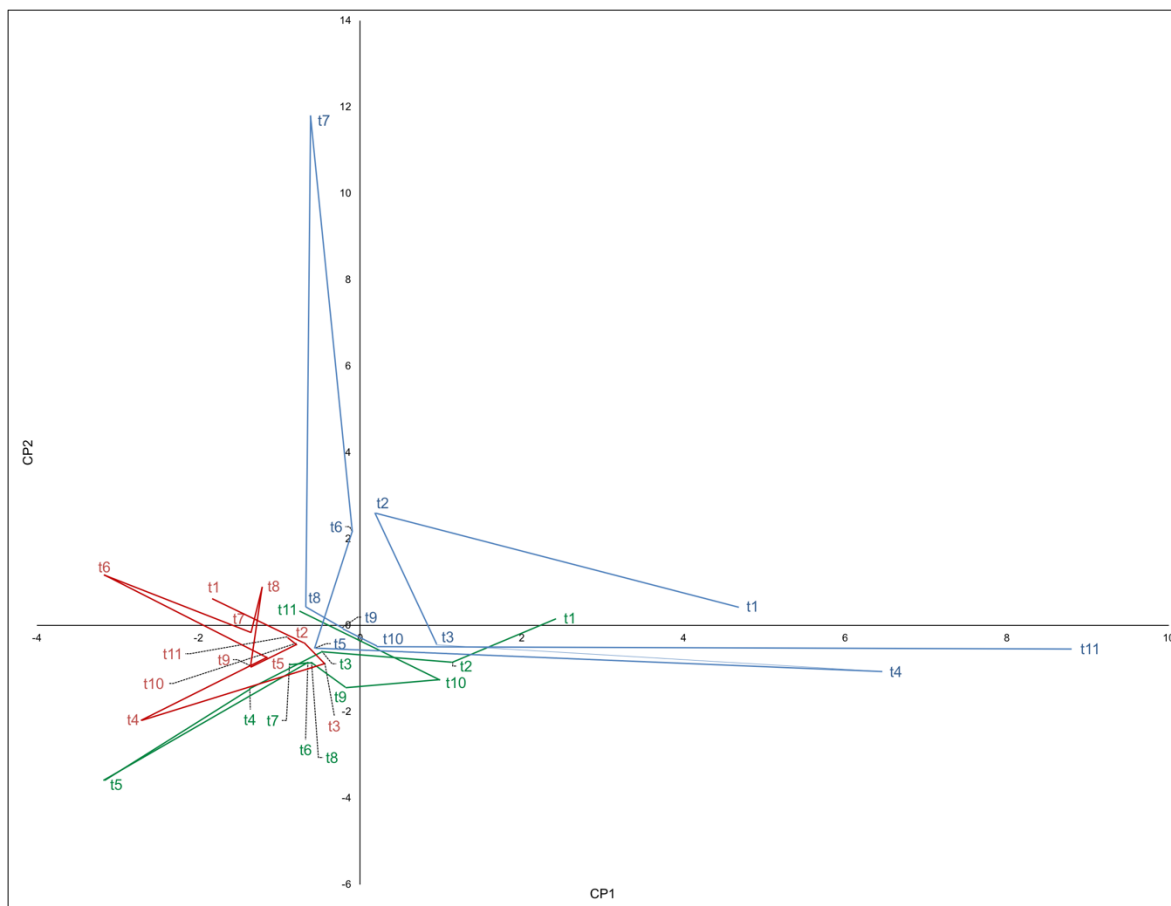


Figura 4.16. Ordenación resultante del ACP de la metacomunidad, en diferentes tiempos de recolección, en el espacio de ordenación definido por la abundancia de morfoespecies presentes en la lluvia de semillas en cada tipo de vegetación. El primer componente explica el 8 % y el segundo componente el 7.6 % de la varianza. Las líneas son las trayectorias en el tiempo en cada comunidad. Línea roja = cardonal; línea azul = matorral; línea verde = tetechera. Los tiempos están indicados por: t1 = junio 2011; t2 = julio 2011; t3 = agosto 2011; t4 = septiembre 2011; t5 = octubre 2011; t6 = noviembre 2011; t7 = diciembre 2011; t8 = enero 2012; t9 = febrero 2012; t10 = marzo 2012; t11 = abril 2012

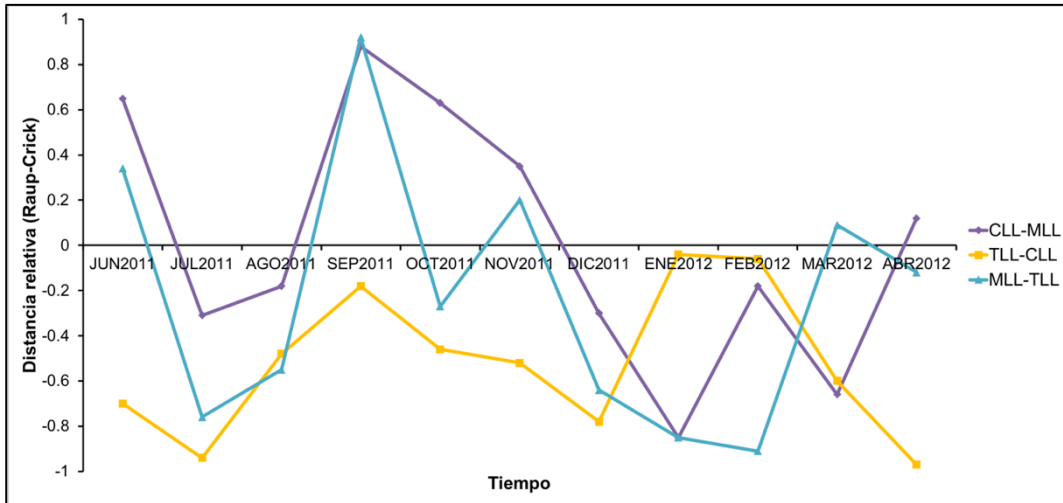


Figura 4.17. Distancia multidimensional relativa basada en el índice de disimilitud  $\beta_{RC}$  como una función del tiempo para tres comparaciones entre los tres tipos de vegetación de acuerdo con la composición de la lluvia de semillas. La escala va de -1 a 1, donde -1 significa que las comunidades son menos disimilares que lo esperado por el azar, 0 que las comunidades son tan disimilares como lo esperado por el azar y 1 que las comunidades son más disimilares que lo esperado por el azar. Las combinaciones de letras indican cuales comunidades fueron comparadas. C = cardonal; M = matorral; T = tetechera. La LL denota lluvia de semillas

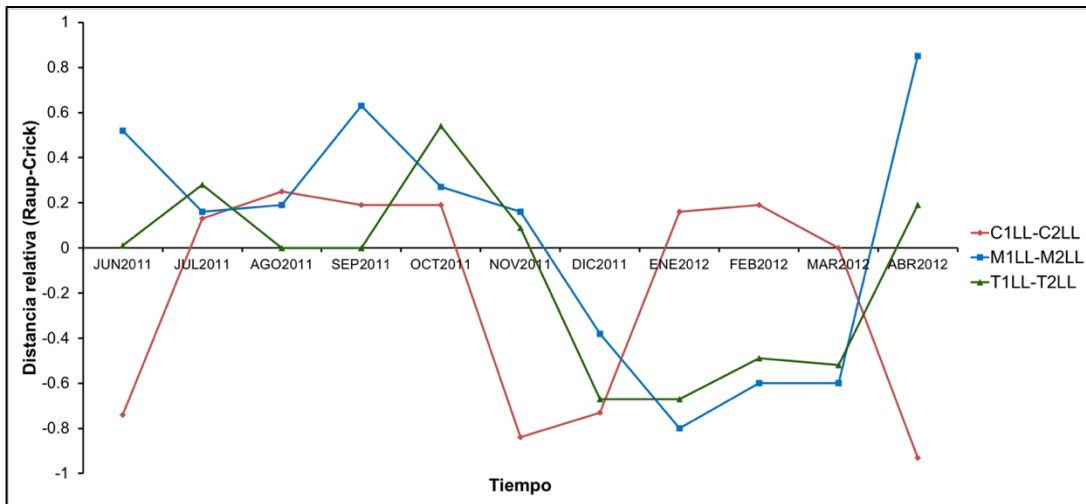


Figura 4.18. Distancia multidimensional basada en el índice de disimilitud  $\beta_{RC}$  como una función del tiempo para tres comparaciones entre los parches del mismo tipo de vegetación de acuerdo con la composición de la lluvia de semillas. La escala va de -1 a 1, donde -1 significa que las comunidades son menos disimilares que lo esperado por el azar, 0 que las comunidades son tan disimilares como lo esperado por el azar y 1 que las comunidades son más disimilares que lo esperado por el azar. Las combinaciones de letras indican los pares de comunidades se fueron comparadas entre sí. C= cardonal; M = matorral; T = tetechera. La LL denota lluvia de semillas

En los análisis de estabilidad (Tabla 4.6) no encontramos concordancia temporal en las abundancias absolutas para el cardonal desde junio de 2011 hasta febrero de 2012, para los dos últimos tiempos de marzo a abril de 2012 se mantiene estable. Estas diferencias en el tiempo están dadas porque hubo mayor frecuencia de la esperada de *Flaveria ramosissima* en julio de 2011, *Gymnolaena oaxacana* (Greenm.) Rydb. en agosto de 2011, *Selaginella lepidophylla* y Morfoespecie094 en octubre de 2011, *Selaginella lepidophylla* en noviembre 2011, *Viguiera dentata* en diciembre de 2011, *Dalea carthagenensis* en enero 2012 y *Viguiera dentata* en febrero de 2012. Mientras que las especies que tuvieron menor frecuencia a la esperada fueron *Viguiera dentata* en octubre y noviembre de 2011, *Selaginella lepidophylla* y *Dalea carthagenensis* en diciembre 2011, *Viguiera dentata* en enero 2012 y *Dalea carthagenensis* en febrero de 2012.

La tetechera solo mostró estabilidad de junio a agosto, en los demás tiempos hubo mayor frecuencia a la esperada de Asteraceae sp. 1, Asteraceae sp. 4 y Morfoespecie044 en septiembre de 2011, Poaceae sp. 1 en noviembre y diciembre de 2011, *Melochia tomentosa* L. y *Mariosousa acatlensis* en febrero de 2012, *Lippia organoides* en marzo de 2012 y *Mammillaria carnea* en abril 2012; y menor frecuencia a la esperada de *Lippia organoides* en octubre de 2011 y febrero de 2012, *Mammillaria carnea* en marzo de 2012 y *Lippia organoides* en abril de 2012.

Por último, el matorral se mantiene estable de octubre a noviembre de 2011 y de marzo a abril de 2012, la variación en los tiempos donde no es estable es por el efecto de una mayor frecuencia a la esperada de *Flaveria ramosissima* y morfoespecie016 en agosto de 2011, *Dalea carthagenensis*, *Hibiscus elegans* y Poaceae sp. 1 en octubre de 2011, Asteraceae sp. 1, *Flaveria ramosissima* y

morfoespecie017 en noviembre de 2011, *Dalea carthagenensis* en enero de 2012, *Myrtillocactus geometrizans* y Asteraceae sp. 4 en marzo de 2012; y una menor frecuencia a la esperada de Asteraceae sp. 1 en agosto y octubre de 2011, *Sanvitalia fruticosa* en noviembre de 2011 y enero de 2012 y *Dalea carthagenensis* en febrero de 2012.

La jerarquía de abundancias, al parecer, durante los meses de la época de lluvias es cuando se mantiene estable en los tres tipos de vegetación, el cardonal muestra estabilidad de julio a octubre, la tetechera de agosto a noviembre y el matorral de septiembre a octubre, durante 2011. Sin embargo, la composición de especies no muestra estabilidad temporal, es decir, cada comunidad local difiere en el tiempo con respecto a la composición de semillas que están llegando (Tabla 4.6). Aunque no hay diferencias significativas ( $H(\chi^2)_{11,11,11} = 5.79$ ,  $p = 0.055$ ), el cardonal presentó los menores índices de diversidad (Tabla 4.7).

**Tabla 4.6. Estabilidad del ensamble de la lluvia de semillas en los tres tipos de comunidades locales a tres escalas analíticas.  $\chi^2$ = ji-cuadrada a partir de tablas de contingencia;  $W$ = coeficiente de concordancia de Kendall; CC = coeficiente de comunidad usando el índice de similitud de Jaccard. CLL = Lluvia en el cardonal; MLL = lluvia en el matorral; TLL = lluvia en la tetechera. Los subíndices representan los diferentes tiempos:  $t_1$ = junio de 2011;  $t_2$ = julio 2011;  $t_3$ = agosto 2011;  $t_4$ = septiembre 2011;  $t_5$ = octubre 2011;  $t_6$ = noviembre 2011;  $t_7$ = diciembre 2011;  $t_8$ = enero 2012;  $t_9$ = febrero 2012;  $t_{10}$ = marzo 2012;  $t_{11}$ = abril 2012**

Tipo de comunidad/tiempo	Abundancias absolutas $\chi^2 (p)$	Jerarquía de abundancias $W (p)$	Incidencia CC
CLLt <sub>1</sub> - CLLt <sub>2</sub>	19.2 (0.038)	0.09 (0.008)	0.18
CLLt <sub>2</sub> - CLLt <sub>3</sub>	20.6 (0.008)	0.03 (0.136)	0.11
CLLt <sub>3</sub> - CLLt <sub>4</sub>	24.2 (0.003)	0.02 (0.218)	0.10
CLLt <sub>4</sub> - CLLt <sub>5</sub>	20.2 (0.009)	0.27 (0.15)	0.11

Tabla 4.6. (Continúa)

Tipo de comunidad/tiempo	Abundancias absolutas $\chi^2 (p)$	Jerarquía de abundancias $W (p)$	Incidencia CC
CLLt <sub>5</sub> - CLLt <sub>6</sub>	22.9 (0.028)	0.23 (<0.0001)	0.31
CLLt <sub>6</sub> - CLLt <sub>7</sub>	46.8 (<0.0001)	0.27 (<0.0001)	0.31
CLLt <sub>7</sub> - CLLt <sub>8</sub>	56.8 (<0.0001)	0.28 (<0.0001)	0.38
CLLt <sub>8</sub> - CLLt <sub>9</sub>	29.7 (0.0002)	0.11 (0.003)	0.22
CLLt <sub>9</sub> - CLLt <sub>10</sub>	4.1 (0.538)	0.09 (0.007)	0.17
CLLt <sub>10</sub> - CLLt <sub>11</sub>	7.6 (0.265)	0.08 (0.015)	0.14
MLLt <sub>1</sub> - MLLt <sub>2</sub>	25.1 (0.014)	0.05 (0.05)	0.15
MLLt <sub>2</sub> - MLLt <sub>3</sub>	11.0 (0.200)	0.11 (0.0003)	0.22
MLLt <sub>3</sub> - MLLt <sub>4</sub>	47.6 (<0.0001)	0.09 (0.006)	0.21
MLLt <sub>4</sub> - MLLt <sub>5</sub>	40.8 (0.0003)	0.03 (0.11)	0.13
MLLt <sub>5</sub> - MLLt <sub>6</sub>	17.3 (0.239)	0.09 (0.006)	0.20
MLLt <sub>6</sub> - MLLt <sub>7</sub>	64.2 (<0.0001)	0.16 (<0.0001)	0.33
MLLt <sub>7</sub> - MLLt <sub>8</sub>	23.6 (0.023)	0.18 (<0.0001)	0.23
MLLt <sub>8</sub> - MLLt <sub>9</sub>	24.9 (0.0003)	0.36 (<0.0001)	0.42
MLLt <sub>9</sub> - MLLt <sub>10</sub>	28.1 (0.0004)	0.21 (<0.0001)	0.33
MLLt <sub>10</sub> - MLLt <sub>11</sub>	17.3 (0.238)	0.24 (<0.0001)	0.33
TLLt <sub>1</sub> - TLLt <sub>2</sub>	14.1 (0.435)	0.27 (<0.0001)	0.40
TLLt <sub>2</sub> - TLLt <sub>3</sub>	13.5 (0.196)	0.09 (0.008)	0.18
TLLt <sub>3</sub> - TLLt <sub>4</sub>	28.0 (0.0004)	0.003 (0.608)	0.00
TLLt <sub>4</sub> - TLLt <sub>5</sub>	38.0 (0.0009)	0.01 (0.325)	0.00
TLLt <sub>5</sub> - TLLt <sub>6</sub>	56.0 (<0.0001)	0.01 (0.428)	0.00
TLLt <sub>6</sub> - TLLt <sub>7</sub>	18.2 (0.011)	0.14 (0.001)	0.25
TLLt <sub>7</sub> - TLLt <sub>8</sub>	18.5 (0.017)	0.23 (<0.0001)	0.33
TLLt <sub>8</sub> - TLLt <sub>9</sub>	44.4 (<0.0001)	0.06 (0.029)	0.18
TLLt <sub>9</sub> - TLLt <sub>10</sub>	24.2 (0.006)	0.14 (0.001)	0.27
TLLt <sub>10</sub> - TLLt <sub>11</sub>	57.5 (<0.0001)	0.09 (0.009)	0.20

Tabla 4.7. Índice de diversidad (Simpson  $1-\lambda$ ) de la lluvia de semillas para los tres tipos de comunidades locales a través del tiempo. C = cardonal; M = matorral; T = tetechera. Los diferentes tiempos están representados por:  $t_1$ = junio de 2011;  $t_2$ = julio 2011;  $t_3$ = agosto 2011;  $t_4$ = septiembre 2011;  $t_5$ = octubre 2011;  $t_6$ = noviembre 2011;  $t_7$ = diciembre 2011;  $t_8$ = enero 2012;  $t_9$ = febrero 2012;  $t_{10}$ = marzo 2012;  $t_{11}$ = abril 2012. La LL denota lluvia de semillas

Índice de diversidad			
Tiempo	CLL	MLL	TLL
$t_1$	0.336	0.518	0.804
$t_2$	0.214	0.305	0.781
$t_3$	0.476	0.321	0.667
$t_4$	0.202	0.712	0.688
$t_5$	0.469	0.581	0.876
$t_6$	0.716	0.698	0.317
$t_7$	0.197	0.745	0.326
$t_8$	0.695	0.575	0.489
$t_9$	0.366	0.679	0.826
$t_{10}$	0.197	0.796	0.713
$t_{11}$	0.687	0.878	0.283

Equitatividad			
Tiempo	CLL	MLL	TLL
$t_1$	0.382	0.549	0.824
$t_2$	0.335	0.404	0.835
$t_3$	0.570	0.445	1.000
$t_4$	0.293	0.648	0.774
$t_5$	0.618	0.689	0.957
$t_6$	0.659	0.676	0.445
$t_7$	0.278	0.682	0.389
$t_8$	0.734	0.744	0.581
$t_9$	0.501	0.777	0.949
$t_{10}$	0.503	0.934	0.769
$t_{11}$	0.804	0.886	0.386

#### 4.2.4. Factores que determinan la dinámica temporal del banco y la lluvia de semillas

La diversidad funcional de las características de dispersión fue el factor más importante relacionado con la dinámica anual del banco de semillas (Figura 4.19) y

está positivamente relacionado con la riqueza de especies (Figura 4.20). Por el contrario, la precipitación, la temperatura y la fenología fueron las variables más importantes relacionadas con los patrones temporales de la lluvia de semillas para las tres comunidades de estudio, con una clara segregación entre la época de lluvias y la época de secas (Figura 4.21) y está relacionada negativamente con la precipitación (Figura 4.22). Encontramos diferencias significativas en la proporción de semillas que llegan a los parches por el viento entre la época de lluvias y la de secas, predominando en los meses de secas (Figura 4.23). Aunque no hay diferencias significativas entre la proporción de especies barócoras entre épocas, estas son las que tienen mayor proporción en los meses lluviosos.

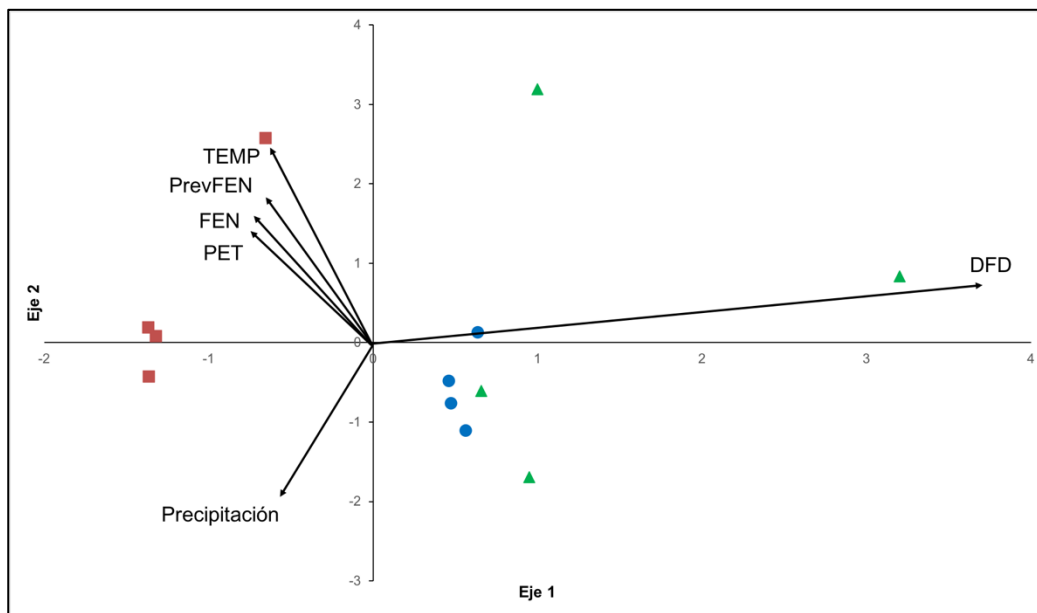


Figura 4.19. Primeros dos ejes del análisis de correspondencia canónica. Ordenación de las trayectorias temporales del banco de semillas en los tres tipos de comunidades locales en función de los patrones fenológicos de los frutos, diversidad funcional de las características de dispersión, precipitación, temperatura y potencial de evapotranspiración. TEMP = temperatura promedio mensual, PrevFEN= fenología (fructificación) del mes anterior, FEN= fenología (fructificación), PET= potencial de evapotranspiración promedio mensual y DFD= diversidad funcional de las características de dispersión. Triángulos verdes = tetechera; círculos azules = matorral; cuadros rojos = cardonal



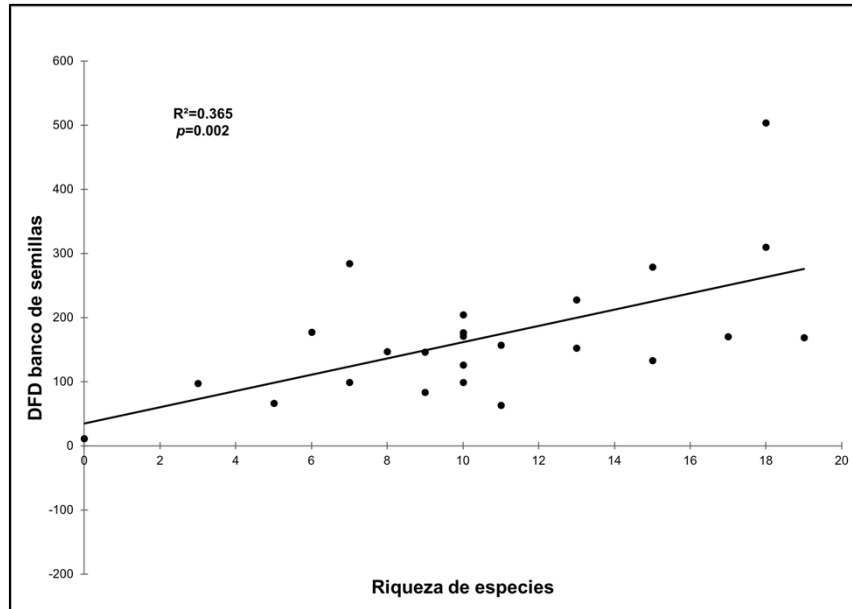


Figura 4.20. Relación entre la diversidad funcional de las características de dispersión de las diásporas y la riqueza de especies presentes en el banco de semillas en la metacomunidad de estudio, Zapotitlán, Puebla. DFD= diversidad funcional de las características de dispersión

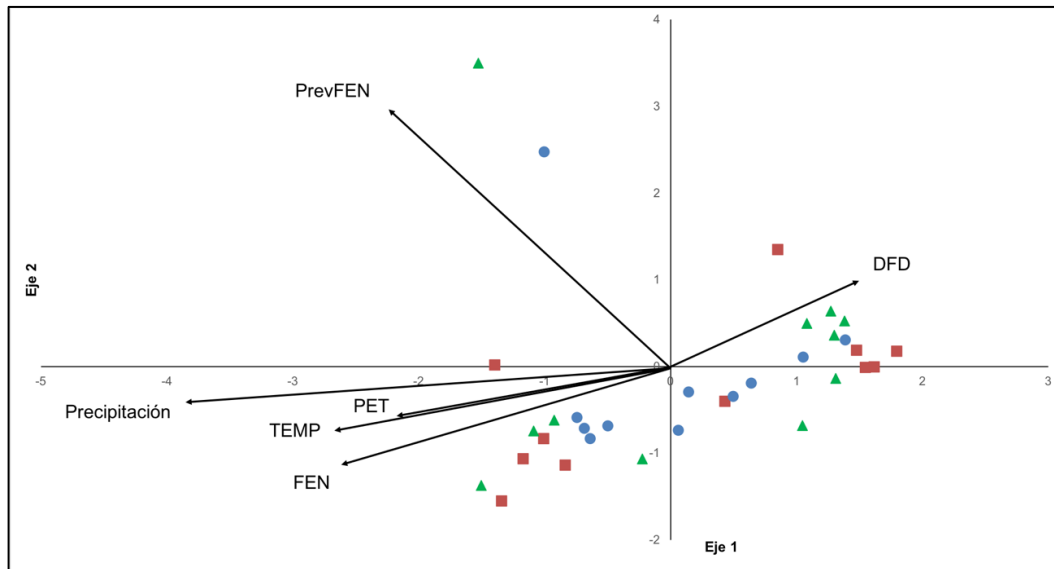


Figura 4.21. Primeros dos ejes del análisis de correspondencia canónica. Ordenación de las trayectorias temporales de la lluvia de semillas en los tres tipos de comunidades locales en función de los patrones fenológicos de los frutos, diversidad funcional de las características de dispersión, precipitación, temperatura y potencial de evapotranspiración. TEMP = temperatura promedio mensual, PrevFEN= fenología (fructificación) del mes anterior, FEN= fenología (fructificación), PET= potencial de evapotranspiración promedio mensual y DFD= diversidad funcional de las características de dispersión. Triángulos verdes = tetechera; círculos azules = matorral; cuadros rojos = cardonal

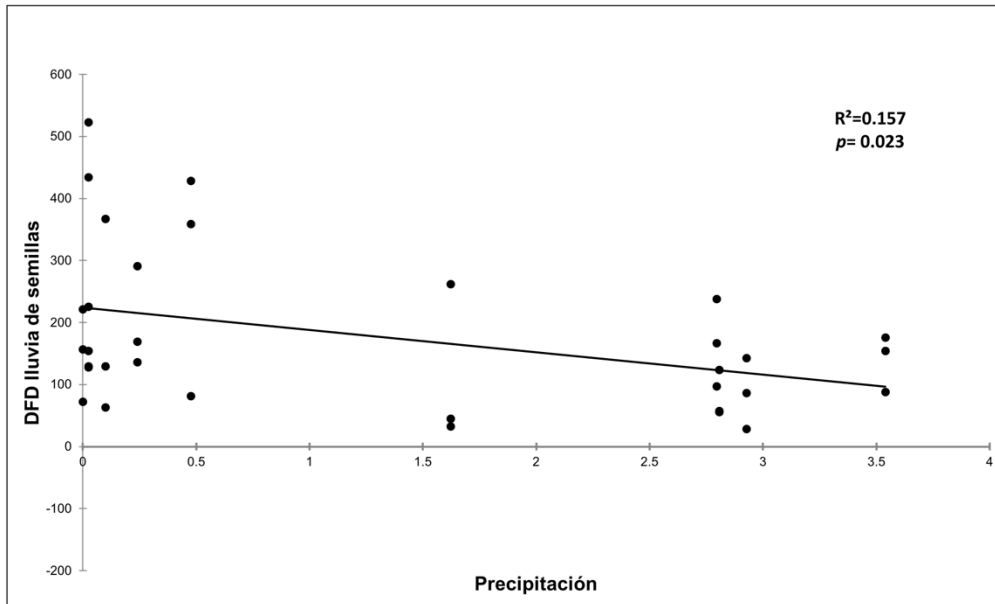


Figura 4.22. Relación entre la diversidad funcional de las características de dispersión de las diásporas presentes en la lluvia de semillas y la precipitación promedio mensual de la metacomunidad, Zapotitlán, Puebla. DFD= diversidad funcional de las características de dispersión

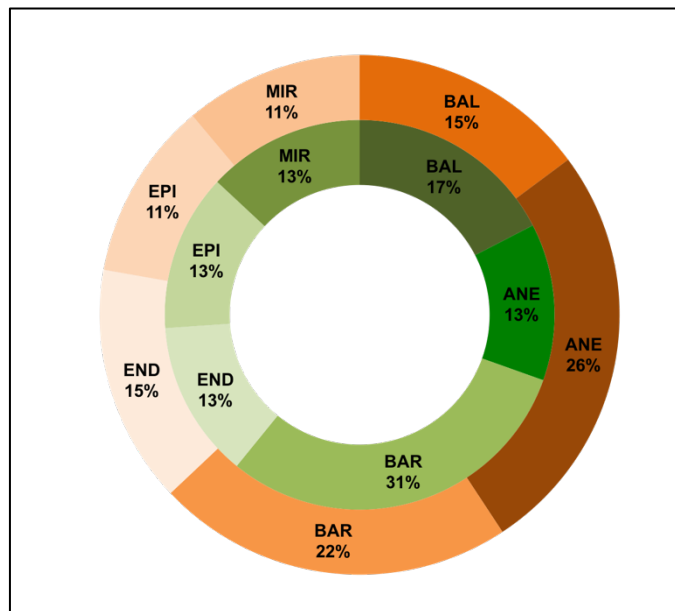


Figura 4.23. Proporción de los tipos de dispersión de las diásporas presentes en la lluvia de semillas en la época de secas (colores en tono marrón, círculo exterior) y en la época de lluvias (colores en tono verde, círculo interior). BAL= balística, MIR= mirmecocoria, ANE= anemocoria, BAR= barocoria, END= endozoocoria y EPI= epizoocoria

#### 4.2.5. Caracterización de la vegetación

Registramos, a partir de los transectos de las seis comunidades locales en conjunto, un total de 73 especies y una abundancia de 4,892 individuos. Las especies más abundantes en la vegetación establecida del cardonal fueron *Selaginella lepidophylla*, *Mammillaria haageana*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Hechtia tehuacana*, *Sanvitalia fruticosa*, *Calliandropsis nervosa* y *Viguiera dentata*, que en conjunto corresponden a 63.5 % (21.7 %, 10.2 %, 7.2 %, 7.1 %, 6.2 % y 5.8 %, respectivamente) del número total de individuos registrados en los dos parches de este tipo de vegetación (C1V y C2V). Para el matorral (M1V y M2V) las especies con más abundancia fueron *Mammillaria carnea*, *Mammillaria haageana*, *Lemaireocereus hollianus* y *Sanvitalia fruticosa*, que constituyen 58.5 % del total de individuos (37.4 %, 9.73 %, 6.2 % y 5.2 %, respectivamente). Por último, la tetechera tuvo a *Mammillaria carnea*, *Agave karwinskii* Zucc., *Cephalocereus tetetzo*, *Mammillaria haageana* y *Hechtia tehuacana* como las especies más abundantes y juntas representan 76.3 % (45.8 %, 12.9 %, 6.7 %, 5.8 % y 5.1 %, respectivamente) del número de individuos registrados para esta vegetación (T1V y T2V).

No encontramos diferencias significativas de la riqueza, abundancia, diversidad y equitatividad de especies entre las comunidades, aunque podemos decir que uno de los cardonales (C1V) presentó la mayor riqueza de especies, las dos tetecheras (T1V y T2V) la mayor abundancia y que el matorral (M2V) la mayor diversidad y equitatividad (Tabla 4.8). A nivel de la metacomunidad (C1V, C2V, M1V, M2V, T1V y T2V) 10 especies fueron las más abundantes y constituyeron el 70.3% del número de individuos presentes en la vegetación establecida (Tabla 4.8).

**Tabla 4.8. Riqueza, diversidad, abundancia y equitatividad de especies de la vegetación establecida. La lista corresponde a las 10 especies más abundantes en cada uno de los parches de tres tipos de vegetación en el valle de Zapotitlán, Puebla. C1V y C2V = vegetación en los parches de cardonal; M1V y M2V= vegetación en los parches de matorral; T1V y T2V = vegetación en los parches de tetechera. Los números en negritas indican la abundancia máxima de cada especie**

Sitio	C1V	C2V	M1V	M2V	T1V	T2V
Riqueza	36	31	26	29	28	33
Abundancia	631	845	757	500	1122	1037
Simpson 1-D	0.89	0.82	0.73	0.9	0.68	0.8
Equitatividad	0.72	0.68	0.61	8.81	0.52	0.63
<i>Mammillaria carnea</i>	0	2	365	112	<b>576</b>	412
<i>Mammillaria haageana</i>	<b>149</b>	1	86	38	26	101
<i>Agave karwinskii</i>	0	0	25	27	<b>250</b>	29
<i>Selaginella lepidophylla</i>	0	<b>321</b>	0	0	0	0
<i>Hechtia tehuacana</i>	69	37	0	0	8	<b>101</b>
<i>Sanvitalia fruticosa</i>	<b>67</b>	25	1	65	34	4
<i>Cephalocereus tetetzo</i>	0	0	7	13	59	<b>86</b>
<i>Hibiscus elegans</i>	1	0	0	35	0	<b>90</b>
<i>Viguiera dentata</i>	<b>55</b>	20	0	29	4	3
<i>Cephalocereus columna- trajani</i>	<b>62</b>	45	0	0	0	0

#### 4.2.6. Correspondencia entre la vegetación, el banco y la lluvia de semillas

En todos los parches la similitud promedio entre la vegetación establecida, el banco y la lluvia de semillas fue baja ( $18.29 \pm 0.77$  %). De las 73 especies presentes en la vegetación a nivel de metacomunidad, 52 estuvieron ausentes en el banco de semillas. Por otro lado, 49 especies que se encontraron en el banco de semillas estuvieron ausentes en la vegetación establecida. Solo *Selaginella lepidophylla* y *Sanvitalia fruticosa* fueron abundantes tanto en la vegetación como en el banco y la lluvia de semillas.

La vegetación establecida se separa del banco y lluvia de semillas en los seis parches de los tres tipos de vegetación, esto lo vemos en primer eje del NMDS (Figura 4.24). Otro patrón es que la composición de la vegetación establecida del cardonal se separa de los otros dos tipos de vegetación (matorral y tetechera). En el primer componente principal se observa el mismo patrón de ordenación que en el NMDS (Figura 4.25), donde los dos primeros ejes explican 23 % de la variabilidad.

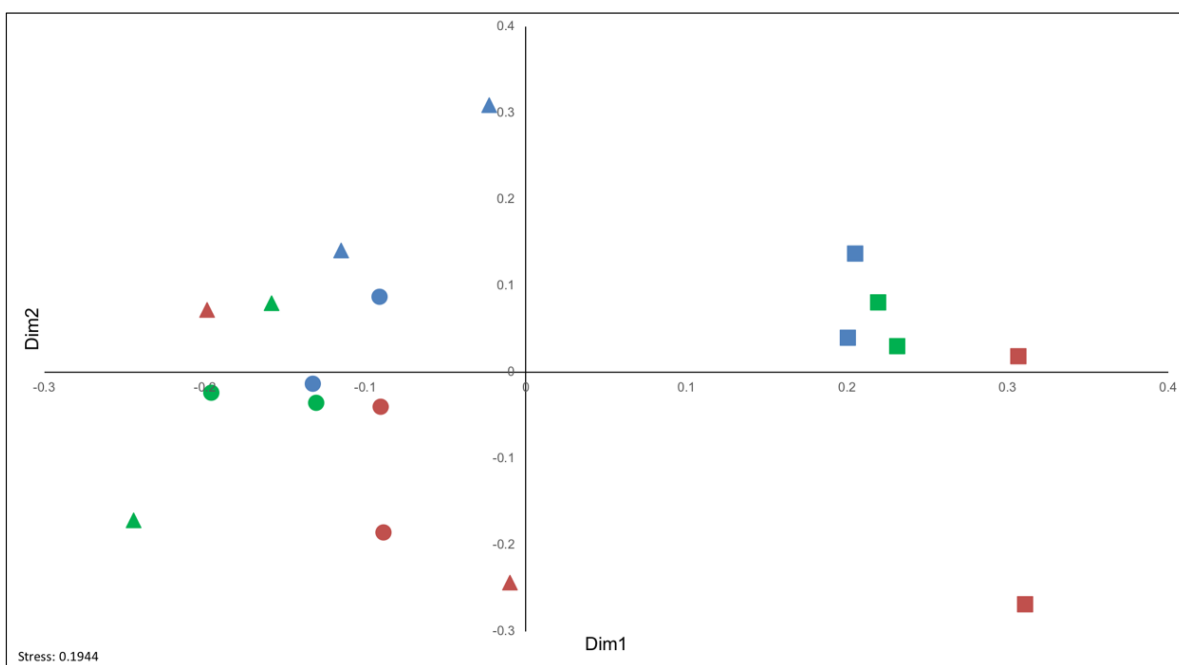


Figura 4.24. Ordenación resultante del NMDS (basada en el índice Raup-Crick) de la metacomunidad en el espacio de ordenación definido por la incidencia de morfoespecies en el banco de semillas, la lluvia de semillas y la vegetación establecida en cada parche de la metacomunidad. Los símbolos indican el estrato: círculos= banco de semillas; triángulos= lluvia de semillas; cuadrados= vegetación establecida. Los colores indican el tipo de vegetación: rojo = cardonal; azul = matorral; verde = tetechera

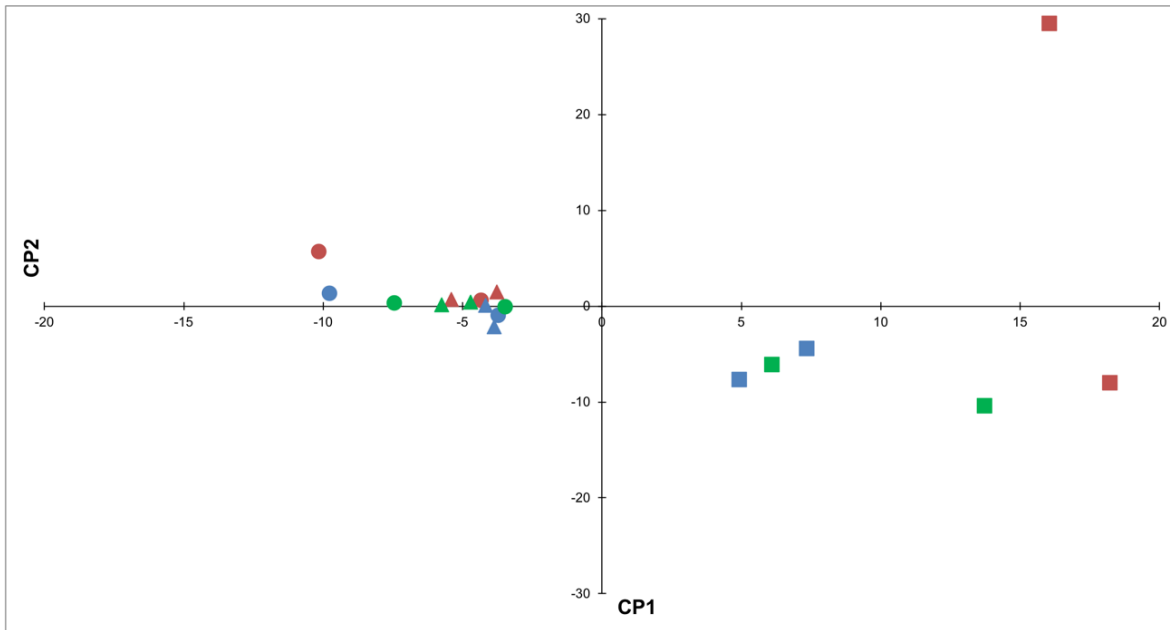


Figura 4.25. Ordenación resultante del ACP de la metacomunidad en el espacio de ordenación definido por la abundancia de las morfoespecies en el banco de semillas, lluvia de semillas y vegetación establecida en cada parche de la metacomunidad. El primer componente explica el 11.94 % y el segundo componente el 10.83 % de la varianza. Los símbolos indican el estrato: círculos= banco de semillas; triángulos= lluvia de semillas; cuadrados= vegetación establecida. Los colores indican el tipo de vegetación: rojo = cardonal; azul = matorral; verde = tetechera

Los análisis de dinámica de jerarquía de abundancias nos dieron correlaciones bajas entre todos los estratos en cada parche ( $W < 0.02$ ,  $p < 0.04$ ). Es decir, las especies dominantes en la lluvia de semillas fueron diferentes a las especies dominantes del banco y éstas fueron diferentes a las especies dominantes en la vegetación establecida.

#### 4.3. Permanencia y viabilidad de las diásporas en el banco de semillas

La germinación de las semillas de las seis especies, a 1 día, 6, 12, 15 y 24 meses de enterradas, se registró a partir de los seis primeros días posteriores a su colocación en la germinadora (Figura 4.26), aunque *Mariosousa acatlensis*

(autocoria) germinó en los tres primeros días. El experimento duró 30 días, que fue cuando ya no se observó que germinaran más semillas. Así, *Heterotheca inuloides* (epizoocoria) presentó un porcentaje de germinación bajo de  $8.5 \pm 13.5$  % (media total  $\pm$  e.e.), comparado con el de *Mammillaria carnea* (endozoocoria) ( $88.8 \pm 19.2$  %) y con el de *Hechtia tehuacana* (anemocoria) ( $84.9 \pm 6.6$  %). *Mariosousa acatlensis* ( $95.5 \pm 1.0$  %) y *Beaucarnea gracilis* (anemocoria) ( $91.2 \pm 21.6$  %) también presentaron un alto porcentaje de germinación (Figura 4.27), sin embargo, las semillas de estas dos especies, a los 6, 12, 15 y 24 meses, germinaron en campo.

Las semillas de *M. acatlensis* germinaron antes de los seis meses de estar enterradas, por lo que solo tenemos datos de la germinación a un día de enterradas. 54.7 % del total de las semillas enterradas de *B. gracilis* germinaron en el campo. Quedó solo el 37.1 % de las semillas, las cuales se pusieron a germinar en condiciones de laboratorio. El resto de las semillas de *B. gracilis* se pudrieron en campo (8.2 % del total de semillas enterradas para esta especie). Por lo tanto, para *M. acatlensis* y *B. gracilis* en la Figura 4.27 hay tiempos donde no hay datos porque germinaron rápidamente en campo. Por otro lado, *Echinocactus platyacanthus* tuvo un porcentaje de germinación alto ( $73.3 \pm 34.7$  %) a un día de enterradas, sin embargo, a los 6 y 24 meses de enterradas las semillas no germinaron (0.0 %). Además, en el matorral y en el cardonal, las semillas de *E. platyacanthus* fueron depredadas, en las colectas de seis, doce, quince y 24 meses encontramos 4, 2, 1 y 1 bolsitas rotas y vacías, respectivamente. En total 400 semillas de *E. platyacanthus* fueron depredadas (8.9 % del total de semillas enterradas para esta especie). De manera general, el porcentaje y la velocidad de

germinación fueron disminuyendo conforme aumentaba el tiempo que duraron enterradas las semillas de *M. carnea*, *E. platyacanthus*, *H. tehuacana* y *B. gracilis*. *Heterotheca inuloides* fue la única especie que fue aumentando su porcentaje y velocidad de germinación con el tiempo (Figura 4.28).

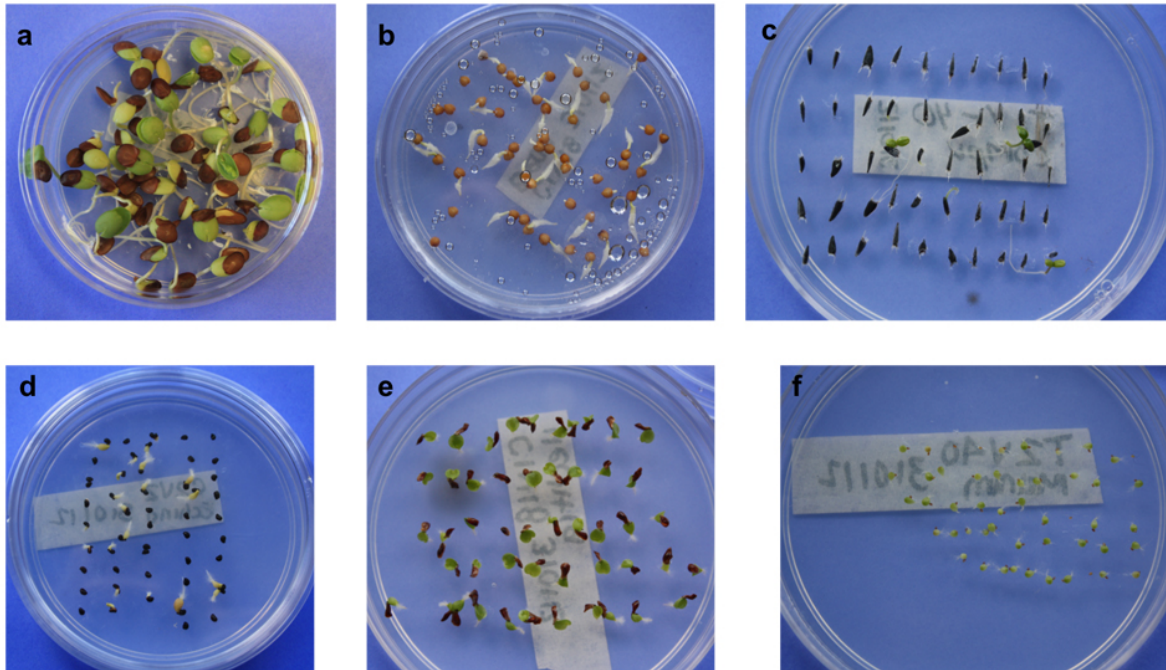


Figura 4.26. Semillas con seis días de colocadas en la germinadora. a) *Mariosousa acatlensis*; b) *Beaucarnea gracilis*; c) *Heterotheca inuloides*; d) *Echinocactus platyacanthus*; e) *Hechtia tehuacana*; f) *Mammillaria carnea*

El porcentaje y la velocidad de germinación difirieron significativamente entre especies ( $F_{(10, 456)} = 184.9$ ,  $p < 0.001$ ), entre sitios ( $F_{(10, 456)} = 2.82$ ,  $p = 0.002$ ) y entre tiempos ( $F_{(8, 456)} = 18.36$ ,  $p < 0.001$ ). También se encontraron efectos significativos en la interacción de los factores especie y tiempo de enterramiento ( $F_{(28, 456)} = 13.91$ ,  $p < 0.001$ ), es decir, el tiempo que permanecen las semillas en el banco tiene un efecto en su viabilidad (Figuras 4.27 y 4.28). En adición, no hubo una interacción



significativa entre especie y sitio ( $F_{(50, 456)} = 1.23, p = 0.14$ ), lo que indica que la viabilidad de las especies no depende del sitio donde fueron enterradas (Figuras 4.29 y 4.30).

*Mammillaria carnea*, *Hechtia tehuacana* y *Beaucarnea gracilis* tuvieron los menores porcentajes de germinación en uno de los matorrales (M1), mientras que *Heterotheca inuloides* tuvo el más bajo porcentaje de germinación en el cardonal (C2) y *Echinocactus platyacanthus* en la tetechera (T1); sin embargo, la germinación (%) fue similar entre sitios dentro de cada especie, por lo que al parecer no habría un efecto del sitio en la viabilidad de las semillas (Figura 4.29).

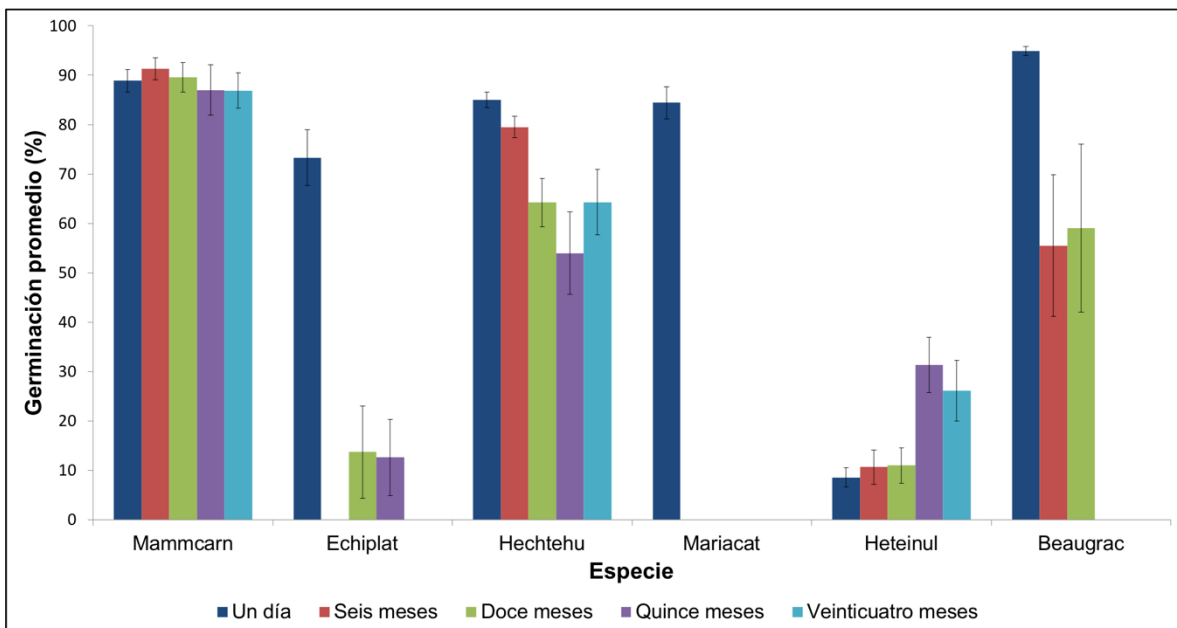


Figura 4.27. Porcentaje de germinación ( $\pm$  e.e.) de seis especies con diferente dispersabilidad, con 1 día, 6, 12, 15 y 24 meses de enterradas en la metacomunidad de estudio. Mammcarn= *Mammillaria carnea*; Heteinul= *Heterotheca inuloides*; Mariacat= *Mariosousa acatlensis*; Echiplat= *Echinocactus platyacanthus*; Hechtehu= *Hechtia tehuacana*; Beaugrac= *Beaucarnea gracilis*.  $N= 900$  semillas por especie y tiempo.

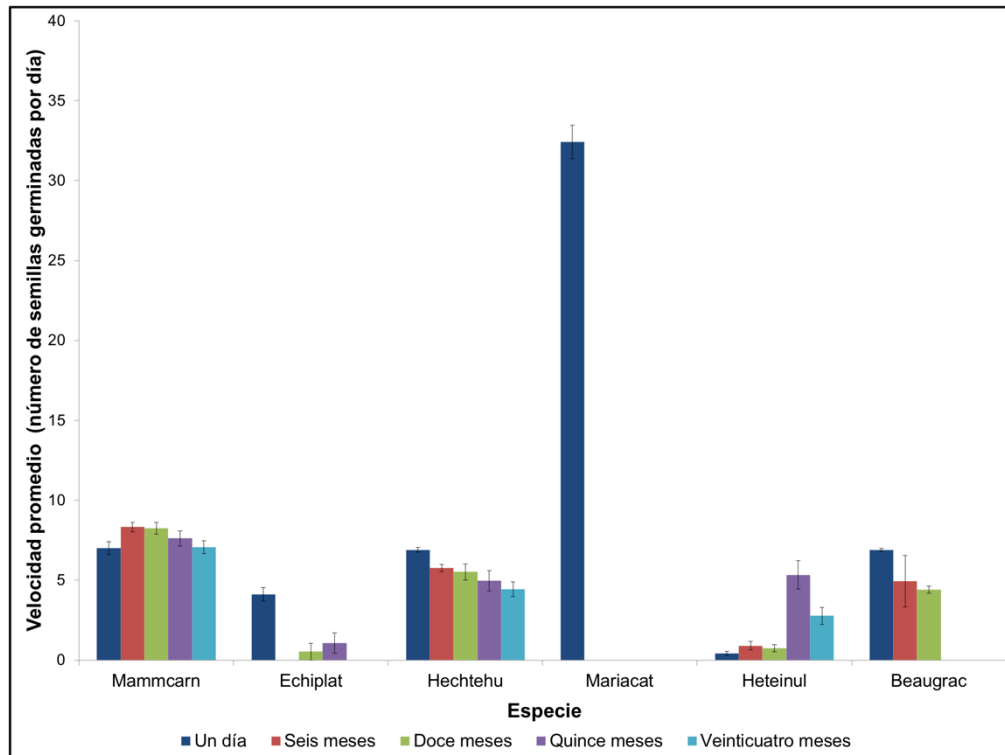


Figura 4.28. Velocidad promedio de germinación ( $\pm$  e.e.) de seis especies con diferente dispersabilidad, con 1 día, 6, 12, 15 y 24 meses de enterradas en la metacomunidad de estudio. Mammcarn= *Mammillaria carnea*; Heteinul= *Heterotheca inuloides*; Mariacat= *Mariosousa acatlensis*; Echiplat= *Echinocactus platyacanthus*; Hechtehu= *Hechtia tehuacana*; Beaugrac= *Beaucarnea gracilis*. N= 900 semillas por especie y tiempo. *Mariosousa acatlensis* solo la tenemos a un día de enterrada porque germinó en campo para los demás tiempos. La velocidad de germinación es muy alta para esta especie porque al día siguiente de colocarlas en la germinadora más del 50% de las semillas germinaron

La velocidad de germinación de cada especie fue similar entre los seis sitios (tres tipos de vegetación) (Figura 4.30). *Mariosousa acatlensis*, presenta los más altos porcentajes y velocidades de germinación en todos los sitios, pero hay que recordar que solo tenemos los datos de las semillas enterradas durante un día, por lo que no suponemos que haya algún efecto del sitio sobre la viabilidad de sus semillas. En general, *Echinocactus platyacanthus* y *Heterotheca inuloides* tuvieron los porcentajes y velocidades de germinación más bajos en todos los sitios

(Figuras 4.29 y 4.30). Encontramos una relación entre el peso de las semillas con el tiempo que permanecen viables en el banco de semillas ( $r^2 = 0.86$ ,  $F_{(1,4)} = 26.59$ ,  $p = 0.006$ ) y no se observa que haya un patrón con el tipo de dispersión (Figura 4.31).

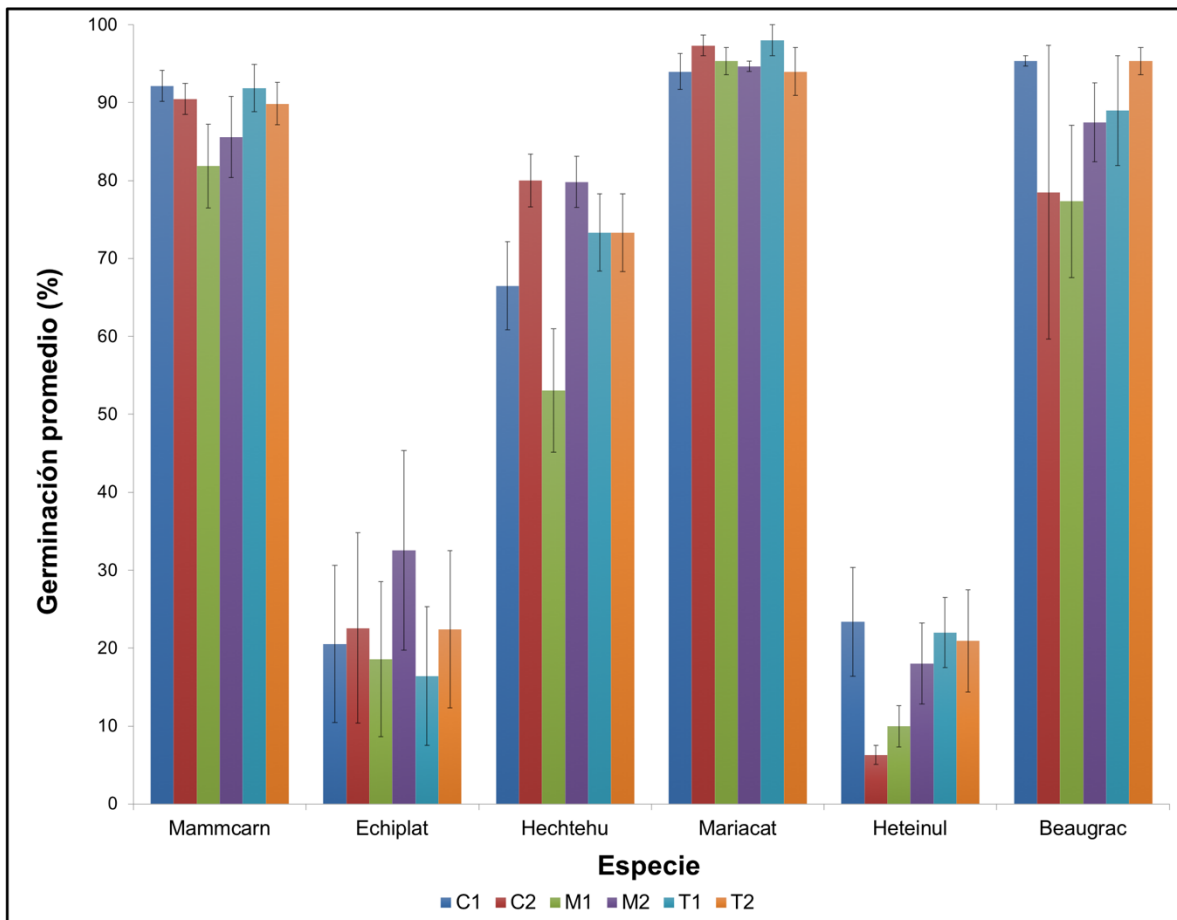


Figura 4.29. Porcentaje promedio de germinación ( $\pm$  e.e.) de las semillas de seis especies de plantas con diferente dispersabilidad enterradas en la metacomunidad de estudio. C1 y C2 = cardonal; M1 y M2 = matorral; T1 y T2 = tetechera. Mammcarn= *Mammillaria carnea*; Heteinul= *Heterotheca inuloides*; Mariacat= *Mariosousa acatlensis*; Echiplat= *Echinocactus platyacanthus*; Hechtehu= *Hechtia tehuacana*; Beaugrac= *Beaucarnea gracilis*. N= 750 semillas por especie y sitio

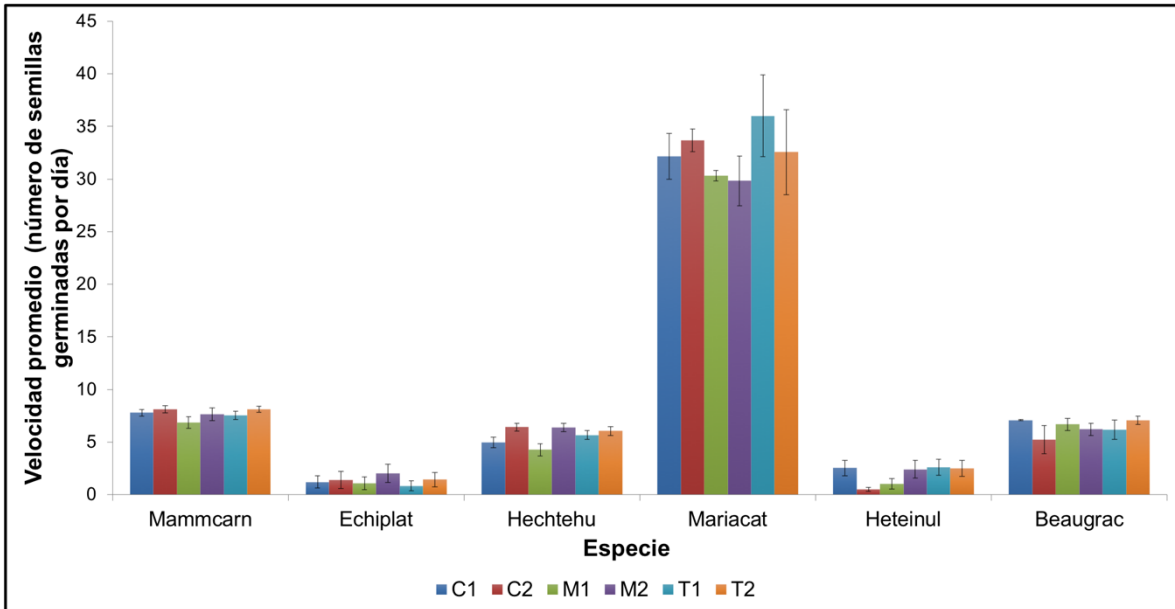


Figura 4.30. Velocidad promedio de germinación ( $\pm$  e.e.) de las semillas de seis especies de plantas con diferente dispersabilidad enterradas en la metacomunidad de estudio. C1 y C2 = cardonal; M1 y M2 = matorral; T1 y T2 = tetechera. Mammcarn= *Mammillaria carnea*; Heteinul= *Heterotheca inuloides*; Mariacat= *Mariosousa acatlensis*; Echiplat= *Echinocactus platyacanthus*; Hechtehu= *Hechtia tehuacana*; Beaugrac= *Beaucarnea gracilis*. N= 750 semillas por especie y sitio

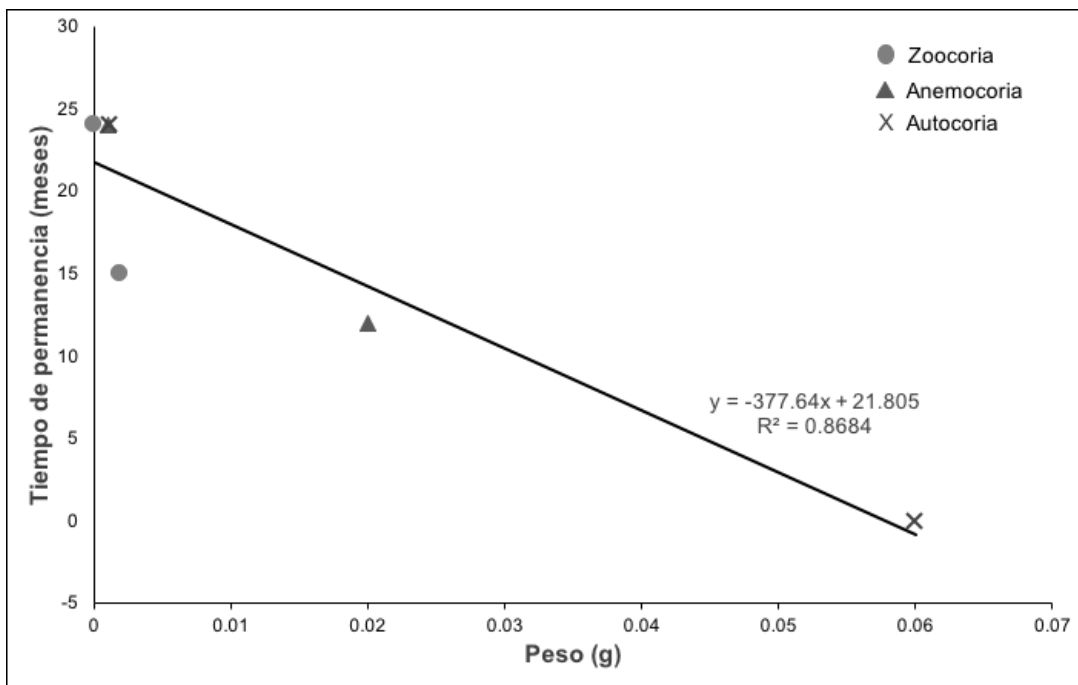


Figura 4.31. Relación del peso de las semillas y el tiempo que lograron permanecer viables en el banco de semillas de la metacomunidad de estudio

#### 4.4. Invasibilidad de comunidades vegetales

##### 4.4.1. Caracterización de los microcosmos

La concentración de nutrientes (P, K, Mg, Ca y Na), materia orgánica y pH del suelo en los microcosmos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*, se muestran en la tabla 4.9. Como solo tenemos un dato por microcosmos no se hicieron comparaciones entre ellos. Sin embargo, realizamos comparaciones entre comunidades (C, M y T) y encontramos que solo hubo diferencias significativas en la concentración de Mg (meq/100gr) entre el cardonal y el matorral ( $F_{(2,15)}= 4.86$ ,  $p= 0.023$ ).

**Tabla 4.9. Concentración total de nutrientes (P, K, Mg, Ca y Na), porcentaje total materia orgánica y pH del suelo de los microcosmos debajo de la copa de *Prosopis laevigata* en tres tipos de comunidad (matorral, tetechera y cardonal), en el valle de Zapotitlán, Puebla**

Microcosmos	P	K	Mg	Na	Ca	MO	pH
	(ppm)		(meq/100gr)			(%)	
Cardonal							
C1	8	0.7	2.3	0.0	44.1	3.8	7.75
C2	11	0.7	2.9	0.1	45	5.4	8.22
C3	5	0.7	3.6	46.3	53.4	1.4	8.25
C4	5	0.3	4.3	0.2	36.8	2	8.10
C5	23	1.7	4.4	0.2	45.1	7.2	8.40
C6	18	1.1	2.7	0.0	92.7	6.9	7.64
Matorral							
M1	15	0.5	0.5	0.1	14.3	3.6	7.95
M2	8	1.2	1.8	0.0	101.8	0.6	7.45
M3	16	0.8	2.4	0.0	43.9	4.3	8.20
M4	7	0.7	1.6	0.1	36.6	3.8	8.00
M5	51	0.9	1.8	0.0	41.6	6.3	8.15
M6	17	0.9	2.1	0.0	30	13.2	7.90

**Tabla 4.9. (Continúa)**

Microcosmos	P	K	Mg	Na	Ca	MO	pH
	(ppm)		(meq/100gr)			(%)	
Tetechera							
T1	5	0.8	1.3	0.0	42.8	4.3	7.80
T2	11	1.2	4.6	0.0	51.4	4.4	7.89
T3	13	0.5	2.1	0.0	43.2	1.7	8.20
T4	14	0.8	1.3	0.0	44.1	4.5	8.11
T5	16	0.6	1.4	0.0	43.1	4.7	7.95
T6	8	0.7	1.1	0.1	41.1	2.7	8.08

Tomando la temperatura promedio mensual por comunidad (C, M, T) no hubo diferencias entre los tres tipos de vegetación ( $F_{(2,30)} = 0.75$ ,  $p = 0.48$ ) (Figura 4.32). La temperatura promedio anual para los microcosmos de tetechera fue de  $22.69 \pm 0.33$  °C, registrando una temperatura máxima de 49.02 °C en el mes de abril y una mínima de 4.15 °C en el mes de febrero. En el matorral, la temperatura promedio fue de  $21.99 \pm 0.4$  °C, con una máxima de 47.96 °C en abril y una mínima de 4.15 °C en febrero. Por último, los microcosmos del cardonal tuvieron una temperatura promedio de  $21.79 \pm 0.23$  °C y registraron una temperatura máxima de 46.91 °C en abril y la mínima fue de 4.99 °C en febrero.

No hubo diferencias en el porcentaje de la cobertura que proporciona el dosel ( $F_{(2,15)} = 2.75$ ,  $p = 0.096$ ) ni en el porcentaje de la radiación que llega ( $F_{(2,15)} = 3.46$ ,  $p = 0.058$ ) entre parches (C, M y T). Sin embargo, en la Figuras 4.33 y 4.34, vemos que la mayor cobertura la tuvo un microcosmos del matorral (M5) dejando pasar una menor radiación, mientras que la menor cobertura estuvo en el microcosmos T3 de la tetechera que permitió la penetración de una alta radiación, y el mayor porcentaje de radiación recibida fue en el microcosmos C2, del cardonal.

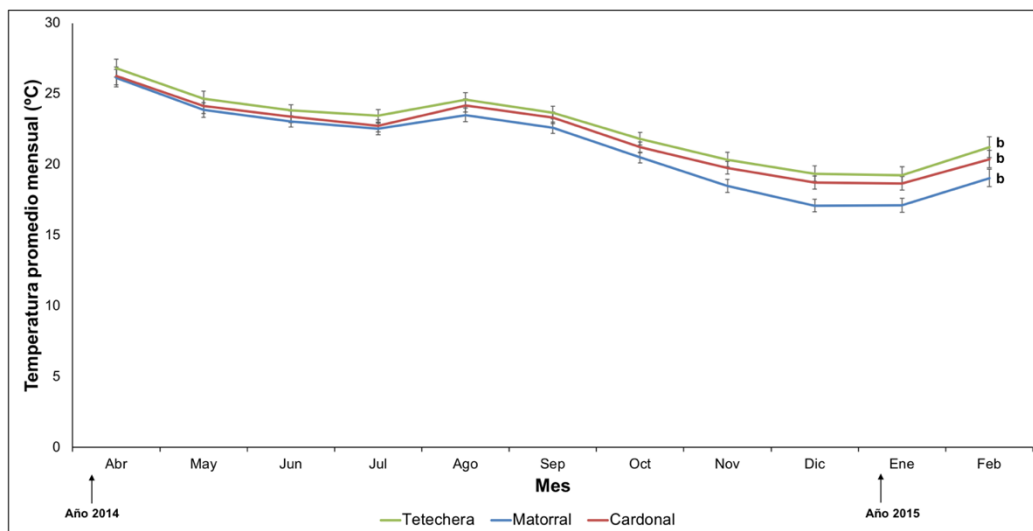


Figura 4.32. Temperatura promedio mensual ( $\pm$  e.e.) en los microcosmos debajo de la copa de *Prosopis laevigata* en cada tipo de vegetación, de abril del 2014 a febrero de 2015. Línea verde = tetechera, línea roja = cardonal, línea azul = matorral. La letra b indica que no hay diferencias significativas ( $p > 0.05$ )

El porcentaje promedio de cobertura para los microcosmos del matorral fue de  $46.9 \pm 6.8$  %, estas copas dejaban pasar  $50.9 \pm 6.7$  % en promedio de radiación. Para el cardonal, la cobertura promedio del dosel fue de  $40.4 \pm 5.4$  % dejando pasar un  $64.3 \pm 6.4$  % de radiación y en la tetechera la cobertura del dosel promedio fue la más baja,  $27.9 \pm 5.3$  %, con la mayor radiación promedio de  $72.3 \pm 3.5$  %.

En los microcosmos no encontramos diferencias entre parches (C, M y T) respecto a la riqueza ( $F_{(2,15)} = 1.33$ ,  $p = 0.29$ ) y diversidad de especies ( $F_{(2,15)} = 1.54$ ,  $p = 0.24$ ) ya establecidas. La abundancia de especies fue significativamente mayor en la tetechera comparada con el cardonal y el matorral ( $F_{(2,15)} = 5.56$ ,  $p = 0.016$ ). El cardonal presenta la mayor diversidad promedio y menor abundancia promedio en los microcosmos. En cambio, la mayor riqueza y abundancia promedio de especies la encontramos en la tetechera.

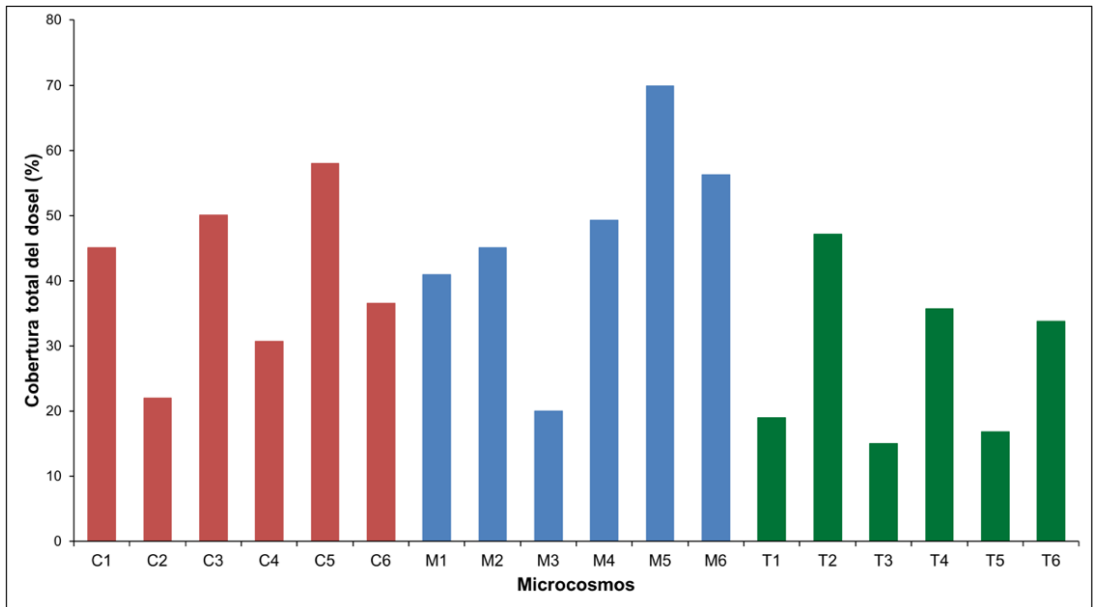


Figura 4.33. Porcentaje de cobertura del dosel sobre los microcosmos establecidos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*. Los microcosmos del cardonal corresponden de C1 a C6 en color rojo, los microcosmos del matorral de M1 a M6 en color azul y los microcosmos de la tetechera de T1 a T6 en color verde

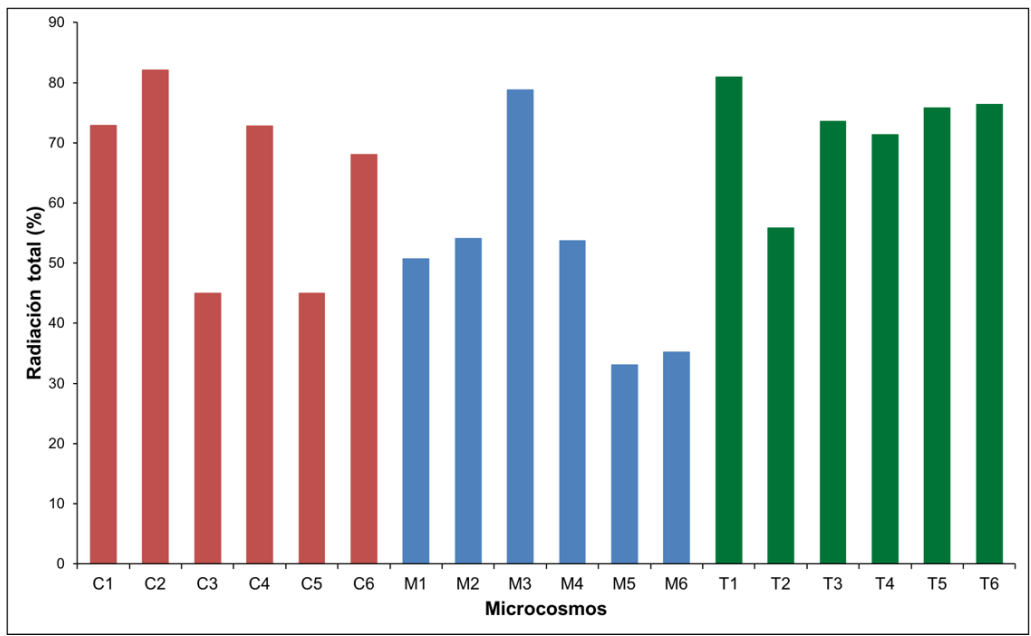


Figura 4.34. Porcentaje de radiación total (radiación directa + radiación indirecta) que llegó a los microcosmos establecidos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*. Los microcosmos del cardonal corresponden de C1 a C6 en color rojo, los microcosmos del matorral de M1 a M6 en color azul y los microcosmos de la tetechera de T1 a T6 en color verde



El microcosmos T3, en la tetechera, tuvo la mayor abundancia de especies (Figura 4.35). En la misma tetechera, el microcosmos T5 presentó la mayor riqueza de especies (Figura 4.36). Finalmente, en el cardonal, el microcosmos C1 tuvo la mayor diversidad de especies (Figura 4.37).

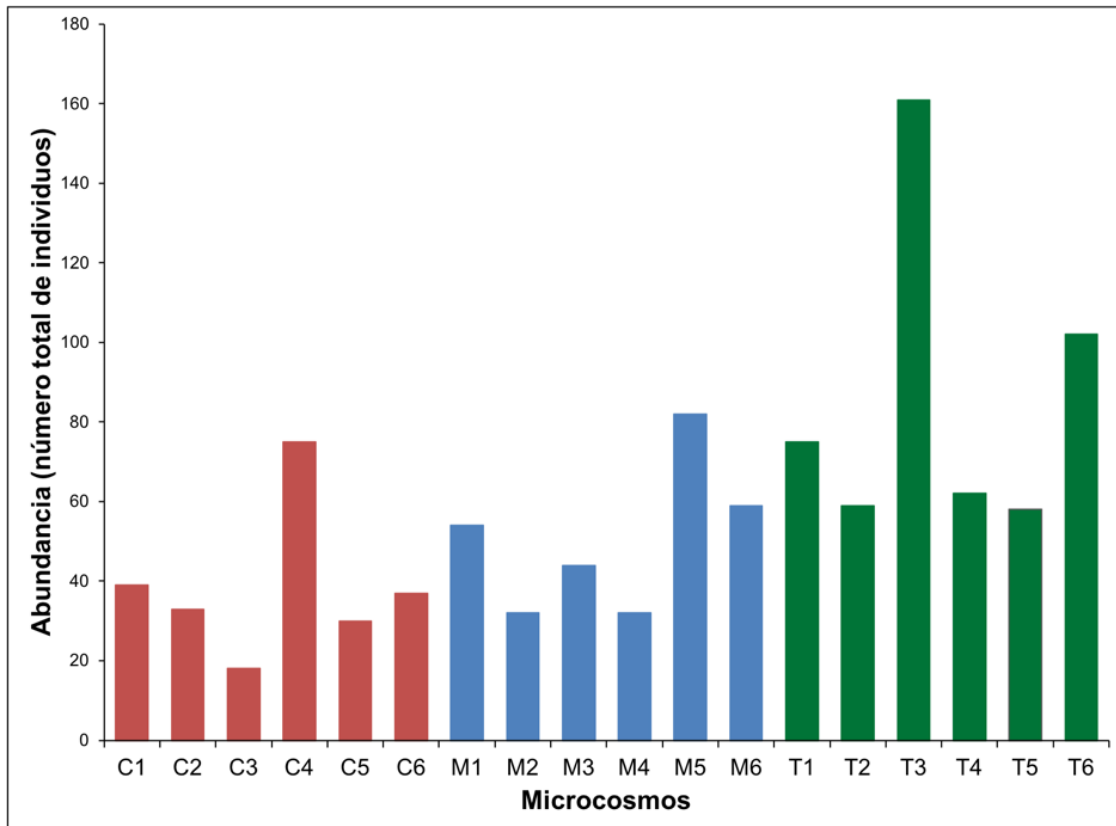


Figura 4.35. Abundancia de plantas presentes en los microcosmos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*, al inicio del experimento. Los microcosmos del cardonal corresponden de C1 a C6 en color rojo, los microcosmos del matorral de M1 a M6 en color azul y los microcosmos de la tetechera de T1 a T6 en color verde

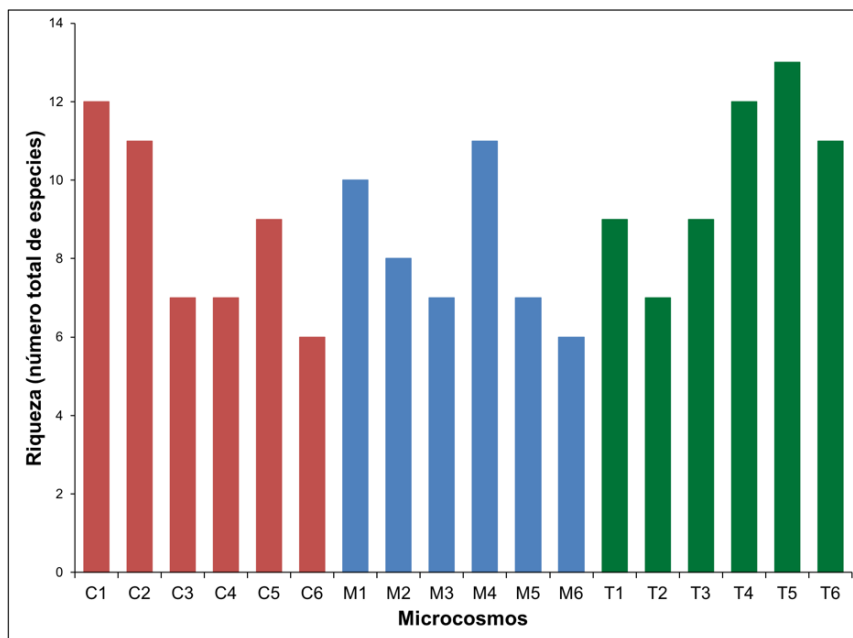


Figura 4.36. Riqueza de especies de plantas presentes en los microcosmos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*, al inicio del experimento. Los microcosmos del cardonal corresponden de C1 a C6 en color rojo, los microcosmos del matorral de M1 a M6 en color azul y los microcosmos de la tetechera de T1 a T6 en color verde

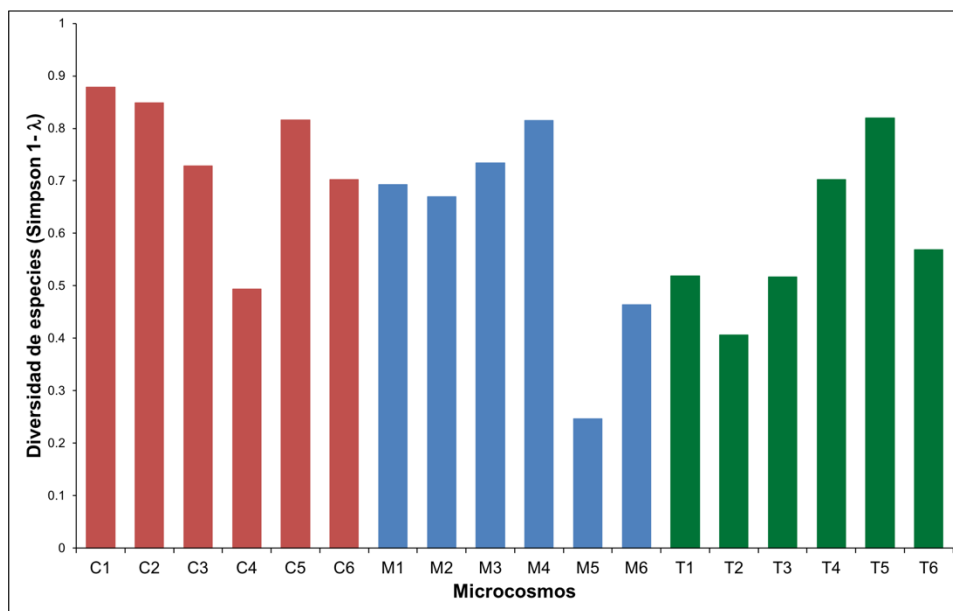


Figura 4.37. Diversidad de especies (Simpson 1-λ) en los microcosmos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*, al inicio del experimento. Los microcosmos del cardonal corresponden de C1 a C6 en color rojo, los microcosmos del matorral de M1 a M6 en color azul y los microcosmos de la tetechera de T1 a T6 en color verde

#### 4.4.2. Germinación y establecimiento de seis especies en los microcosmos

De las 8,640 semillas que colocamos en la metacomunidad de estudio (tres parches en este experimento), obtuvimos un total de 1,287 plántulas que corresponden a un porcentaje general de germinación de 14.9 %. Durante el primer mes del experimento llovió fuerte siete días en la tarde-noche, cuatro días fueron seguidos y algunos de los bloques con suelo y semillas quedaron casi vacíos, por lo que varias semillas fueron dispersadas. Las semillas que perdimos en la dispersión por la lluvia no fueron repuestas, considerando que una vez que llega la semilla a un sitio se puede enfrentar a ser dispersada nuevamente. En el cardonal y en la tetechera se perdieron 60 semillas (tres bloques completos) de *Mammillaria carnea* en cada parche. De *Beaucarnea gracilis* solo se perdieron 20 semillas (un bloque completo) en la tetechera. También, debido a las lluvias un bloque con 12 semillas y ocho plántulas de *Mariosousa acatlensis* se desbarrancó en uno de los microcosmos del cardonal, este microcosmos presentaba pendiente pronunciada de casi 45 grados.

Las plántulas comenzaron a emerger al tercer día después ser colocadas las semillas en los microcosmos (a finales de abril de 2014) (Figura 4.38). Las tasas de emergencia fueron altas durante el primer mes a partir de que empezaron a germinar las semillas de cada especie y después disminuyó hasta llegar a cero. Las observaciones en campo mostraron que las semillas de *Mariosousa acatlensis* (Figura 4.39) y *Mammillaria carnea* (Figuras 4.39a y 4.39b) fueron las primeras en empezar a germinar, esto fue al segundo y tercer día, respectivamente. *Beaucarnea gracilis* tardó 28 días para empezar a germinar (Figura 4.39). Mientras que *Heterotheca inuloides* y *Hechtia tehuacana* comenzaron a germinar a los cinco días

(Figuras 4.39b y 4.39c, respectivamente). Por último, *Echinocactus platyacanthus* germinó a partir de los quince días (Figuras 4.39a y 4.39c).

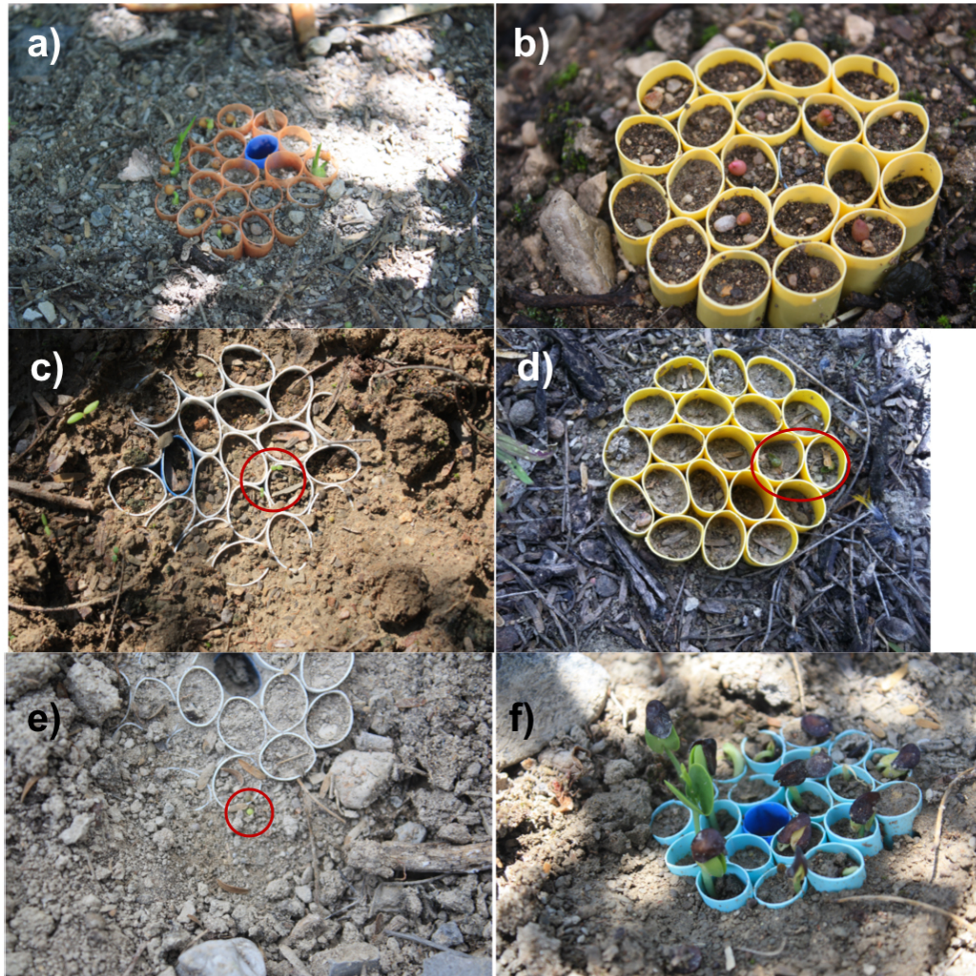


Figura 4.38. Algunas semillas germinadas en los microcosmos debajo de *Prosopis laevigata* en los tres parches de vegetación (matorral, cardonal y tetechera). a) *Beaucarnea gracilis*, b) *Echinocactus platyacanthus*, c) *Heterotheca inuloides*, d) *Hechtia tehuacana*, e) *Mammillaria carnea*, f) *Mariosousa acatlensis*. Los círculos rojos indican la ubicación de las plántulas en las imágenes donde es difícil distinguirlas

Respecto al número acumulado de semillas germinadas (Figuras 4.39a a 4.39c), hubo diferencias significativas de *Beaucarnea gracilis* (cardonal, tetechera y matorral) y de *Mariosousa acatlensis* (cardonal y tetechera) con respecto a las

demás especies ( $F_{(5,426)}= 11.27, p<0.001$ ). Por parche, *Mariosousa acatlensis* presentó el mayor número acumulado de semillas germinadas en el cardonal con respecto al matorral y la tetechera ( $F_{(2,105)}= 20.1, p<0.001$ ). No hubo diferencias significativas entre parches para *Beaucarnea gracilis*, que tuvo una alta germinación en las tres comunidades ( $F_{(2,105)}= 0.41, p = 0.66$ ). La germinación de *Mammillaria carnea* se mantuvo sin diferencias significativas entre el cardonal y la tetechera ( $F_{(1,70)}= 1.91, p = 0.17$ ), lo mismo que *Echinocactus platyacanthus* entre el cardonal y el matorral ( $F_{(1,70)}= 2.69, p = 0.104$ ). Debido a que *Heterotheca inuloides* y *Hechtia tehuacana* solo estuvieron en un parche (tetechera y matorral, respectivamente) no tenemos comparaciones de su germinación entre parches.

En la metacomunidad de estudio, al tiempo final del experimento (febrero de 2015), lograron establecerse 291 plántulas (Figura 4.40). Este número de plántulas establecidas corresponde a 3.4 % del total de semillas que colocamos en los microcosmos y a 22.6 % del total de las plántulas emergidas. Sin embargo, en marzo de 2020 encontramos que solo se mantenían 35 plantas establecidas (Figura 4.41).

Para la época de secas, febrero de 2015, el 77.8 % del total de las plántulas que emergieron habían muerto. *Beaucarnea gracilis* fue la especie que tuvo el mayor porcentaje promedio de sobrevivencia a partir de las plántulas emergidas en los tres tipos de vegetación comparado con las demás especies presentes en cada parche ( $F_{(5,426)}= 12.01, p<0.001$ ). Por tipo de vegetación, ninguna de las especies presentó diferencias significativas de establecimiento entre parches, *Mariosousa acatlensis* ( $F_{(2,105)}= 2.34, p = 0.1$ ), *Echinocactus platyacanthus* ( $F_{(1,70)}= 0.34, p = 0.55$ ), *Mammillaria carnea* ( $F_{(1,70)}=0.01, p = 0.74$ ) y *Beaucarnea gracilis* ( $F_{(2,105)}= 0.004, p = 0.99$ ).

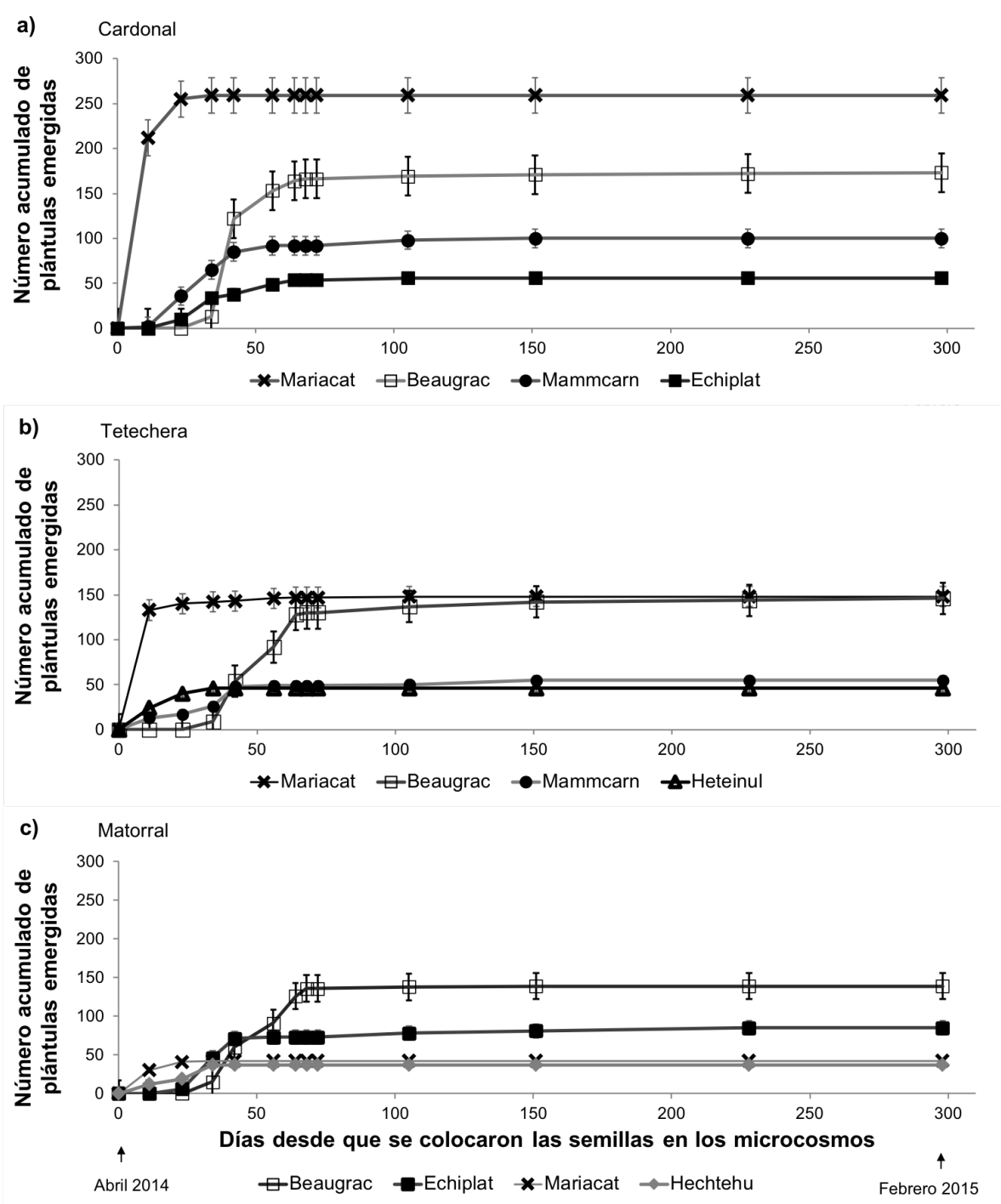


Figura 4.39. Emergencia acumulada de plántulas ( $\pm 1$  e.e.) en los microcosmos establecidos debajo de la copa de *Prosopis laevigata* en el parche de a) cardonal, b) tetechera y c) matorral. Mariacat = *Mariosousa acatlensis*; Beaugrac = *Beaucarnea gracilis*; Mammcarn = *Mammillaria carnea*; Echiplat = *Echinocactus platyacanthus*; Heteinul = *Heterotheca inuloides*; Hechtehu = *Hechtia tehuacana*

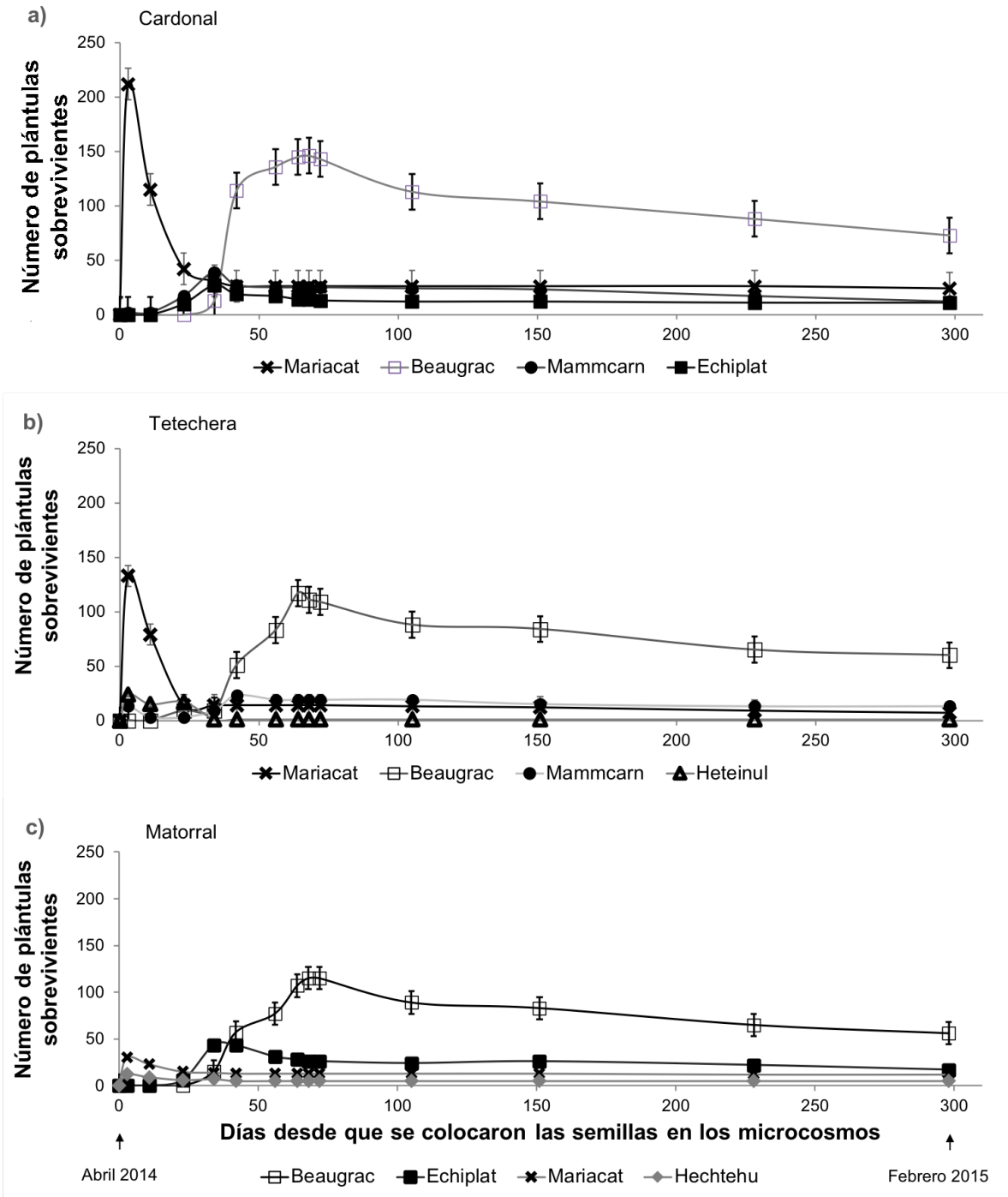


Figura 4.40. Supervivencia temporal de las plántulas ( $\pm 1$  e.e.) en los microcosmos establecidos debajo de la copa de *Prosopis laevigata* en el parche de a) cardonal, b) tetechera y c) matorral. Mariacat = *Mariosousa acatlensis*; Beaugrac = *Beaucarnea gracilis*; Mammcarn = *Mammillaria carnea*; Echiplat = *Echinocactus platyacanthus*; Heteinul = *Heterotheca inuloides*; Hechtehu = *Hechtia tehuacana*

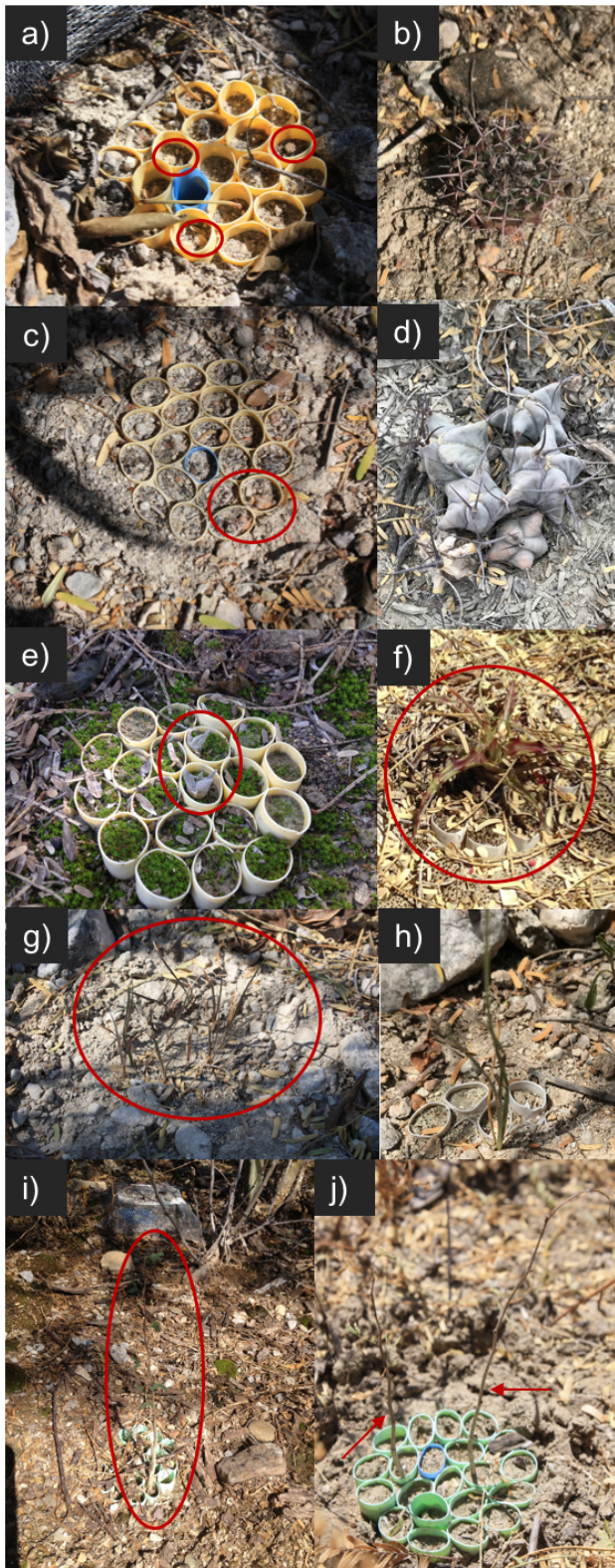


Figura 4.41. Algunas de las plantas establecidas en febrero de 2015 (lado izquierdo) y cinco años después (lado derecho, marzo de 2020), en los microcosmos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*.

- a) *Mammillaria carnea* (2015),
- b) *Mammillaria carnea* (2020),
- c) *Echinocactus platyacanthus* (2015),
- d) *Echinocactus platyacanthus* (2020),
- e) *Hechtia tehuacana* (2015),
- f) *Hechtia tehuacana* (2020),
- g) *Beaucarnea gracilis* (2015),
- h) *Beaucarnea gracilis* (2020),
- i) *Mariosousa acatlensis* (2015),
- j) *Mariosousa acatlensis* (2020).

Los círculos, óvalos y flechas rojas indican donde está la planta en las imágenes donde es difícil distinguirlas.



Aunque en el cardonal germinaron más semillas (20.4 %) que en el matorral (10.5 %) y en la tetechera (13.7 %), solo logró establecerse 11.1 % de las 588 plántulas emergidas. En el matorral fue bajo el porcentaje de germinación, sin embargo, de las 303 plántulas logró establecerse 15.2 %. La tetechera presentó el más bajo porcentaje de establecimiento, 9.7 % de las 396 semillas germinadas (Figura 4.42).

En las comparaciones, encontramos que el cardonal presentó el mayor porcentaje promedio de germinación ( $F_{(2,429)} = 7.51$ ,  $p = 0.0006$ ) y no hubo diferencias significativas en el porcentaje promedio de plántulas establecidas entre los tres tipos de vegetación ( $F_{(2,429)} = 1.49$ ,  $p = 0.22$ ) (Figura 4.42).

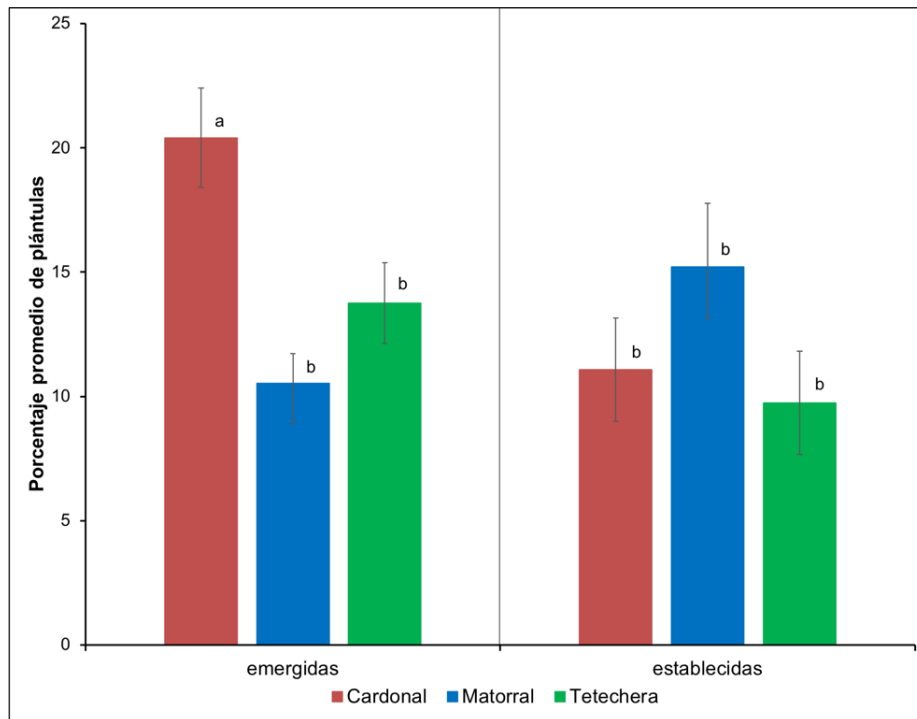


Figura 4.42. Porcentaje promedio ( $\pm$  e.e.) de semillas germinadas y plántulas establecidas en los microcosmos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*. Las letras a y b indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).  $N = 2,880$  semillas por sitio

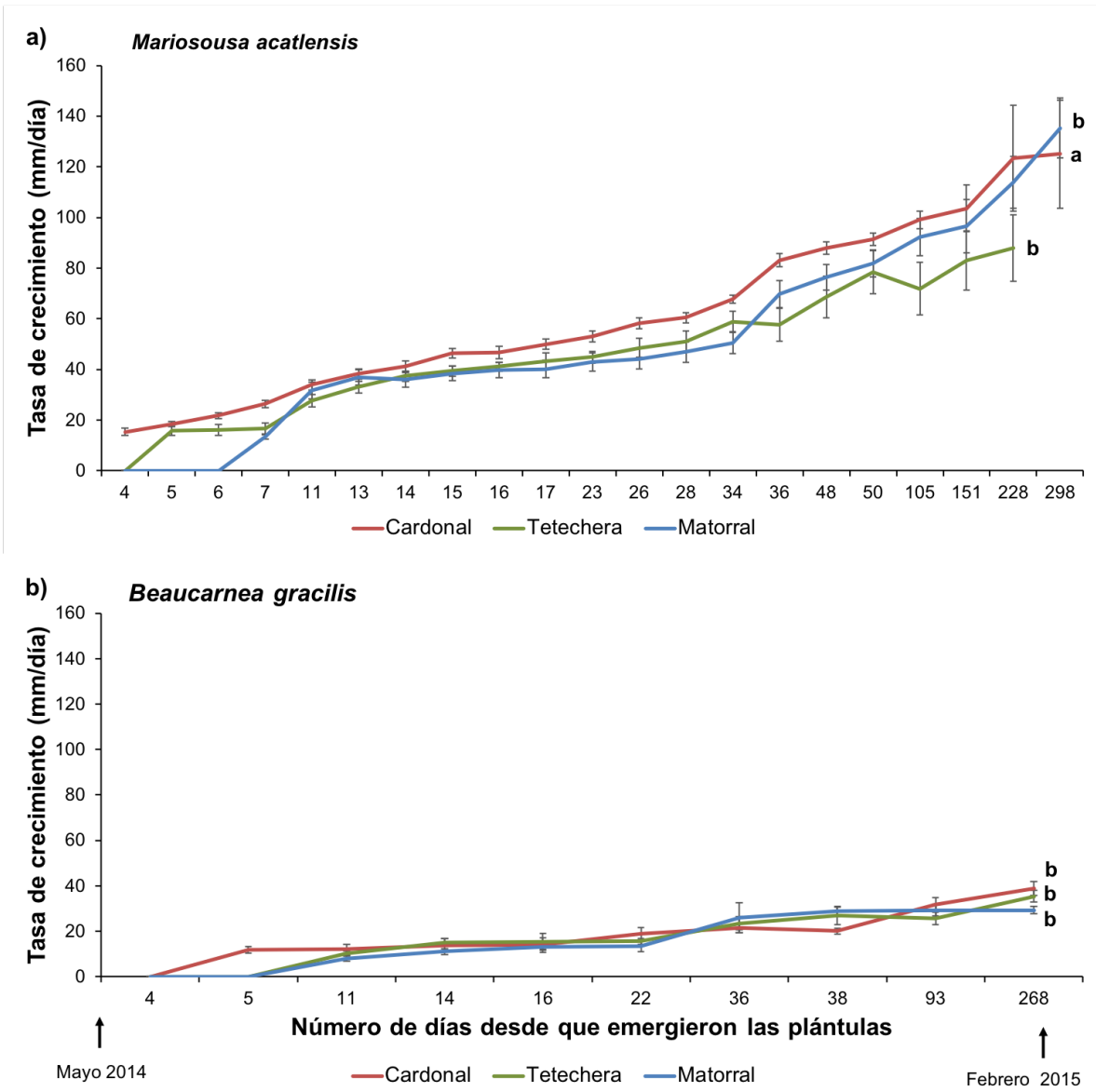


Figura 4.43. Tasa promedio de crecimiento ( $\pm$  e.e.) de las plántulas de a) *Mariosousa acatlensis* y b) *Beaucarnea gracilis* en los microcosmos establecidos debajo de la copa de *Prosopis laevigata* en las tres comunidades (cardonal, matorral y tetechera). La línea roja corresponde al cardonal, la línea verde a la tetechera y la línea azul al matorral. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).  $N = 63$  plántulas en cardonal, 20 en tetechera y 19 en matorral de *M. acatlensis*;  $N = 88$  plántulas en cardonal, 51 en tetechera y 71 en matorral de *B. gracilis*

La tasa promedio de crecimiento de las plántulas de *Mariosousa acatlensis* fue de  $1.48 \pm 0.11$  mm/día (Figura 4.43a). Entre las tres comunidades, el cardonal tuvo la mayor tasa de crecimiento ( $1.81 \pm 0.16$  mm/día) comparado con la tetechera

( $1.01 \pm 0.14$  mm/día) y el matorral ( $0.87 \pm 0.15$  mm/día) ( $F_{(2,15)} = 6.77$ ,  $p = 0.008$ ). Para las plántulas de *Beaucarnea gracilis*, no hubo diferencias en la tasa de crecimiento entre las tres comunidades, cardonal ( $0.49 \pm 0.04$ ), matorral ( $0.34 \pm 0.03$ ) y tetechera ( $0.54 \pm 0.05$ ) ( $F_{(2,15)} = 0.06$ ,  $p = 0.94$ ). La tasa promedio de crecimiento total para *B. gracilis* fue de  $0.45 \pm 0.02$  mm/día (Figura 4.43b). Adicionalmente, encontramos que la masa de la semilla no afectó significativamente el porcentaje de germinación ( $r^2 = 0.64$ ,  $F_{(1,4)} = 7.11$ ,  $p = 0.056$ ) ni el porcentaje de plántulas establecidas ( $r^2 = 0.05$ ,  $F_{(1,4)} = 0.23$ ,  $p = 0.66$ ). El tipo de dispersión de cada especie tampoco marcó diferencias de germinación y establecimiento ( $F_{(2,3)} = 0.083$ ,  $p = 0.92$  y  $F_{(2,3)} = 0.44$ ,  $p = 0.68$ , respectivamente).

#### 4.4.3. Factores determinantes en la germinación y establecimiento de las semillas en los microcosmos

En cuanto a la presencia de enemigos en los microcosmos, únicamente dos especies sufrieron remoción de semillas por parte de posibles depredadores, *Mariosousa acatlensis* y *Beaucarnea gracilis*. En total fueron 109 semillas removidas de 4,320 semillas colocadas en los microcosmos para estas dos especies y representa 2.5 %, siendo la tetechera y el cardonal donde mayor porcentaje de remoción hubo; sin embargo, no encontramos diferencias significativas entre parches ( $F_{(2,15)} = 1.22$ ,  $p = 0.32$ ). Las semillas de *Mariosousa acatlensis* fueron removidas en  $3.1 \pm 1.5$  % y las de *Beaucarnea gracilis* en un  $1.9 \pm 1.3$  %. Considerando todos los microcosmos en los tres parches no hubo diferencias significativas en el porcentaje de remoción entre las dos especies ( $F_{(1,16)} = 0.24$ ,  $p = 0.63$ ).

Las micro parcelas con exclusión tenían significativamente más plántulas emergidas y establecidas que las micro parcelas sin exclusión ( $F_{(1,430)}= 40.13$ ,  $p<0.001$  y  $F_{(1,430)}= 35.26$ ,  $p<0.001$ , respectivamente) (Figura 4.44), además, la exclusión marcó diferencias en la disminución de herbivoría hacia las plántulas ( $F_{(1,214)}= 5.37$ ,  $p = 0.021$ ) (Figura 4.45). Las exclusiones colocadas en las plántulas de *Mariosousa acatlensis* las quitamos a los nueve meses debido al tamaño de las plántulas. Las exclusiones de las demás especies las retiramos cuatro años después. No pudimos identificar qué herbívoros fueron responsables del daño y de la mortalidad de las plántulas, aunque vimos heces de conejo junto o encima de los bloques y hormigas a los alrededores.

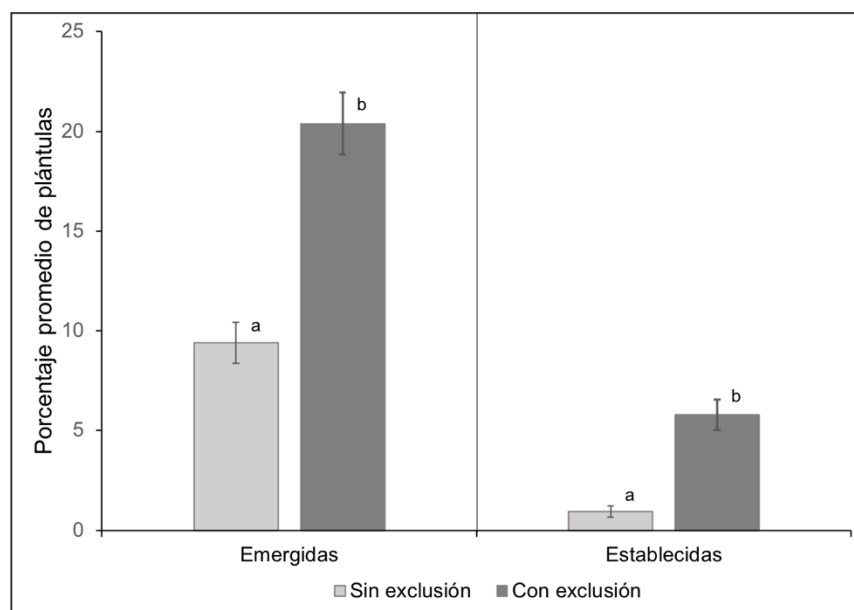


Figura 4.44. Porcentaje promedio ( $\pm$  e.e.) de semillas germinadas y plántulas establecidas en las micro parcelas con exclusión y sin exclusión debajo de la copa de *Prosopis laevigata*. Las letras a y b indican diferencias significativas ( $p<0.05$ ).  $N= 4,320$  semillas con exclusión;  $N= 4,320$  semillas sin exclusión

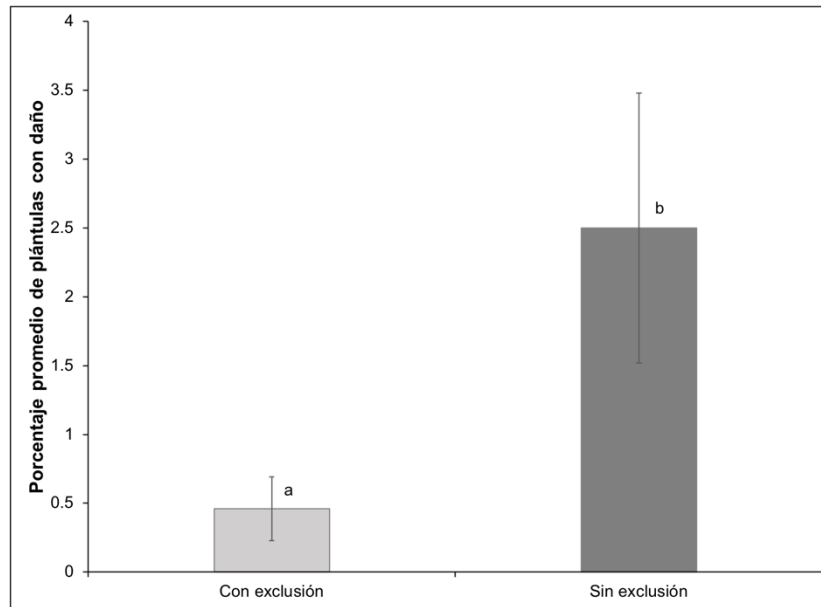


Figura 4.45. Porcentaje promedio ( $\pm$  e.e.) de plántulas con daño por herbivoría en las micro parcelas con exclusión y sin exclusión debajo de la copa de *Prosopis laevigata*. Las letras a y b indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).  $N = 882$  plántulas con exclusión;  $N = 405$  plántulas sin exclusión

En el cardonal fue donde hubo mayor porcentaje de individuos con daño ( $F_{(2,249)} = 7.006$ ,  $p = 0.001$ ) (Figura 4.46) y menor porcentaje de daño en el tallo y hojas de las plántulas ( $F_{(2,249)} = 7.086$ ,  $p = 0.001$ ) (Figura 4.47). Las plántulas de *Beaucarnea gracilis* y *Mariosousa acatlensis* fueron las únicas que sufrieron daño por herbivoría. No hubo diferencias significativas entre estas dos especies en el número de plántulas dañadas ( $F_{(1,214)} = 0.21$ ,  $p = 0.65$ ) (Figura 4.48); no obstante, los individuos de *Beaucarnea gracilis* sufrieron mayor porcentaje promedio de daño que las plántulas de *Mariosousa acatlensis* ( $F_{(1,59)} = 25.93$ ,  $p < 0.001$ ) (Figura 4.49). De manera más específica, aunque fue menor el porcentaje de daño en las plántulas de *Mariosousa* puede que haya sido más severo porque se daba en la parte de los meristemos apicales y eso dificultaba que la plántula se recuperara, mientras que en *Beaucarnea* los herbívoros no dañaban el tallo solo las hojas.

Sin embargo, fue incierto a corto plazo si las plántulas lograban o no recuperarse, para ambas especies (Figuras 4.50 y 4.51).

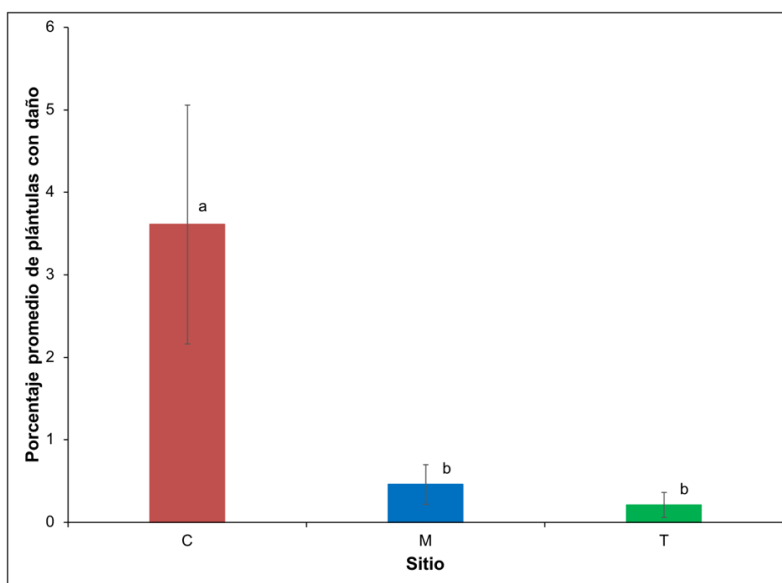


Figura 4.46. Porcentaje promedio ( $\pm$  e.e.) de plántulas con daño por herbivoría en los microcosmos establecidos debajo de la copa de *Prosopis laevigata* en los tres tipos de vegetación. C = cardonal, M = matorral y T = tetechera. Las letras a y b indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).  $N=588$  plántulas en el cardonal;  $N=303$  plántulas en matorral;  $N=396$  plántulas en tetechera

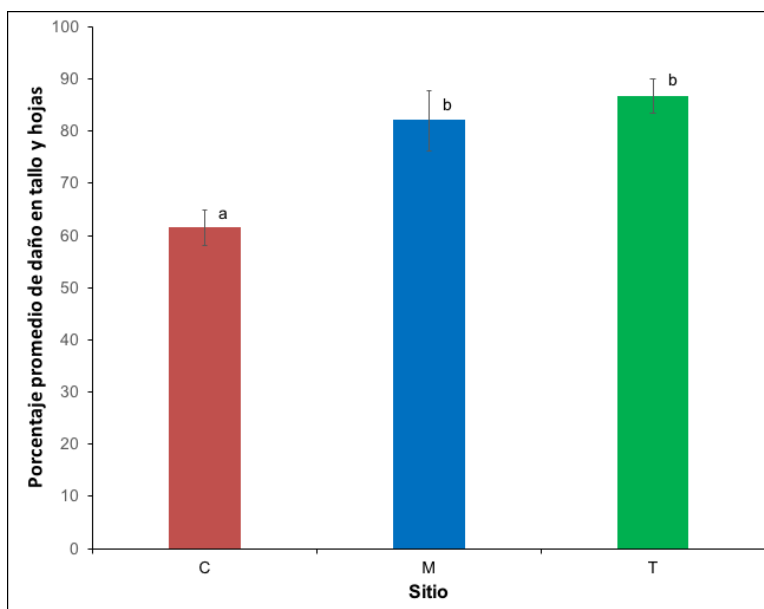


Figura 4.47. Porcentaje promedio ( $\pm$  e.e.) de daño en tallo y hojas en plántulas emergidas en los microcosmos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*. C = cardonal, M = matorral y T = tetechera. Las letras a y b indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).  $N=52$  plántulas en el cardonal;  $N=10$  plántulas en matorral;  $N=3$  plántulas en tetechera

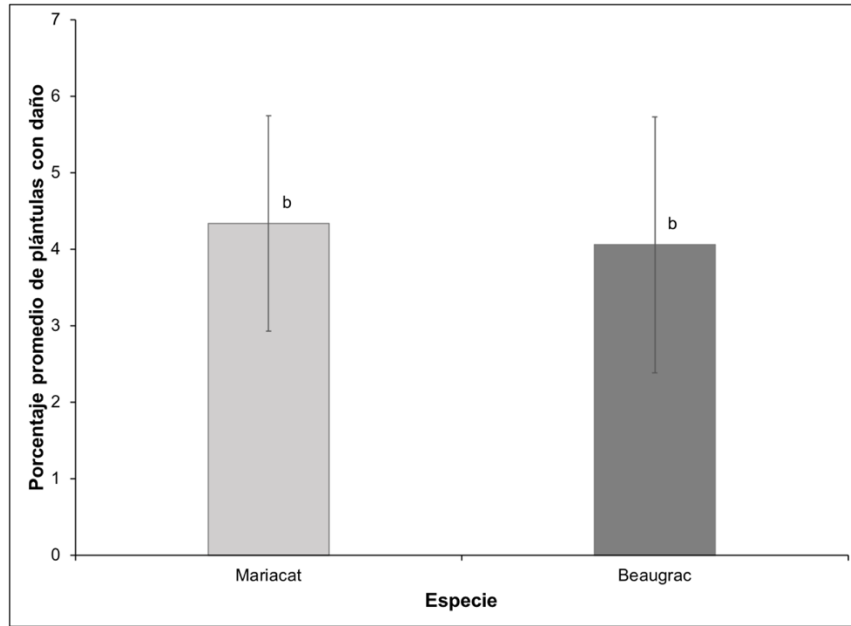


Figura 4.48. Porcentaje promedio ( $\pm$  e.e.) de plántulas con daño en los microcosmos establecidos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*. Mariacat = *Mariosousa acatlensis*, Beaugrac = *Beaucarnea gracilis*. La letra b indica que no hay diferencias significativas ( $p > 0.05$ ).  $N = 449$  plántulas de Mariacat;  $N = 458$  plántulas de Beaugrac

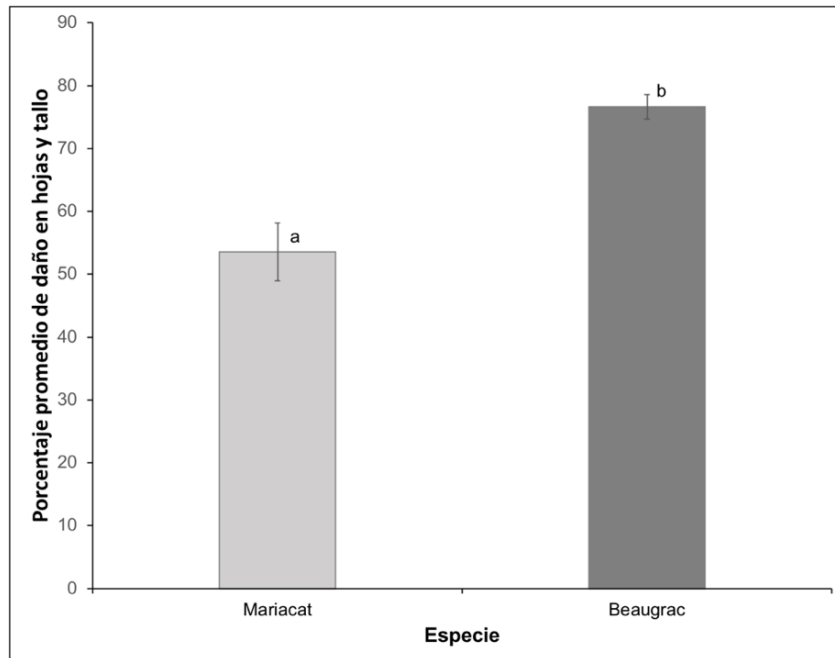


Figura 4.49. Porcentaje promedio ( $\pm$  e.e.) de daño en tallo y hojas en plántulas emergidas de *Mariosousa acatlensis* y *Beaucarnea gracilis* en los microcosmos establecidos debajo de la copa de *Prosopis laevigata*. Mariacat = *Mariosousa acatlensis*, Beaugrac = *Beaucarnea gracilis*. Las letras a y b indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).  $N = 37$  plántulas de Mariacat;  $N = 27$  plántulas de Beaugrac



Figura 4.50. Plántulas de *Mariosousa acatlensis* con daño causado por herbívoros en uno de los microcosmos del cardonal. Dentro de los círculos rojos se observan las bases de los tallos cortados o mordidos



Figura 4.51. Plántulas de *Beaucarnea gracilis* con daño por herbívoros en uno de los microcosmos de matorral. En la imagen se observan las bases de los tallos con las hojas cortadas o mordidas



A nivel de metacomunidad (considerando conjuntamente a los tres parches, 18 microcosmos y seis especies que conforman el sistema de estudio) integrando todos los datos al final del tiempo del estudio (febrero 2015), en los análisis de regresión, encontramos que hay una relación significativa entre la diversidad de especies (vegetación ya establecida en los microcosmos) con el porcentaje de germinación (Figura 4.52) y establecimiento de las plántulas (Figura 4.53) ( $r^2= 0.313$ ,  $F_{(1,16)}= 7.31$ ,  $p = 0.016$  y  $r^2= 0.305$ ,  $F_{(1,16)}= 7.02$ ,  $p = 0.017$ , respectivamente).

No encontramos relación entre la riqueza de especies (vegetación ya establecida en los microcosmos) con el porcentaje de germinación ( $r^2= 0.04$ ,  $F_{(1,16)}= 0.74$ ;  $p = 0.4$ ) y la sobrevivencia de las plántulas ( $r^2= 0.09$ ,  $F_{(1,16)}= 1.75$ ;  $p = 0.2$ ). La cobertura de la copa de los arbustos de *P. laevigata* y la radiación total que llega a cada microcosmos tampoco tuvieron una relación significativa con el porcentaje de germinación ( $r^2= 0.03$ ,  $F_{(1,16)}= 0.57$ ,  $p = 0.46$  y  $r^2= 0.014$ ,  $F_{(1,16)}= 0.23$ ,  $p = 0.64$ ), ni con la sobrevivencia de las plántulas ( $r^2= 0.013$ ,  $F_{(1,16)}= 0.21$ ,  $p = 0.65$  y  $r^2= 0.107$ ,  $F_{(1,16)}= 1.93$ ,  $p = 0.18$ ). De igual manera, la temperatura ( $r^2= 0.025$ ,  $F_{(1,16)}= 0.42$ ,  $p = 0.53$ ) y las características del suelo (materia orgánica, P, K, Na, Mg, Ca y pH) ( $r^2= 0.51$ ,  $F_{(7,10)}= 1.47$ ,  $p = 0.28$ ).

Las tasas promedio de crecimiento de las plántulas tanto de *Mariosousa acatlensis* como de *Beaucarnea gracilis*, al parecer, no estuvieron influenciadas por la temperatura, porcentaje de cobertura y radiación total, características del suelo o por la diversidad, riqueza y abundancia de especies que caracterizaron a los microcosmos dentro de cada parche de vegetación (matorral, cardonal y tetechera), ya que ninguna relación fue significativa.

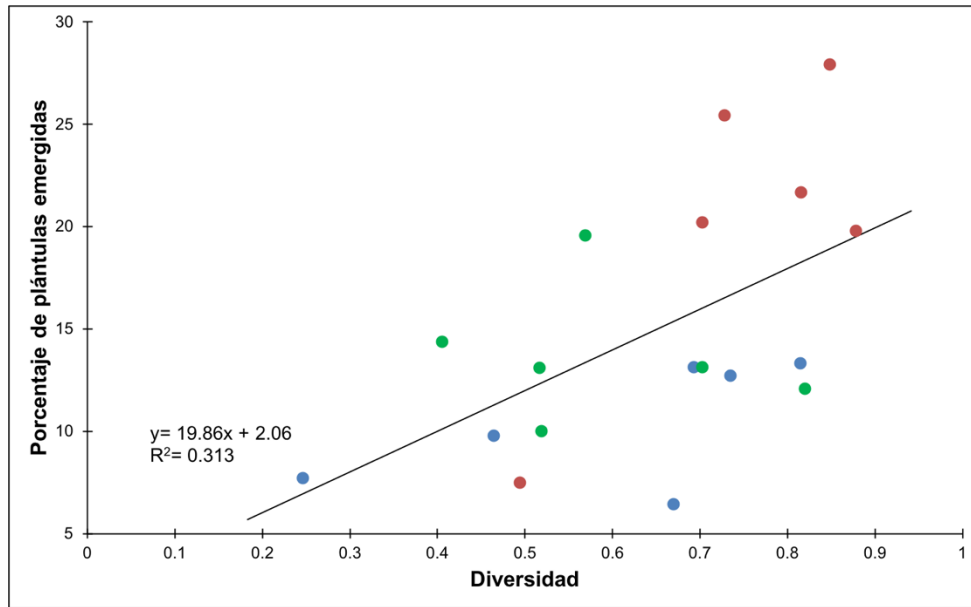


Figura 4.52. Relación entre la diversidad de especies (Simpson 1-λ) ya establecidas en los 18 microcosmos y el porcentaje de germinación de las semillas de seis especies colocadas en los tres parches de estudio. Círculos rojos= microcosmos en el cardonal; círculos azules= microcosmos en el matorral; círculos verdes= microcosmos en la tetechera

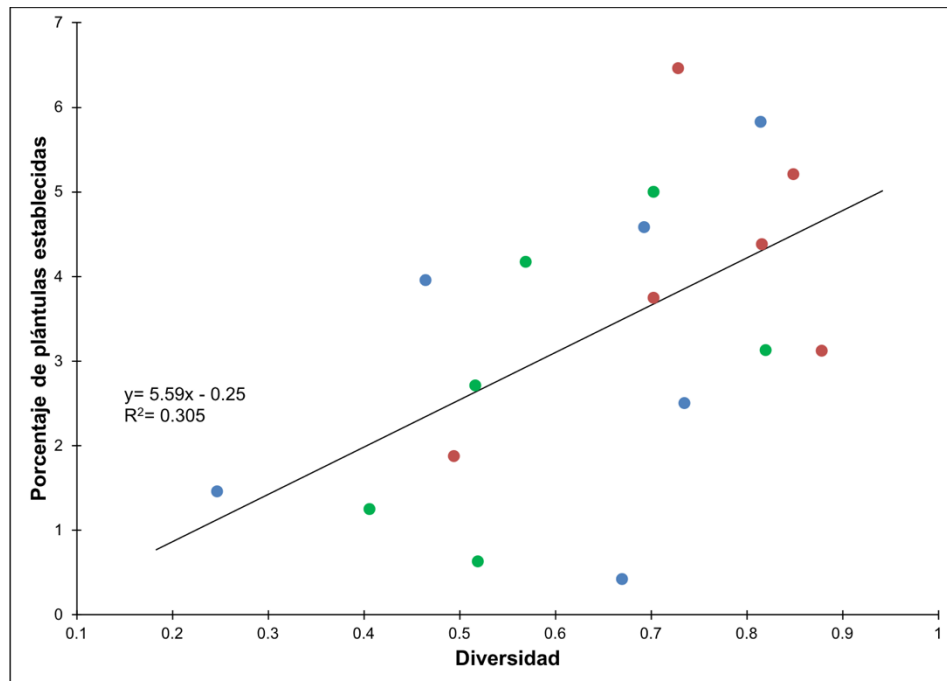


Figura 4.53. Relación entre la diversidad de especies (Simpson 1-λ) ya establecidas en los 18 microcosmos y el porcentaje plántulas establecidas de las seis especies colocadas en los tres parches de estudio. Círculos rojos= microcosmos en el cardonal; círculos azules= microcosmos en el matorral; círculos verdes= microcosmos en la tetechera

Ahora, considerando la variación en el porcentaje de germinación dentro de cada comunidad local, en los análisis de correspondencia canónica encontramos que ninguna de las variables ambientales estuvo significativamente correlacionada con ninguno de los dos primeros ejes canónicos.

Por el contrario, para el porcentaje de plántulas establecidas en los microcosmos del matorral encontramos que la temperatura promedio anual ( $r = -0.58$ ,  $p = 0.015$ ), la cobertura ( $r = 0.49$ ,  $p = 0.019$ ) y la materia orgánica ( $r = 0.42$ ,  $p = 0.007$ ) son las variables más importantes y están correlacionadas significativamente con los dos primeros ejes de ordenación ( $F_{(1,2)} = 27.13$ ,  $p = 0.002$  y  $F_{(1,2)} = 14.93$ ,  $p = 0.023$ , respectivamente), mientras que la diversidad de especies está más correlacionada con el segundo eje ( $r = -0.30$ ,  $p = 0.003$ ) (Figura 4.54).

En el cardonal, no fueron significativas las correlaciones de las variables explicativas con ninguno de los dos primeros ejes del ACC ( $F_{(1,2)} = 6.38$ ,  $p = 0.49$  y  $F_{(1,2)} = 2.08$ ,  $p = 0.78$ , primero y segundo eje). Finalmente, en la tetechera, aunque los vectores de temperatura y cobertura indican que son variables importantes en el establecimiento, la única variable que estuvo significativamente correlacionada con el primer eje canónico es la diversidad de especies ( $r = -0.44$ ,  $F_{(1,2)} = 8.49$ ,  $p = 0.006$ ) (Figura 4.55).

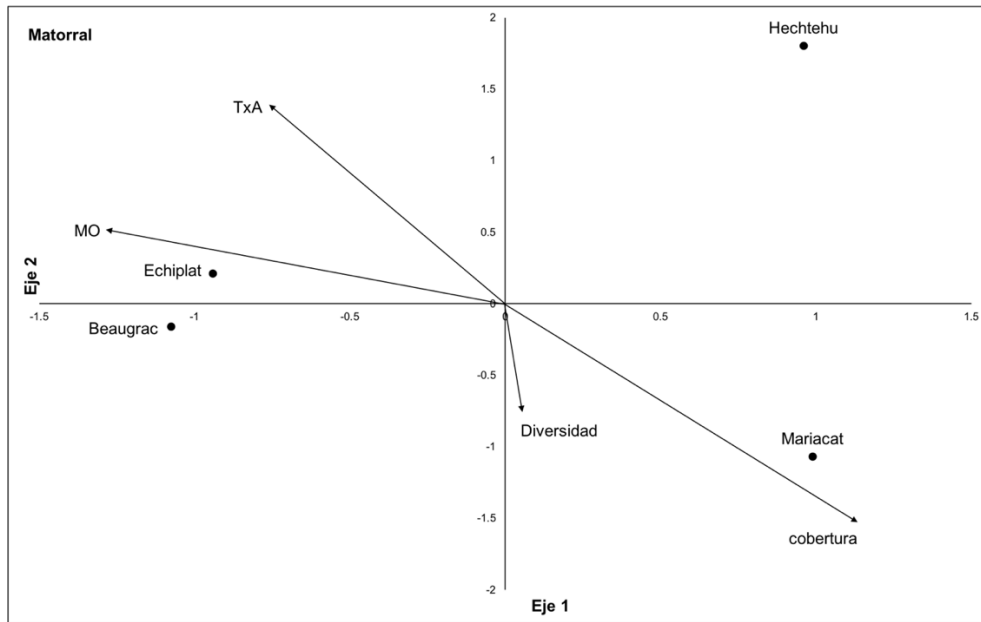


Figura 4.54. Primeros dos ejes del análisis de correspondencia canónica. Ordenación de cuatro especies con respecto a su establecimiento y la relación con las características de los microcosmos (diversidad, materia orgánica, cobertura y temperatura) ubicados en el matorral. MO= materia orgánica, TxA= temperatura promedio anual. Echiplat= *Echinocactus platyacanthus*, Hechtehu= *Hechtia tehuacana*, Mariacat= *Mariosousa acatlensis*, Beaugrac= *Beaucarnea gracilis*

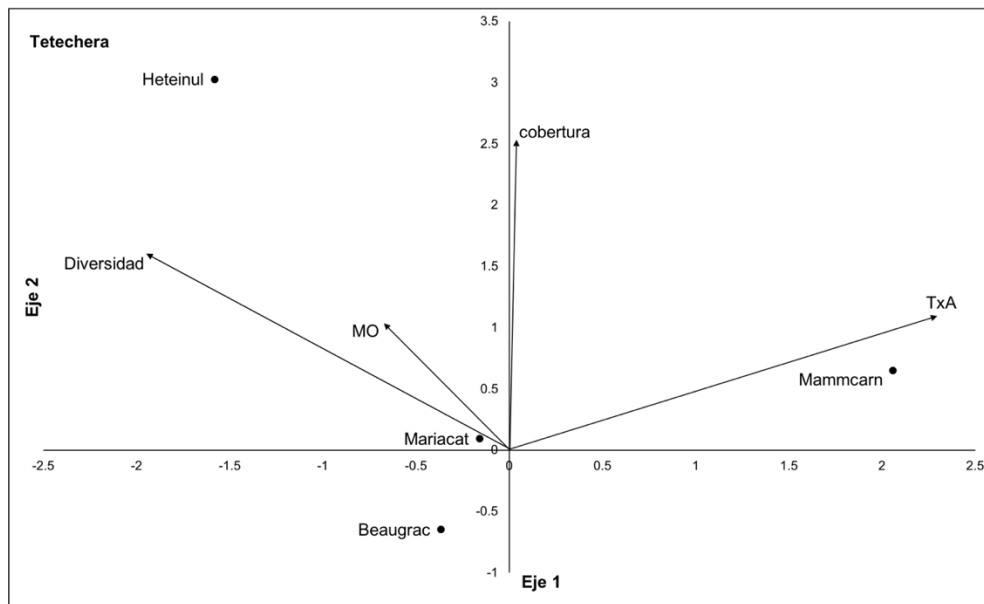


Figura 4.55. Primeros dos ejes del análisis de correspondencia canónica. Ordenación de cuatro especies con respecto a su establecimiento y la relación con las características de los microcosmos (diversidad, materia orgánica, cobertura y temperatura) ubicados en la tetechera. MO= materia orgánica, TxA= temperatura promedio anual. Beaugrac= *Beaucarnea gracilis*, Heteinul= *Heterotheca inuloides*, Mammcarn= *Mammillaria carnea*, Mariacat= *Mariosousa acatlensis*

## 4.5. Dinámica en la estructura de la metacomunidad

### 4.5.1. Cambios temporales en los tres tipos de comunidades locales

Los resultados de la clasificación (Figura 4.56a) y del análisis de ordenación (Figura 4.56b) de la matriz conjunta de los dos muestreos temporales son consistentes con los análisis previos realizados con las matrices por separado para cada fecha (Zavala-Hurtado 1982, Sandoval- Palacios 2010). Existe una clara separación de las comunidades de cardonal con respecto las comunidades de tetechera y matorral. En la tetechera y el matorral, aunque forman grupos diferentes, algunos sitios aparecen entremezclados en el límite entre estos dos tipos de comunidad en el espacio de ordenación (Figura 4.56b). La caracterización de estos tres tipos de comunidades se basa en la presencia recurrente de especies representativas, determinadas por sus puntajes en los dos primeros ejes del ACP (Figura 4.56b): cardonal (*Cephalocereus columna-trajani*, *Mascagnia seleriana*, *Jatropha dioica*, *Agave kerchovei*, *Euphorbia cymbifera*, *Bursera arida*, *Hechtia tehuacana*); tetechera (*Cephalocereus tetetzo*, *Lantana camara*, *Varronia curassavica*, *Plumeria rubra*, *Opuntia tomentosa*); y matorral (*Prosopis laevigata*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Parkinsonia praecox*, *Gymnosperma glutinosum*, *Opuntia pilifera*, *Celtis pallida*, *Lemaireocereus hollianus*, *Dalea carthagenensis*, *Agave marmorata*). También se puede ver que los sitios de cardonal, aunque fueron desplazados dentro del territorio de este tipo de comunidad, mantienen su identidad en los dos muestreos temporales. En contraste, la mayoría de los sitios originalmente clasificados como tetechera se reclasificaron como matorrales, y los que permanecieron como tetechera en 2003, ahora se ubicaron en los límites entre estos dos tipos de comunidad.

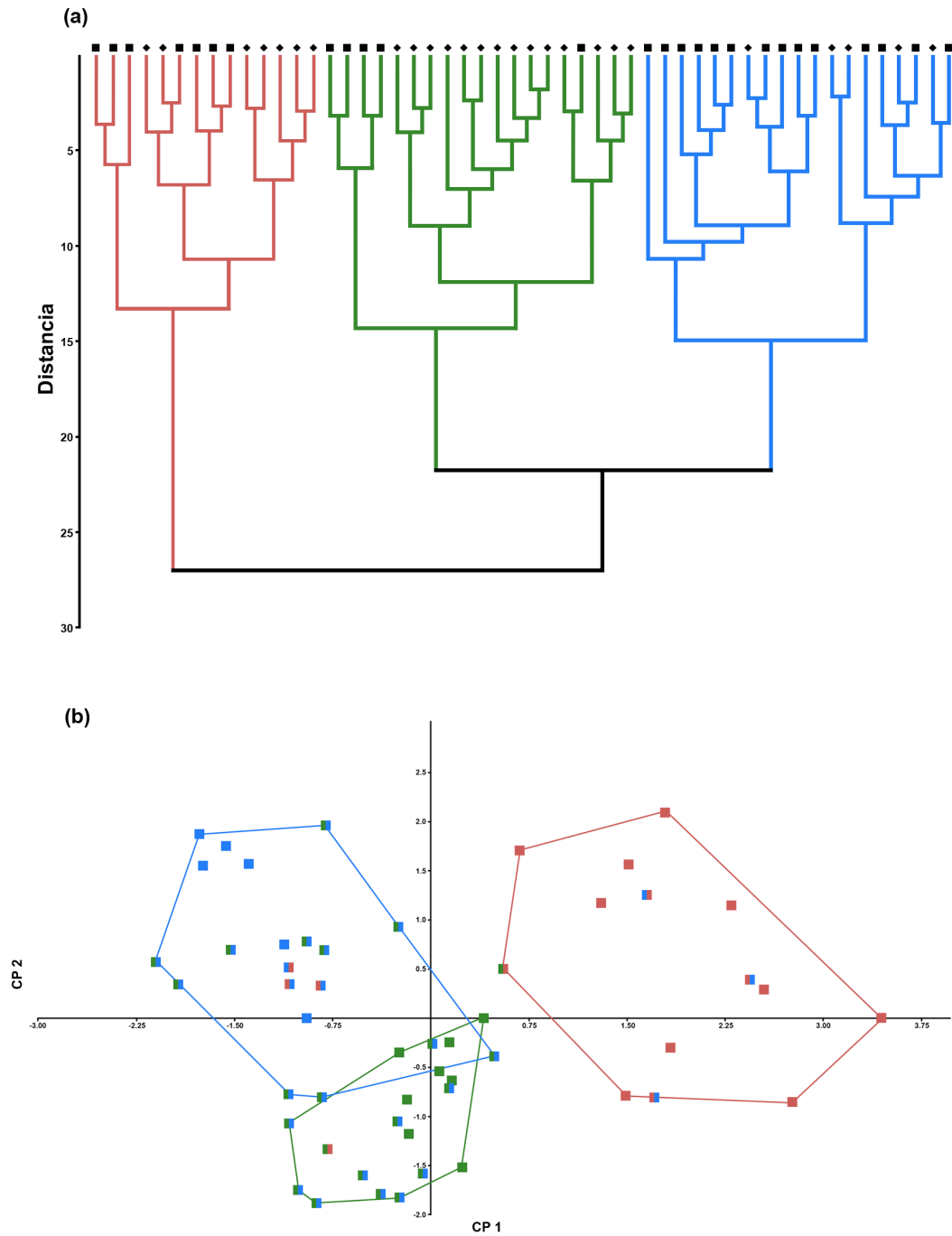


Figura 4.56. (a) Dendrograma del análisis de conglomerados mediante el método de Ward y (b) análisis de componentes principales a partir de la matriz de incidencia conjunta 1980-2003 (104 especies en  $26 \times 2$  parches) de una metacomunidad de plantas en el semiárido valle de Zapotitlán, México. Los símbolos en el dendrograma son: diamantes = muestreo de 1980; cuadrados = muestreo de 2003. Los diferentes colores indican el tipo de comunidad previamente asignado (Zavala-Hurtado 1982, Sandoval-Palacios 2010): rojo = cardonal; verde = tetechera; azul = matorral

#### 4.5.2. Estructura de la metacomunidad.

Al considerar los dos tiempos de muestreo, el análisis de los elementos de la estructura de la metacomunidad indica que hay significativamente menos ausencias embebidas que las esperadas por el modelo nulo; es decir, la metacomunidad presenta coherencia positiva. El recambio de especies es significativamente mayor que lo esperado por el modelo nulo; es decir, no hay una estructura anidada. Finalmente, la metacomunidad muestra una agrupación significativa de los límites de distribución de las especies, los valores del índice Morisita son  $> 1$  y diferentes a lo esperado por el azar (Tabla 4.10). Así, la metacomunidad mostró una estructura clementsiana que no ha cambiado después de 23 años (Figura 4.57). Sin embargo, los elementos individuales mostraron algunos cambios. Si bien, en la coherencia y el agrupamiento de límites se observa una disminución, el recambio de especies aumentó 23 años después de la primera caracterización (Tabla 4.10).

**Tabla 4.10. Resultados del análisis de coherencia, recambio de especies y agrupamiento de límites de distribución para la metacomunidad de plantas del valle de Zapotitlán en dos muestreos históricos (1980 y 2003). Los elementos de la metacomunidad se extrajeron del primer eje de ordenación (promediamento recíproco, RA). Los valores de media y la desviación estándar (DE) se estimaron a partir de 1,000 matrices nulas generadas con base en el modelo nulo  $r_1$ . AE = ausencias embebidas, RE = reemplazos de especies, IM = Índice Morisita. Los resultados significativos ( $p < 0.05$ ) están en negritas**

	Coherencia					Recambio de especies					Agrupamiento de límites		Mejor estructura ajustada
	AE	Media	$\rho$	z	DE	RE	Media	$\rho$	z	DE	IM	$\rho$	
1980 Eje 1	819	1258	<b>&lt;0.001</b>	13.6	32.5	40738	20154	<b>&lt;0.001</b>	-6.93	2970	1.54	<b>&lt;0.001</b>	Clementsiana
2003 Eje 1	1119	1601	<b>&lt;0.001</b>	13.1	36.7	58771	34476	<b>&lt;0.001</b>	-5.71	4251	1.48	<b>&lt;0.001</b>	Clementsiana

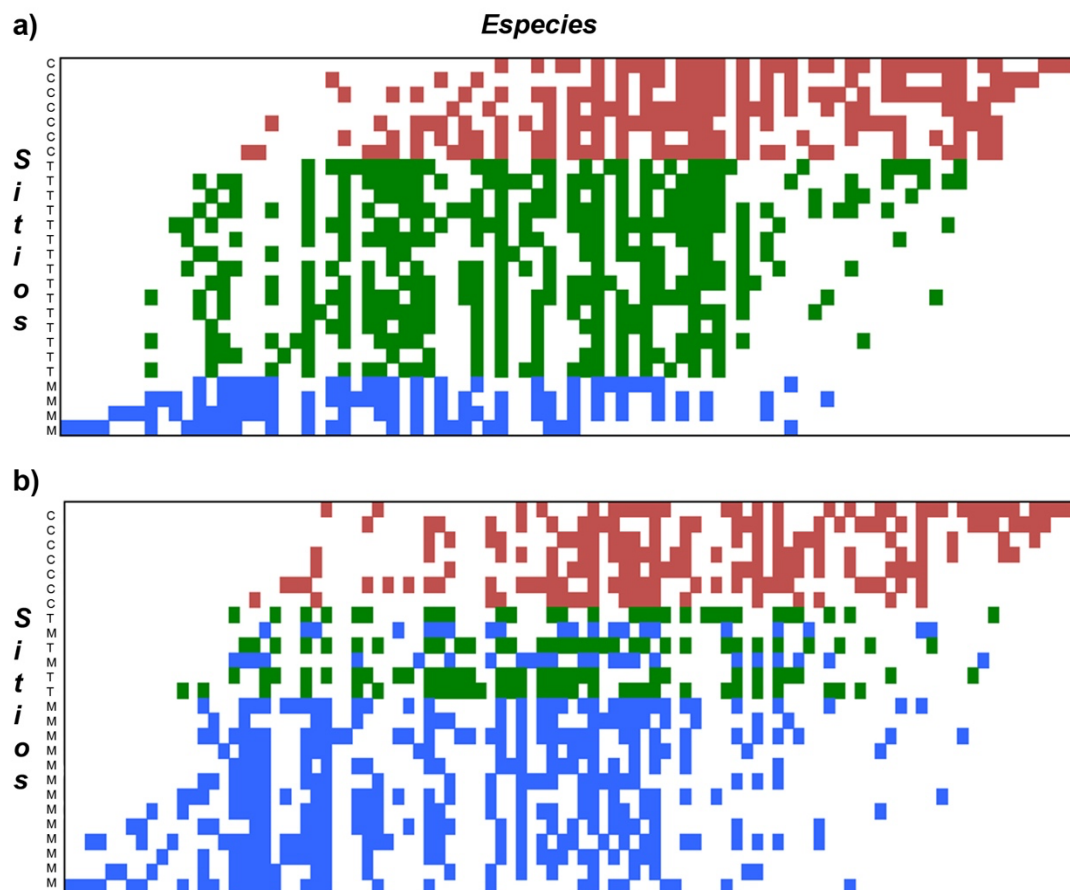


Figura 4.57. Ordenación por el método de promediamento recíproco (RA) de las matrices de incidencia: (a) 84 especies en 26 parches (1980) y (b) 104 especies en 26 parches (2003) de una metacomunidad de plantas en el valle semiárido de Zapotitlán, México. Los cuadrados coloreados representan la incidencia de especies en cada comunidad local. Los diferentes colores indican el tipo de comunidad previamente asignado (Zavala-Hurtado 1982, Sandoval Palacios 2010): rojo= cardonal; verde= tetchera; azul= matorral

#### 4.5.3. Mecanismos estructurantes: factores ambientales y espaciales

De las 12 variables del suelo inicialmente consideradas como posibles factores que podrían estar explicando la estructura de la metacomunidad se eliminaron aquellas que eran severamente multicolineales (factor de inflación de varianza  $> 10$ ) y aquellas que mostraron una correlación baja y no significativa con el primer eje del



ACC. Esto se hizo para ambos tiempos de prospección. El número de variables del suelo ingresadas en el análisis fue de seis para 1980 y cuatro para 2003. Ninguna de las tres variables espaciales mostró multicolinealidad.

El análisis de partición de varianza utilizado para evaluar el efecto independiente de los gradientes espaciales y ambientales en la estructura espacial de la metacomunidad para 1980 indicó que los efectos ambientales, después de eliminar los efectos espaciales, explicaron el 15.1% de la variación total. Los efectos asociados con el espacio, sin los efectos ambientales, representaron el 8.2% de la variación total.

La variación compartida por los efectos de las variables ambientales y espaciales fue de 0.07%. La variación no explicada (los residuales) fue del 76.5% y esto representa los efectos no evaluados (azar y ruido) que no dependen de las variables ambientales, del espacio o de su efecto conjunto (Figura 4.58a; Tabla 4.11).

Para el 2003, la variación explicada por los factores espaciales fue del 9.2%, mientras que la contribución de los filtros ambientales fue del 9.3%. La variación explicada por los efectos ambientales y espaciales fue negativa (-1.8%), en tales casos los valores negativos se consideran como valores de cero (Borcard *et al.* 2004). La varianza no explicada por ninguno de los gradientes evaluados (ambiental y espacial) fue del 83.3% (Figura 4.58b; Tabla 4.11).

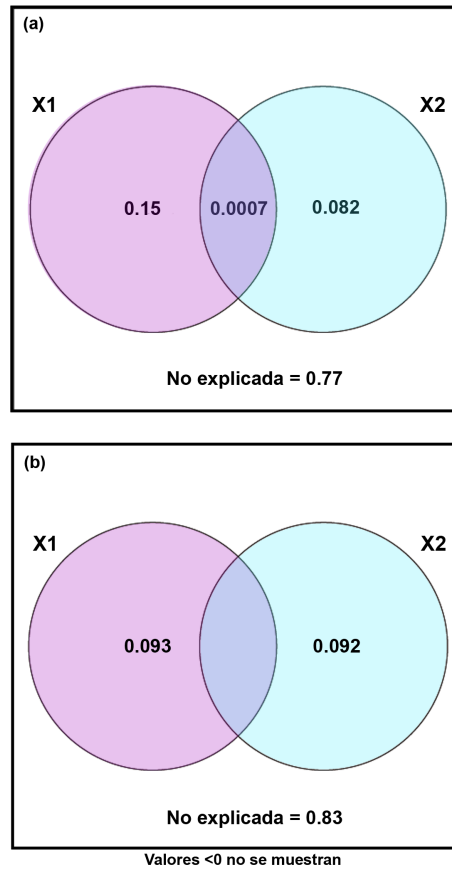


Figura 4.58. Diagramas de Venn que muestran la partición de varianza de la distribución de especies en la metacomunidad en (a) 1980 y (b) 2003, con variables explicativas ambientales (suelo) y espaciales, utilizando ACCp. X1 = matriz ambiental (suelo); X2 = matriz espacial. La intersección entre los dos círculos es la varianza explicada conjuntamente por las dos matrices

**Tabla 4.11. Correlación de la distribución de especies en la metacomunidad con las variables ambientales (suelo) y espaciales, utilizando el ACCp. Los valores de cero son considerados como  $R < 0$ . NC = no comprobable. Los resultados significativos ( $p < 0.05$ ) están en negrita**

ACCp 1980		ACCp 2003	
Matriz de incidencia	<i>R</i> ajustada	Matriz de incidencia	<i>R</i> ajustada
vs.	(valor <i>p</i> )	vs.	(valor <i>p</i> )
Ambiental	0.15 ( <b>0.001</b> )	Ambiental	0.093 ( <b>0.008</b> )
Espacial	0.08 ( <b>0.001</b> )	Espacial	0.092 ( <b>0.002</b> )
Ambiental-Espacial	0.0006 (NC)	Ambiental-Espacial	0.000 (NC)

Para identificar las variables individuales que influyeron en los resultados descritos anteriormente evaluamos la correspondencia entre la matriz de incidencia de especies y las matrices ambientales y espaciales por separado en un análisis de correspondencia canónica para cada año (1980 y 2003). En la estructura de la metacomunidad de 1980, cinco variables ambientales mostraron una correlación significativa con el primer eje del ACC: Na, K, Mg, P y materia orgánica (Tabla 4.12). En contraste, para el año 2003, solo dos variables ambientales se correlacionaron significativamente con el primer componente canónico, Ca y P (Tabla 4.12). En 1980, tres variables espaciales se correlacionaron significativamente con el primero de los ejes del ACC: pendiente, latitud y longitud. En 2003, solo las variables espaciales latitud y longitud mostraron una correlación significativa con el primer eje canónico (Tabla 4.12).

**Tabla 4.12. Coeficientes canónicos y correlación intraset de las variables ambientales y espaciales con los dos primeros ejes del análisis de correspondencia canónica (ACC).**

Los resultados significativos ( $p < 0.05$ ) están en negrita

1980	COEFICIENTES DE CORRELACIÓN		
	Eje 1	Eje 2	<i>p</i>
Variables ambientales			
Fosforo	0.59	0.13	<b>0.019</b>
Magnesio	0.61	0.41	<b>0.020</b>
Sodio	0.87	0.37	<b>0.006</b>
Potasio	0.63	-0.12	<b>0.009</b>
Cl	0.10	0.48	0.820
Materia orgánica	-0.11	0.62	<b>0.001</b>

**Tabla 4.12. (Continúa)**

1980	COEFICIENTES DE CORRELACIÓN		
	Eje 1	Eje 2	$\rho$
Variables espaciales			
Altitud	-0.09	0.35	0.333
Pendiente	-0.26	-0.68	<b>0.040</b>
Latitud	-0.65	-0.26	<b>0.002</b>
Longitud	-0.92	0.12	<b>0.003</b>
2003			
Variables ambientales			
Fosforo	0.07	-0.94	<b>0.019</b>
Calcio	-0.96	-0.18	<b>0.004</b>
Magnesio	-0.15	-0.22	0.525
Materia orgánica	-0.34	0.03	0.288
Variables espaciales			
Altitud	-0.15	-0.93	0.062
Pendiente	0.09	0.03	0.665
Latitud	-0.57	0.57	<b>0.002</b>
Longitud	-0.84	0.36	<b>0.001</b>

## V. DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que a partir de las características de las semillas y de los frutos como unidades de dispersión fue posible construir un índice de dispersabilidad de las especies que estudiamos, y obtuvimos un espectro de síndromes de dispersión presentes a nivel de la metacomunidad, esta ordenación concuerda con los síndromes de dispersión que presentan las diásporas (autocoria, anemocoria, epizoocoria y endozoocoria). Con este índice de dispersión por especie pudimos establecer para cada comunidad (matorral, tetechera y cardonal) un índice de dispersabilidad. El matorral tuvo el mayor índice promedio de dispersabilidad tanto para 1980 como para el 2003, por lo que sugerimos la posibilidad de que las semillas de las especies presentes en los matorrales hayan llegado a las comunidades de tetecheras consiguiendo establecerse y generando una tendencia a la homogeneización entre el matorral y la tetechera que, además, son los parches que quedan más cercanos entre sí en el espacio de ordenación multivariada. Por lo tanto, sí fue posible definir la dispersabilidad de una comunidad vegetal a partir de los rasgos morfométricos y funcionales de dispersión de las diásporas y del tipo de dispersión de las especies que están presentes en las comunidades.

Con respecto a la posible relación entre el tipo de dispersión y la amplitud de distribución en los diferentes parches de vegetación, esperábamos que las especies zoócoras y anemócoras estuvieran en mayor proporción en la lluvia de semillas y en el banco de semillas que las autócoras, suponiendo que las especies con mayor capacidad de dispersión estarían más frecuentemente representadas, sin embargo, los resultados indican que estuvieron con mayor presencia las especies que se dispersan por zoocoria y autocoria que por anemocoria (37 %, 37% y 26 %,

respectivamente), mientras que para la época de lluvias aumentó la proporción de especies autócoras (48 %) y disminuyeron las anemócoras (13 %). Esto indica que el tipo de dispersión por sí solo no determinó la estructura de la lluvia y del banco de semillas, sino que también influyeron la fenología y las condiciones ambientales (lluvia y sequía). Asimismo, la composición y abundancia de las semillas presentes en la lluvia y en el banco de semillas es cambiante en el tiempo. En algunos meses, a diferentes parches de vegetación llegaron propágulos de las mismas especies y en otros meses especies totalmente diferentes a cada comunidad. Lo mismo sucedió al comparar la lluvia de semillas entre parches del mismo tipo de vegetación. Las estructuras de los bancos de semillas en todos los parches de estudio muestran variabilidad temporal, posiblemente dada por la naturaleza estocástica de la dispersión además de las particulares condiciones ambientales e interacciones bióticas.

De acuerdo con el supuesto de que una correlación entre la lluvia de semillas, el banco de semillas y la vegetación establecida nos podría indicar la posible invasibilidad de las comunidades, nuestros resultados mostraron que la comunidad de la lluvia y del banco de semillas defirió de la comunidad de plantas ya establecidas. Al parecer, la llegada de nuevas semillas no está teniendo un efecto significativo sobre la vegetación en pie y por lo tanto sugerimos que las comunidades presentarían una relativa alta resistencia al establecimiento de las especies que están llegando. Este patrón nos sugiere que la metacomunidad tendría una baja invasibilidad y posiblemente filtros de resistencia biótica y abiótica estarían actuando entre la llegada de las semillas y su incorporación como planta en cada comunidad local.

Al evaluar la viabilidad de las semillas de seis especies con diferente dispersabilidad encontramos que el tipo de dispersión no parece ser un factor relevante en la permanencia en el banco de semillas. Esto sugiere que no se cumplió de la hipótesis respecto a que las semillas con mayor capacidad de dispersarse persistirían más en el banco de semillas. El que las semillas formen parte del banco depende de la identidad de las especies (latencia y requerimientos de germinación), tamaño de la semilla y de que éstas puedan escapar de los depredadores al enterrarse lo antes posible; aunque siempre hay excepciones ya que las semillas de *Echinocactus platyacanthus* fueron extraídas, presuntamente por depredadores, a pesar de estar enterradas y dentro de una bolsita de tul.

Los factores abióticos, relacionados con factores climáticos y características del suelo, y los bióticos como diversidad de especies y depredación/herbivoría, serían filtros que seleccionan a las especies de acuerdo con sus tolerancias a condiciones locales; nuestra evidencia para apoyar a esta hipótesis es limitada, ya que no hubo una relación entre la germinación y sobrevivencia con las características del suelo y las condiciones ambientales. Esto puede deberse a que los microcosmos debajo de las copas de los arbustos de *Prosopis laevigata* amortiguan la heterogeneidad ambiental existente con áreas descubiertas, por lo tanto, los microcosmos serían similares en las condiciones ambientales y características del suelo, lo que posiblemente enmascaró algún efecto de estas variables en la germinación y establecimiento. Sin embargo, en los análisis de correspondencia canónica observamos un efecto significativo de la temperatura promedio anual, el porcentaje de cobertura y la proporción de materia orgánica en el establecimiento de las plántulas en el matorral, así como de la diversidad de

especies sobre el establecimiento de las plántulas en el matorral y en la tetechera. Estos resultados parecen indicar que, a una escala más pequeña, dentro de cada microcosmos pudo haber cierta heterogeneidad ambiental, considerando que la radiación solar que deja pasar el dosel no es la misma en toda la copa del arbusto, por lo que la posición espacial en donde se colocaron los bloques con semillas en cada *Prosopis* pudo tener alguna influencia. Algo importante es que la diversidad de especies ya establecidas en los microcosmos tuvo un efecto positivo en la germinación y en el establecimiento de las especies de estudio. Esta relación puede implicar que en los parches donde hay mayor diversidad es porque les va mejor a quienes llegan y posiblemente se crea un efecto añadido de protección de estas plantas sobre las plántulas.

En el cardonal encontramos un mayor porcentaje de germinación (20.41 %) comparado con la tetechera (13.75 %) y el matorral (10.52 %); aunque sin diferencias significativas, el mayor porcentaje de plántulas establecidas fue en el matorral (15.21 %), seguido del cardonal (11.07 %) y de la tetechera (9.73 %). Si consideramos solo las diferencias en el porcentaje de germinación podemos decir que el cardonal tiene mayor invasibilidad, pero si consideramos el establecimiento, teniendo en cuenta que la fase de plántula es una de las más críticas para llegar a planta adulta, el matorral sería el más susceptible a invasiones; no obstante como no hubo diferencias entre los parches, los tres parches serían igual de susceptibles a que las especies que lleguen de otras comunidades puedan lograr establecerse debajo de los arbustos de *Prosopis*. En general, la ausencia de correlación significativa entre la lluvia de semillas, el banco de semillas y la vegetación



establecida, así como el bajo porcentaje de establecimiento en los tres tipos de comunidad, sugieren que estos parches presentan una baja invasibilidad.

Finalmente, no encontramos evidencia que respalde nuestra hipótesis de que la influencia de los cambios en la composición y abundancia de especies a nivel de las comunidades locales podría afectar la estructura de la metacomunidad, tendiendo a la homogeneización, ya que la estructura clementsiana se mantuvo a lo largo del tiempo con comunidades locales discretas.

Nuestros resultados tampoco respaldaron la hipótesis sobre la importancia de los mecanismos de estructuración como son la disponibilidad de nutrientes y la distancia entre parches. A partir de la estructura metacomunitaria clementsiana reconocida, esperábamos que las características del suelo tuvieran más influencia que la distancia entre los parches; sin embargo, ambos gradientes explicaron casi la misma proporción de variabilidad. La estructura clementsiana de la metacomunidad del valle de Zapotitlán se mantuvo a pesar de los cambios en la diversidad de especies en las comunidades locales después de 23 años. Esto sugiere que esta estructura es robusta a los cambios locales. Además, parece que existen múltiples mecanismos y procesos que influyen en el ensamblaje y la estructuración de las metacomunidades, ya que los gradientes que consideramos en este trabajo solo explican el 23% (1980) y el 18% (2003) de la variabilidad total. Muchos otros factores bióticos y abióticos deben estar actuando en la dinámica de las comunidades. Debido a esto, se deben considerar múltiples gradientes ambientales, incluidas las variaciones temporales en los factores climáticos y espaciales, así como el monitoreo a largo plazo en los sitios de estudio.

## 5.1. Gradiente de dispersión

### 5.1.1. Dispersabilidad de las especies

El gradiente que encontramos respecto a las características de dispersión de las especies nos indica que hay una variabilidad interespecífica donde cada especie le apuesta por uno o varios síndromes de dispersión, aunque en este trabajo solo les hayamos asignado cuatro tipos. Creemos que el ID a nivel de especie es adecuado porque las diásporas se ordenan en este gradiente de acuerdo con el tipo de dispersión que las caracteriza. Sin embargo, vemos que algunas especies se mezclan en la parte central del primer componente, esto puede ser porque algunos síndromes de dispersión comparten ciertas características y esto les da la opción de más de un síndrome. Así la dispersión por anemocoria o epizoocoria requiere que las diásporas sean pequeñas para poder adherirse a la piel o plumaje de los animales (y que no las perciban) o para ser transportadas por el viento.

Esta ordenación es consistente con lo reportado en la literatura, donde la evaluación de varias especies a nivel regional en diferentes ecosistemas indica un espectro de dispersión, en el cual, las especies dispersadas por viento o por vertebrados tienen mayores distancias de dispersión que las especies que se dispersan por balística o por hormigas (Salisbury 1976, Ellner y Shmida 1981, Van der Pijl 1969, Butler *et al.* 2007, Thorsen *et al.* 2009). Las especies encontradas en el extremo positivo del primer eje del ACP tienen más probabilidades de ser dispersadas por animales (epizoocoria) o por el viento y tienen los mayores ID<sub>E</sub>. Aquí están representados, de las especies que caracterizamos, miembros de la familia Asteraceae, Asparagaceae, Bromeliaceae, Malpighiaceae, Malvaceae y Fabaceae. En la parte intermedia del eje hay una mezcla de especies que se

dispersan por anemocoria, endozoocoria y autocoria, estando representadas especies de las familias Cactaceae, Asparagaceae, Fabaceae, Rhamnaceae, Zygophyllaceae, Cannabaceae y Burseraceae. En el extremo negativo del gradiente la posibilidad de transportarse a otros lugares es por autocoria, teniendo los menores  $ID_E$ . En este extremo tenemos a especies que pertenecen a las familias de Euphorbiaceae, Fabaceae, Celastraceae, Simaroubaceae y Verbenaceae.

El que exista este gradiente de dispersabilidad en la metacomunidad puede indicar la importancia de un espectro de dispersión que aumenta la posibilidad de dispersarse, ya que muchas veces los vectores pueden estar o no disponibles. Sin embargo, se ha reportado que la disponibilidad de vectores pocas veces es limitante y restringe la dispersión a nivel de metacomunidad, al menos para especies que no tienen una relación de coevolución exclusiva con otra especie, debido a que el viento casi siempre está presente y la abundancia de aves, mamíferos u hormigas dependen de la producción de frutos (French y Westoby 1992, Hughes *et al.* 1994, Thorsen *et al.* 2009). Al parecer, en la metacomunidad predominan los frutos carnosos y sus semillas pueden ser dispersadas por endozoocoria o por epizoocoria cuando los mamíferos o las aves frugívoras que consumen la pulpa pueden ingerirlas o si las semillas son muy pequeñas pueden adherirse a su cara. Aunque al sumar a las especies que presentan alguna estructura externa modificada, vemos que 57 % de las diásporas, en este estudio, le apuestan a dispersarse por anemocoria o epizoocoria. Sumando las diásporas zoócoras (endozoocoria y epizoocoria) hay 49.21 %. Esto nos permite inferir que los animales también son importantes en este tipo de ecosistemas comparado con los otros síndromes de dispersión para el área de estudio, pero al compararlo con otros

ecosistemas, la proporción que encontramos es baja, ya que, en bosques templados y tropicales húmedos la proporción de frutos por endozoocoria varía entre 70 y 94 % (Fleming *et al.* 1987, Willson *et al.* 1989, Jordano 2014, Onstein *et al.* 2019), esto es porque la proporción de semillas endozoócoras está relacionada positivamente con la precipitación (Gentry 1982). La mayoría de las semillas pueden ser dispersadas por varias especies de animales con una amplia variedad de preferencias, como lo mencionan de manera general para las angiospermas Lambert y Garber (1998). Todo este espectro de dispersión de alguna manera está siendo favorecido por la diversidad de dispersores, aunque también influyen las características de la planta madre, las interacciones bióticas y las condiciones ambientales (Valenta y Nevo 2020).

#### *5.1.2. Dispersabilidad de las comunidades*

El gradiente de dispersabilidad de las comunidades a partir del ID de las especies que las componen muestra un patrón similar en los dos tiempos de muestreo (1980 y 2003), donde el matorral presenta la mayor dispersabilidad promedio, seguido de la tetechera y del cardonal, siendo este último el de menor dispersabilidad. En los análisis de discriminantes, encontramos que las especies que determinan la dispersabilidad de cada comunidad son las especies que caracterizan a cada tipo de vegetación por lo que dentro de cada comunidad hay un gradiente de dispersabilidad. Esta suma de dispersabilidad de los componentes en cada comunidad podría sugerirnos que las especies en cada comunidad local tienen diferentes rasgos y potencial de dispersión por lo que la colonización de las comunidades locales también es diferente y que los cambios reportados (Zavala-

Hurtado 1982, Sandoval-Palacios 2010, Jiménez *et al.* 2020) en la composición y abundancia de algunos parches de matorral, cardonal y tetechera se deba a la conexión de estos parches a través de la dispersión, la tetechera fue el tipo de vegetación que más recambio de especies tuvo desde el matorral, al presentar este último especies con mayor dispersabilidad. Al haber en el matorral especies con mayor dispersabilidad, podemos pensar que este tipo de vegetación no tiene limitación en la dispersión y por lo tanto logra mantener a sus componentes y colonizar nuevos parches, en este caso de la tetechera, con la cual al parecer hay una posible homogeneización ya que tanto en la ordenación del ACP como del ADM el matorral y la tetechera son las comunidades que más cercanas se encuentran, mientras que en el cardonal, al parecer con poca dispersabilidad a nivel de comunidad, las especies se restringen a su hábitat, por lo que no están llegando especies de los otros parches ni están dispersándose especies a los otros parches. Así, al aumentar la dispersión aumenta la probabilidad de encontrar espacios vacíos con los factores bióticos y abióticos adecuados. De acuerdo con Mouquet y Loreau (2003) esto da como resultado que a mayor dispersión entre los parches aumenta la diversidad a nivel local, pero a nivel de metacomunidades se homogeneizan los parches y la diversidad disminuye.

### *5.1.3. Distribución de los síndromes de dispersión en la metacomunidad*

El gradiente de dispersión de las especies de los tres tipos de vegetación muestra que, aunque cada comunidad tiene un espectro específico, estas diferencias no son tan pronunciadas porque se observa un patrón en el que predomina la dispersión por endozoocoria. De acuerdo con Poschold y colaboradores (2013) el tipo de

dispersión que predomina en un tiempo y espacio determinado va a depender de la disponibilidad de los vectores. El predominio de las especies endozoócoras también se ha reportado en otras zonas secas (Jara-Guerrero *et al.* 2011), contrario a esto, en un bosque seco en Michoacán el síndrome predominante fue la autocoria seguido de la endozoocoria y la anemocoria fue el más bajo (Cortés-Flores *et al.* 2019).

Generalmente, se relaciona el tamaño de la planta con el tipo de dispersión y a los arbustos y hierbas se les atribuye una dispersión por epizoocoria ya que las semillas tienen contacto con los animales que pasan cerca de ellas, pero contrario a esto, en el matorral que se caracteriza por tener árboles y arbustos bajos, así como pequeños cactus, fue uno de los tipos de vegetación donde mayor proporción de especies endozoócoras encontramos. Aunque hay que considerar que en este trabajo a cada especie le asignamos un síndrome de dispersión y que posiblemente, si incluyéramos todos los mecanismos que puede presentar cada especie, las proporciones cambiarían.

Las características que seleccionamos para generar el índice de dispersabilidad de las especies nos permitieron inferir el síndrome de dispersión o las estrategias de dispersión a nivel de comunidad. Esto es particularmente importante para la germinación y el establecimiento porque en ambientes semiáridos la disponibilidad de sitios favorables es baja (Pueyo *et al.* 2008). Algunos de estos sitios para las plántulas de muchas especies en ecosistemas semiáridos se encuentran debajo de arbustos y árboles que actúan como especies nodrizas (Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Holland y Molina-Freaner 2013). Según Silvertown y Wilson (1994), las semillas pueden llegar a estos

sitios cuando son dispersadas por animales, viento o flujo de agua, y luego quedar atrapadas debajo de los arbustos. Al tener en los tres tipos de comunidades mayor proporción de especies que pueden ser dispersadas por zoocoria (endozoocoria y epizoocoria), podemos pensar que la dispersión en la metacomunidad es dirigida y aumenta la posibilidad de llegar a un sitio seguro debido a que los animales perchan, descansan o se mueven de un lugar a otro a través de la sombra de los arbustos donde van soltando, defecando o regurgitando las semillas (Martínez-López *et al.* 2019, Willson y Traveset 2000). Aunque hace falta hacer estudios más específicos de las distancias que pueden estarse desplazando las semillas con diferentes vectores.

Por otro lado, se ha sugerido, considerando los componentes estocásticos del proceso de dispersión, que los diferentes tipos de dispersión indican la posible distancia que una diáspora podría recorrer (corta o larga distancia) (Marco *et al.* 2011), pero no asegura que caigan o lleguen a sitios seguros en los cuales logren permanecer en el banco de semillas o establecerse (Hughes *et al.* 1994). Si bien, la dispersabilidad de las especies se define principalmente por los rasgos del ciclo de vida que pueden determinar el éxito de colonización, una vez que la semilla alcanza un nuevo hábitat, entran en juego otros procesos estocásticos y deterministas que influyen en el fracaso o el éxito de una especie para establecerse y permanecer en el nuevo hábitat.

## 5.2. Dinámica de la lluvia de semillas y del banco de semillas en la metacomunidad

### 5.2.1. Caracterización de la lluvia y del banco de semillas

Hubo un número considerable de semillas disponibles en el suelo de la metacomunidad semidesértica del valle de Zapotitlán. El banco de semillas constó de 71 especies con una densidad total promedio de 1,346.2 semillas/m<sup>2</sup>, que está dentro del rango reportado en otros estudios de áreas áridas y semiáridas como algunos desiertos de Norte América (400 – 33000 semillas/m<sup>2</sup>), desiertos de Sur América (1,150 – 42,000 semillas/m<sup>2</sup>) y del Mediterráneo (> 1000 semillas/m<sup>2</sup>) (Price y Reichman 1987, López 2003, Moreno-de las Heras *et al.* 2016).

Las cinco especies más abundantes en el banco de semillas son en gran parte algunas de las especies que presentan una mayor frecuencia a la esperada en algunos meses y que caen a una menor frecuencia a la esperada en otros meses, por lo tanto, son las que tienen un mayor efecto en la dinámica encontrada tanto en la lluvia de semillas como en el banco de semillas. *Myrtillocactus geometrizans* estuvo presente en el banco del matorral y en la tetechera durante todo el año. Lo mismo pasa con las otras cuatro especies, *Flaveria ramosissima* y *Sanvitalia fruticosa* ocurren en todas las recolecciones en el banco del matorral. En el cardonal, *Selaginella lepidophylla* está presente en gran abundancia en todos los meses, mientras que *Sanvitalia fruticosa* y *Asteraceae* sp. 1 aunque están presentes fluctúa su abundancia en el tiempo. Esto sugiere que se forman bancos de semillas persistentes al menos para *Flaveria ramosissima*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Selaginella lepidophylla*. Puede ser que en algunas épocas y años lleguen más semillas que en otras y se van acumulando en el banco lentamente en



el tiempo. *Lippia origanoides* es abundante en la lluvia de semillas que llega a la tetechera, pero no logra mantenerse en el banco de semillas. Mientras que *Flaveria ramosissima* está presente en menor cantidad en la lluvia de semillas y es muy abundante en el banco, esto puede deberse a que es una especie anual. Estas diferencias, en estos ejemplos y en el total de las semillas presentes tanto en el banco como en la lluvia de semillas, nos sugieren que hay diferencias en las estrategias para dispersarse y para formar o no parte del banco de semillas.

A nivel de metacomunidad en cada tiempo fue aumentando la abundancia total de las especies, en el  $t_1= 604$ ,  $t_2= 780$ ,  $t_3= 988$  y  $t_4= 1434$  (mayo 2011, septiembre 2011, enero 2012 y mayo 2012, respectivamente). La abundancia inicial puede ser parte de los remanentes del año anterior y podría ser el banco de semillas “base” o “real”, los aumentos posteriores serían por la lluvia de semillas que están llegando e ingresan al banco. Así, iniciamos con un banco de semillas que se incrementó en un año a más del doble.

Las trayectorias temporales de composición y abundancia de la lluvia de semillas y el banco de semillas en estas comunidades mostraron diferentes patrones de cambio en el espacio de ordenación. Es interesante que, a pesar de las diferencias en la riqueza y abundancia de especies tanto en la lluvia de semillas como en el banco, algunos meses en ciertas comunidades (mismo tipo o diferente tipo de vegetación) presentan la misma composición de especies, mientras que en otros meses son totalmente diferentes, esto nos estaría indicando que la lluvia y el banco en estas comunidades muestran diferentes ensambles temporales. No obstante, es necesario un seguimiento a largo tiempo, tanto de la lluvia como del banco de semillas para ver si hay algún patrón respecto a la entrada y salida de

las especies a una escala temporal más amplia, además, debemos de considerar el banco de especies regional para saber quiénes son las que se mantienen presentes de manera constante, quiénes fluctúan en el tiempo y quienes son las especies que no forman bancos. Esta variación concuerda con la heterogeneidad espacial de los bancos de semillas donde, generalmente, las abundancias de las semillas varían considerablemente entre distancias pequeñas y pueden encontrarse áreas desde muy densas hasta casi libres de semillas con patrones de distribución espacial agregado o al azar, pero sin ninguna tendencia, de acuerdo con lo encontrado por Bigwood y Inouye (1988), Chauvel *et al.* (1989), Benoit *et al.* (1989) y Dessaint *et al.* (1991).

#### *5.2.2. Análisis de la dinámica temporal y espacial del banco y la lluvia de semillas*

De manera general, considerando a todas las especies, la composición y abundancia tanto del banco como de la lluvia de semillas cambia en el tiempo sin seguir algún patrón definido, lo que indica que no es predecible la presencia-ausencia de las especies en un tiempo determinado y las abundancias fluctúan. Esto concuerda con otro estudio realizado en ecosistemas desérticos donde encontraron que los bancos de semillas son muy variables en el espacio y en el tiempo (Guo 1998). Así, el banco y la lluvia de semillas no mostraron estabilidad temporal constante en ninguna de las seis comunidades locales. Estos cambios pueden verse como un indicador de que las estructuras estarían dadas en mayor medida por procesos estocásticos de acuerdo con lo sugerido por Grossman *et al.* (1982) y Southwood (1996). Esto también concuerda con lo que han encontrado otros autores, respecto a que la lluvia de semillas tiene un fuerte componente

estocástico, sobre todo cuando las diásporas son dispersadas por el viento o por la escorrentía de agua. Sin embargo, en el banco de semillas, además de los procesos estocásticos que influyen en su ensamble, otros factores determinísticos como la depredación y la humedad del suelo influyen en la germinación, y pueden ser factores relevantes en la dinámica espacial y temporal del sistema.

Las semillas en el banco podrían salir por germinación, depredación o senescencia, mientras que nuevos individuos de diferentes especies irían llegando en la lluvia de semillas. De esta manera, ligeras variaciones en la colonización de propágulos y eventos de mortalidad podrían conducir a diferentes ensamblajes temporales. Las distintas trayectorias observadas en cada parche estarían determinadas por la heterogeneidad entre parches y de microhábitats dentro de cada parche; por ejemplo, diferencias en las características del suelo (humedad, pendiente, patógenos generalistas, cobertura del dosel y radiación solar). Royo y Ristau (2013) encontraron que las diferencias en la humedad del suelo explican cierta variabilidad en la composición del banco de semillas, porque tales variaciones en la humedad modifican la probabilidad de extinción, disminuyendo su longevidad en los extremos de un continuo de humedad. Para poder determinar qué variables ambientales y características de suelo podrían tener un efecto en la persistencia de las semillas en el banco es necesario que evaluar estas variables en los diferentes parches de la metacomunidad de estudio.

### *5.2.3. Factores que determinan la dinámica temporal del banco y lluvia de semillas*

El banco de semillas es un reservorio de especies que lograron llegar a un determinado parche, enfrentando filtros de selección ambiental relacionados con la

capacidad de los individuos para tolerar las condiciones locales y eventualmente germinar y establecerse. Con el análisis de disimilitud encontramos que el ensamble tanto de la lluvia como del banco de semillas tiene un componente fuertemente estocástico, esto parece ser mayor en la época de lluvias (donde los parches no fueron significativamente similares o disimilares), mientras que en la época de secas (donde los parches fueron significativamente similares) posiblemente están actuando factores determinísticos. Lo cual puede ser explicado por los patrones temporales de factores bióticos y abióticos, por ejemplo, para que las semillas puedan pertenecer al banco de semillas tienen que pasar filtros como el tolerar las condiciones ambientales (sequía) y escapar de los depredadores para que cuando las condiciones sean adecuadas germinen y se establezcan, así solo un grupo de especies (resistentes, con latencia) estarán presentes en esta época. Mientras que, en la época de lluvia hay suficiente humedad para que a una gran diversidad de especies les vaya bien y en esta época varias semillas salen del banco por germinación.

Con respecto a la lluvia de semillas, al parecer hay una sincronía entre la maduración de los frutos y las condiciones favorables para su dispersión debido a las diferencias ambientales entre la época de secas y la época de lluvias. Así, las especies que se dispersan por viento liberaran sus semillas durante la época de secas y las que son dispersadas por animales maduraran sus semillas durante la época de lluvias. Lo mismo fue encontrado en la lluvia de semillas de un bosque seco tropical en Ecuador por Jara-Guerrero y colaboradores (2020), la dispersión de semillas se escalonó a lo largo del año, con predominio de especies anemócoras en la estación seca y especies zoócoras en la estación húmeda. Estos mismos

autores mencionan que la época de secas es mala para germinar, pero buena para dispersarse por viento ya que el dosel está más abierto por los arbustos y árboles caducifolios, lo que permite la entrada de especies anemócoras al banco de semillas. Si la mejor época para germinar es la de lluvias, las especies que fructifican en esta temporada no formarían parte del banco de semillas porque germinarían y las especies que se dispersan en la época de secas serían las que predominan en el banco. Al parecer, esto coincide con lo que encontramos en las proporciones de tipo de dispersión en la lluvia de semillas, donde en la época de lluvias son mayores los porcentajes de las especies que dispersan por zoocoria (mirmecocoria, endozoocoria y epizoocoria) y autocoria que la proporción de especies que se dispersa por anemocoria, en cambio, para la época de secas aumenta la proporción de semillas por anemocoria y disminuyen las semillas autócoras.

La mayor diversidad en la lluvia de semillas se registró en el matorral y la tetechera, mientras que el cardonal fue la comunidad menos diversa, aunque esto no es significativo. Por el contrario, tetechera albergaba significativamente el banco de semillas más diverso y al tener la mayor diversidad de especies, podemos decir que hay especies en el banco de la tetechera esperando la oportunidad para establecerse. La alta heterogeneidad en la estructura de comunidades en los ecosistemas áridos parece estar determinada por complejas dinámicas temporales y espaciales del banco y lluvia de semillas relacionados con las características de dispersión y patrones fenológicos de cada especie, además de las diferencias en las condiciones del hábitat que enfrentan las plantas en su establecimiento.

#### 5.2.4. Correspondencia entre la vegetación, el banco y la lluvia de semillas

No encontramos una correspondencia entre la lluvia de semillas y el banco de semillas con la vegetación en pie. Esto puede deberse a la llegada de semillas de otros parches, a los procesos bióticos o abióticos que actúan en la dispersión y en la formación de los bancos. Nuestros resultados coinciden con muchos otros trabajos en los que no se ha encontrado una relación directa entre estos estratos (Eriksson y Eriksson 1997, Moles y Westoby 2004, Forget *et al.* 2005, Saatkamp *et al.* 2013). Como ya hemos mencionado, hay varios factores que influyen en cada fase del proceso: llegada de las semillas, incorporación al banco y que la ocurrencia y abundancia de especies del banco se traduzca a plantas establecidas en la metacomunidad. Moles y Westoby (2004) mencionan que las semillas más pequeñas tienen una alta mortalidad durante la fase de establecimiento de las plántulas. Lavorel y Lebreton (1992) y Forget y colaboradores (2005) encuentran que la depredación, tanto de semillas como de plántulas, es un importante factor que impide el establecimiento.

La baja similitud encontrada entre el banco y la vegetación parece sugerir que los parches de la metacomunidad en el valle de Zapotitlán presentan una baja invasibilidad, ya que las especies que están llegando de otras comunidades adyacentes y formando parte del banco no se están estableciendo, considerando los seis parches de los tres tipos de comunidades (matorral, tetechera y cardonal) de este estudio. Kalamees y Zobel (2002) mencionan que los bancos de semillas presentan su mayor aporte a las comunidades vegetales cuando éstas han sufrido alguna perturbación ya sea de manera natural (apertura de un claro por la caída de un árbol o incendios) o antropogénica, ya que a partir del banco de semillas las

pueden reestablecerse. Así, un banco de semillas puede amortiguar la disminución de la vegetación en años desfavorables y una especie de baja densidad puede aumentar en el sistema (Chesson 1994). Esta variabilidad temporal interespecífica que conduce a la incorporación al banco de semillas o a la germinación, contribuye a la definición de cierta invasibilidad en las comunidades, permitiendo la coexistencia de las especies (Pake y Venable 1996).

Se puede suponer que la dispersión a corta distancia genera mayor similitud entre el banco de semillas y la composición de la vegetación (Dessaint *et al.* 1997, Bossuyt y Hermy 2004), sin embargo, las semillas no son estáticas, una vez en el suelo pueden ser removidas por depredadores, hormigas, por escorrentía, por el viento o por lombrices, además de no permanecer en el banco por germinación o muerte (Mandak *et al.* 2012). Esto puede ocasionar que el patrón de similitud disminuya y tanto la dispersión como la permanencia en el banco de las semillas pase de un patrón inicial de distribución espacial agrupado, cerca de la planta madre, a un patrón al azar, como lo describen Plue y colaboradores (2010) para un bosque en el noreste de Francia. Así, esto puede ser una explicación al porque la vegetación establecida es disímil al banco y a la lluvia de semillas.

De las tres especies más abundantes en la vegetación establecida del cardonal, dos son las más abundantes en la lluvia de semillas (*Selaginella lepidophylla* y *Viguiera dentata*) y una en el banco de semillas (*Sanvitalia fruticosa*). Posiblemente *S. fruticosa* está menos representada en la lluvia porque las plantas adultas frecuentemente tienen menos altura que las trampas que colocamos, aunque en el matorral durante diciembre encontramos hasta 25 semillas en las trampas. En la tetechera, ninguna de las especies más abundantes en la vegetación

en pie, fue abundante en la lluvia y en el banco (como *Mammillaria carnea* y *Hechtia tehuacana*) o estuvieron ausentes (como *Cephalocereus tetetzo*, *Agave karwinskii*, y *Mammillaria haageana*). Por último, en el matorral las especies más abundantes estuvieron en poca abundancia en la lluvia de semillas (como *Mammillaria carnea* y *Sanvitalia fruticosa*), casi ausentes (como *Lemaireocereus hollianus*) o ausentes (como *Mammillaria haageana*). En el banco solo *Sanvitalia fruticosa* fue abundante y *Mammillaria carnea* pobremente representada, mientras que *Lemaireocereus hollianus* y *Mammillaria haageana* estuvieron ausentes. *Flaveria ramosissima* y *Asteraceae* sp. 1, presentes en el banco y en la lluvia, no se encuentran en la vegetación, esto puede deberse a que *Flaveria ramosissima* es una planta anual y cuando hicimos el muestreo de la vegetación (mayo 2011), no se encontraba presente.

### **5.3. Permanencia y viabilidad de las diásporas en el banco de semillas**

*Echinocactus platyacanthus* presentó diferencias significativas en el porcentaje y velocidad de germinación con respecto al tiempo, ya que las semillas solo germinaron a 1 día, a los 12 y 15 meses de enterradas; una posible entrada en latencia de esta especie nos podría indicar que las semillas no germinadas son semillas viables en el banco de semillas del suelo (Aragón-Gastélum *et al.* 2018). Por otro lado, esta especie fue la única en la que se detectó remoción por depredadores. Si bien, para ecosistemas áridos y semiáridos se han reportado como granívoros roedores, hormigas, lagartijas, hormigas y aves (Brown y Munger 1985, Thompson *et al.* 1993, Guo *et al.* 1995, Anderson y MacMahon 2001, González-Medrano 2012, Warzecha y Paker 2014), pensamos que es más probable



que hayan sido roedores porque para los otros grupos de animales posiblemente es difícil escarbar 10 centímetros para llegar a las semillas y se ha reportado que las hormigas no excavan para llegar a las semillas enterradas (Davidson *et al.* 1984). Además, parece que hay selección de semillas por parte de los granívoros porque a pesar de que junto a las semillas de *E. platyacanthus* había semillas de las otras especies, solo fueron depredadas las semillas de esta especie, el número de semillas en las bolsitas de las otras especies estaban intactas, germinadas o podridas.

Las semillas más grandes de las seis especies que estudiamos son las de *Mariosousa acatlensis*, las cuales germinaron muy rápido, aun sin luz y con poca humedad, ya que, aunque las semillas se enterraron a 10 cm de profundidad durante la época de secas, estas semillas germinaron en el laboratorio casi al 100 % durante los siguientes cinco días después de que se desenterraron y en campo posiblemente sucedió algo similar, porque a los seis meses de desentierro solo encontramos las cubiertas vacías de las semillas. Por lo tanto, esta especie no logra permanecer en el banco de semillas. Esperábamos encontrar un mayor porcentaje de germinación para *Heterotheca inuloides* debido a que es una de las especies con alta capacidad de dispersión por anemocoria y epizoocoria, pero fue baja en todos los tiempos. Suponemos que las semillas de esta especie podrían tener diferentes requisitos de temperatura o luz para germinar (Philippi 1993, Ooi *et al.* 2012) o quizá requerirían de escarificación para aumentar el porcentaje de germinación (Gealy *et al.* 1985). Las semillas de esta especie logran permanecer en el banco porque germinaron en todos los tiempos y el porcentaje de germinación fue aumentando.

Las semillas de *Beaucarnea gracilis* lograron estar viables hasta los 12 meses de enterradas. La mayoría germinó antes de los seis meses de estar enterradas, otras se pudrieron y las sobrevivientes germinaron en condiciones de laboratorio desde 1 día hasta los 12 meses. Después de este tiempo, las semillas que quedaron (1 semilla en el M1, 1 semilla en el M2 y 6 semillas en el C1) no germinaron después de desenterradas. Así que, *Beaucarnea gracilis* solo logra permanecer en el banco de semillas durante un año y en poca abundancia porque germina muy rápido. *Mammillaria carnea* mantuvo constante su viabilidad en el tiempo, los porcentajes de germinación fueron altos desde 1 día hasta los 24 meses de estar enterradas las semillas. Por último, *Hechtia tehuacana* logra permanecer viable por al menos dos años con una germinación promedio arriba del 50% en todos los tiempos. Por lo tanto, *H. tehuacana* puede ser parte del banco de semillas en la metacomunidad de estudio. Cabe aclarar que en uno de los sitios de matorral (M1) hubo acumulación de suelo y la profundidad de enterramiento aumentó a 20 cm (el doble de la profundidad inicial) a los dos años de estar enterradas, sin embargo, no disminuyó significativamente la viabilidad de las semillas que quedaron enterradas para ese tiempo.

Debido a que *Mammillaria carnea*, *Echinocactus platyacanthus*, *Hechtia tehuacana* y *Heterotheca inuloides* logran permanecer en el banco, posiblemente porque se inhibe su germinación por la falta de luz (Benítez-Rodríguez *et al.* 2004, Valencia-Díaz y Montaña 2003) pueden germinar y formar parte de la vegetación establecida, aunque necesitan emerger ya que solo germinarían si las semillas están cerca de la superficie del suelo. Estos resultados coinciden con algunos estudios para zonas áridas, donde han encontrado que la germinación de varias

especies tanto perennes como anuales está influenciada por la luz (Valencia-Díaz y Montaña 2003, Benítez-Rodríguez *et al.* 2004, Flores *et al.* 2006, Flores *et al.* 2011). En dos trabajos específicos sobre la germinación de *Mammillaria carnea* y *Echinocactus platyacanthus* en laboratorio, Rojas Aréchiga *et al.* (1997) y Benítez-Rodríguez *et al.* (2004) encontraron que sus semillas son fotoblásticas positivas porque no germinan en condiciones de oscuridad, lo cual coincide con lo que nosotros encontramos en condiciones naturales para estas especies. *Echinocactus platyacanthus* mostró un mayor porcentaje y velocidad de germinación a un día de enterradas; en los siguientes tiempos presentó ciclos de latencia temporales, coincidiendo con lo encontrado por Aragón-Gastélum *et al.* (2018) en el Desierto Chihuahuense. Sin embargo, nuestros resultados de germinación no coinciden con los de estos autores debido a que nosotros tenemos a los 12 y 15 meses de enterradas (enero y abril) una germinación baja y para los 6 y 24 meses (julio y enero) una germinación nula. Ellos encuentran una alta germinación en primavera, baja en verano y alta en invierno.

Lo anterior nos indica que, si bien la disponibilidad de agua es un factor importante para la germinación en zonas desérticas, otros factores como la luz, temperatura y salinidad también son determinantes para que las semillas logren germinar o permanecer en el banco (Chawan 1971, Benítez-Rodríguez *et al.* 2004, Ooi *et al.* 2012, Aragón-Gastélum *et al.* 2018). Posiblemente cada especie presenta variabilidad en sus requisitos ya que, *Beaucarnea gracilis* y *Mariosousa acatlensis* parecen ser indiferentes tanto a la luz como a la humedad (enterradas inicialmente en época de secas) porque germinaron muy rápido en condiciones naturales. Esto tal vez podría implicar una desventaja con respecto a la distribución del riesgo

a lo largo del tiempo (Aragón-Gastélum *et al.* 2018). Froud-Williams y colaboradores (1984) encontraron en campos arables en Inglaterra que las semillas grandes tienen más probabilidades de germinar durante el entierro que las pequeñas. Así, *M. carnea*, *Heterotheca inuloides* y *Hechtia tehuacana* que son pequeñas, se mantienen viables por dos años, pero con distintos porcentajes y velocidades de germinación. *Echinocactus platyacanthus* se mantiene al menos por un año y medio, aunque no se pudieron hacer las pruebas de viabilidad de las semillas no germinadas a los dos años. *Beaucarnea gracilis* se mantiene en el banco de semillas por un año y *Mariosousa acatlensis* no permanece en el banco de semillas.

Al parecer, la mayoría de las semillas en las zonas desérticas y semidesérticas se encuentran en los primeros 2 centímetros de profundidad en el suelo (Kigel 1995, citado en Benítez-Rodríguez *et al.* 2004) lo que les permitiría emerger y germinar, nosotros enterramos a estas especies a 10 cm de profundidad, por lo cual no tuvieron la oportunidad de salir del banco por germinación, a excepción de *M. acatlensis* y *B. gracilis*. Los bancos de semillas son dinámicos en su composición y distribución espacial debido a que el movimiento del suelo por organismos vertebrados e invertebrados o por la formación de grietas, erosión del suelo por el viento o la lluvia, conducen a la redistribución de semillas (Willems y Huijsmans 1994, Westerman *et al.* 2006), por lo que las semillas que pertenecen al banco pueden cambiar la profundidad de entierro y, en las semillas pequeñas, la luz les indicaría la profundidad a la que están para poder germinar (Gutterman 2002).

Con los resultados que obtuvimos, podemos decir que las semillas de cuatro de las seis especies que enterramos respondieron a inhibir su germinación por la luz y no respondieron a germinar por la humedad ya que permanecieron en el banco

por dos años con dos temporadas de lluvias. Por otro lado, la poca profundidad tal vez sea una desventaja para formar banco de semillas porque al estar poco enterradas o en la superficie son más propensas a ser depredadas o germinar aun cuando las condiciones para sobrevivir no sean las adecuadas. En las muestras del banco de semillas encontramos en los primeros 5 cm de profundidad a *Echinocactus platyacanthus* y a *Mammillaria carnea* en todos los parches (matorral, cardonal y tetechera). Las semillas de *Hechtia tehuacana* solo las encontramos en la lluvia de semillas del cardonal, por lo tanto, aunque puede permanecer viable por el tiempo que duró este experimento, posiblemente solo quedan enterradas superficialmente y germinan pronto con luz o son depredadas, lo mismo puede estar pasando con *Heterotheca inuloides* porque estuvo ausente en el banco de semillas.

Considerando el peso de las semillas, vemos que las semillas más chicas (*Mammillaria carnea*, *Heterotheca inuloides* y *Hechtia tehuacana*) fueron las que permanecieron en el banco más tiempo, comparadas con las semillas grandes de *Mariosousa acatlensis* y *Beaucarnea gracilis*. Resultados similares a los nuestros fueron encontrados en el desierto de Sonora con 16 plantas anuales donde existe una relación negativa entre el tamaño de las semillas y su persistencia en el banco (Pake y Venable 1996). Lo mismo encuentra Thompson *et al.* 1993 para diásporas de 97 especies de diferentes familias de la flora británica, mientras que Leishman y Westoby (1998) encuentran para 101 especies de la flora australiana que no hay una relación entre el tamaño y la forma de las semillas con la persistencia en el banco de semillas. Así, la relación tamaño-persistencia actualmente es sujeto de debate (Leishman *et al.* 2000, Cerabolini y Caccianiga 2003, Poschold *et al.* 2013)

y posiblemente depende de las especies de estudio y sus historias de vida, así como del tipo de ambiente.

La persistencia de las semillas en el banco de la metacomunidad del valle de Zapotitlán no depende de su tipo de dispersión, ni depende únicamente del tamaño de las semillas, sino como ya vimos, también depende de las condiciones específicas de germinación (luz), depredación y latencia. Por lo tanto, si las semillas de estas seis especies logran llegar a cualquiera de los parches de cardonal, matorral o tetechera, podrán permanecer en el banco de semillas o germinar o ser depredadas independientemente del tipo de parche (matorral, cardonal o tetechera) al que lleguen. Aunque se ha encontrado que hay un efecto temporal (secas y lluvias) del tipo de dispersión en la composición tanto de la lluvia como del banco de semillas relacionada con la fenología, la persistencia de las semillas en el banco puede no estar siendo influenciada por la temporalidad en que se incorporan a él.

#### **5.4. Invasibilidad de las comunidades vegetales**

##### *5.4.1 Caracterización de los microcosmos*

En ambientes heterogéneos como son las zonas semidesérticas que presentan una estructura espacial en parches a nivel de comunidad local (Wainwright *et al.* 2002, Peters *et al.* 2006, Mueller *et al.* 2008), al parecer, en las áreas debajo de la cobertura de los arbustos de *Prosopis laevigata* (microcosmos en este trabajo) esa heterogeneidad es amortiguada (Shreve 1931, Ellner y Shmida 1981, Valiente *et al.* 1991, Pugnaire *et al.* 1996, McAuliffe 1998, Flores *et al.* 2004). Así, nosotros encontramos que las condiciones ambientales de temperatura y radiación son similares debajo de estos arbustos, independientemente del tipo de vegetación en

el que se encuentren (matorral, tetechera y cardonal). Lo mismo sucedió con las características del suelo donde solo encontramos variación significativa en la concentración de Mg (meq/100gr) entre el cardonal y el matorral. A partir de esto, posiblemente la similitud en la riqueza y diversidad de especies ya establecidas en los microcosmos de los tres parches de deba a que las condiciones ambientales y nutrientes en el suelo son similares.

#### *5.4.2. Establecimiento de especies en microcosmos e invasibilidad de las comunidades*

El tiempo de inicio de emergencia de plántulas para *Mariosousa acatlensis* concuerda con lo encontrado por Flores y colaboradores (2004) con las semillas de dos arbustos (*Prosopis laevigata* y *Parkinsonia praecox*), en la misma zona de estudio y de la misma familia que *M. acatlensis* (Fabaceae). Estos autores colocaron semillas en áreas abiertas y debajo de arbustos y, las semillas de estas dos especies comenzaron a germinar a los dos días. Para las semillas de *Beaucarnea gracilis* nuestros datos no concuerdan con los de ellos, ya que reportan que las plántulas emergieron lentamente a partir de los 58 días de que las habían colocado y nosotros obtuvimos un inicio de emergencia a los 28 días de que las colocamos, tal vez debido al suministro de agua durante el primer mes, pero coincidimos en que fueron las semillas que más tardaron en empezar a germinar y las que mayor promedio de germinación y establecimiento presentaron, aunque ellos colocaron en sus experimentos especies distintas a las nuestras, solo coincidimos con *B. gracilis*. Posiblemente las diferencias en el inicio de la germinación sugieren diferentes estrategias para cada especie que ocurre cuando las plántulas tienen más

probabilidades de sobrevivir (Günster 1994, Gutterman 1994, 2000, Flores *et al.* 2004). El tamaño de las semillas y el tipo de dispersión que presentan no tuvieron un efecto en la germinación y establecimiento, ya que tanto semillas grandes (*e.g.*, *Beaucarnea gracilis*) como pequeñas (*e.g.*, *Mammillaria carnea*) lograron germinar y las plántulas lograron establecerse. Sin embargo, el tamaño de las semillas puede ser uno de los factores importantes en la dispersión y ésta a su vez, un factor importante en colonizar nuevos sitios donde las semillas puedan germinar y crecer.

#### *5.4.3. Factores determinantes en la germinación y establecimiento de las semillas en los microcosmos*

La proporción final de plántulas emergidas y de plántulas establecidas se vieron significativamente afectadas por la exclusión de los depredadores (granívoros y herbívoros), esto sugiere que, además de servir como protección contra los depredadores de semillas y plántulas, tal vez generaron un microambiente “extra” que amortiguó las condiciones ambientales (mayor sombra y humedad generada por la malla de alambre) adicionalmente al que genera el *Prosopis*. Algo interesante es que las únicas especies que sufrieron daño por los herbívoros fueron las dos especies que crecieron más rápido (*Mariosousa acatlensis* y *Beaucarnea gracilis*), mientras que *Heterotheca inuloides*, *Mammillaria carnea*, *Echinocactus platyacanthus* y *Hechtia tehuacana*, que son las especies con plántulas pequeñas y de crecimiento lento, no fueron removidas. Coley (1996) y Dalling y Hubbell (2002) encontraron, en un bosque tropical, en la isla de Barro Colorado en Panamá, que especies de rápido crecimiento sufren mayores tasas de daño por herbívoros que



las especies de crecimiento más lento, ellos mencionan que esto puede deberse a que estas plantas proporcionan cantidades suficientes de tejido apical blando.

Para las zonas áridas y semiáridas se ha reportado que los roedores, lagomorfos y hormigas se alimentan de muchas plantas del desierto, limitando su establecimiento (Niering *et al.* 1963, McAuliffe 1986, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Wetterer *et al.* 2001, McAuliffe y Hamerlynck 2010), incluyendo a cactus juveniles porque aún no están protegidos con espinas o con oxalacetatos (Niering *et al.* 1963, Hayes *et al.* 2013). Sin embargo, en nuestro experimento, los cactus no sufrieron ningún daño, posiblemente porque aún eran plántulas muy pequeñas y pasaron desapercibidas para los herbívoros. Más específicamente para el valle de Zapotitlán, Flores y colaboradores (2004) mencionan que las plántulas de las seis especies que colocaron a germinar, *Parkinsonia praecox*, *Prosopis laevigata*, *B. gracilis*, *Cephalocereus tetetzo*, *Lemaireocereus hollianus* y *Yucca periculosa*, fueron depredadas por larvas de escarabajos del género *Epicauta* que se alimentan de las hojas. Mientras que Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) observaron a hormigas arrancando pequeñas plántulas. Nosotros no logramos ver a algún depredador consumiendo plántulas, solo vimos el efecto en tallos y hojas cortadas.

Por otro lado, a pesar de que el cardonal es el tipo de vegetación donde las plantas sufrieron mayor daño por herbivoría, también fue el parche con mayor diversidad de especies, aunque no fue significativamente diferente a los otros dos parches, esto puede indicar que a mayor sobrevivencia de plántulas hay mayor recurso para los herbívoros y se observa en *Mariosousa acatlensis* que sufrió mayor daño por herbivoría en los microcosmos del cardonal, que fue donde presentó mayor tasa de crecimiento. Esto puede deberse a que las interacciones bióticas,

tanto positivas (facilitación) como negativas (competencia y depredación) (Fowler 1986, Mahall y Callaway 1992) influyen la sobrevivencia de las plántulas en comunidades áridas y semiáridas, una interacción positiva es determinada por la presencia de especies nodrizas que les proporcionan un ambiente favorable y permiten el crecimiento de las plántulas, mientras que la herbivoría disminuye ese crecimiento al dañar las hojas o tallos (Belsky 1986, Louda *et al.* 1990).

En cuanto a las semillas, su remoción también se centró en *Mariosousa acatlensis* y *Beaucarnea gracilis* que tiene las semillas más grandes de las seis especies que añadimos a los microcosmos. Aunque esperábamos que la remoción de semillas fuera independiente del tamaño porque se ha reportado en Tucson, Arizona, que hay repartición de semillas entre los granívoros, los roedores consumen las semillas grandes (1.1 a 1.6 mg) y las hormigas se llevan las semillas más pequeñas (0.2 mg en promedio) (Davidson *et al.* 1984). Sin embargo, en los basureros de los nidos de hormigas hemos encontrado una gran cantidad de semillas de *Castela tortuosa* (datos no publicados, A. Zavala-Hurtado) que son semillas con tamaño ( $7.03 \pm 0.02$  mm de largo por  $5.75 \pm 0.08$  mm de ancho,  $70 \pm 3$  mg) similar a los de *Mariosousa acatlensis* ( $8.32 \pm 0.1$  mm de largo por  $6.74 \pm 0.1$  mm de ancho,  $60 \pm 3$  mg), aunque la diáspora de *C. tortuosa* que remueven las hormigas es el fruto y una vez que quitan la pulpa la semilla es desechada. En campo observamos hormigas que intentaban llevarse semillas de *Beaucarnea gracilis* ( $3.46 \pm 0.02$  mm de largo por  $3.18 \pm 0.02$  mm de ancho,  $20 \pm 1$  mg), pero les costaba mucho trabajo y tiempo lograr moverla, en cinco de cinco intentos de remoción que tuvimos la suerte de observar, las hormigas se iban y dejaban la semilla. Tal vez, les es más fácil manipular el fruto carnoso y suave de

*C. tortuosa* que las semillas de *M. acatlensis* y *B. gracilis*. No hubo remoción de semillas de *Mammillaria carnea* y esto puede ser porque que la remoción de las semillas de esta especie por hormigas es con el fruto completo, ya que el recurso es la pulpa del fruto más que la semilla, y esta última es expulsada al basurero (obs. personal). Para parches de tetechera y sotolinera se han reportado granívoros como roedores (*Liomys irroratus* y *Peromiscus melanophrys*), en matorral se han detectado aves granívoras (e.g., *Aimophila mystacalis*, *Zenaida asiatica*) y 28 especies de hormigas, por ejemplo, especies de los géneros, *Pogonomyrmex*, *Tetramorium*, *Dorymyrmex* y *Pheidole* (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, García-Chávez *et al.* 2010). Así, cualquiera de estos granívoros presentes en los parches pudieron ser los que removieron las semillas de los microcosmos. *Beaucarnea gracilis* y *Mariosousa acatlensis* no se encontraban en los parches donde colocamos sus semillas, logrando germinar y establecerse, pero sin lograr escapar de los posibles depredadores.

De manera específica para *Beaucarnea gracilis*, que fue una de las dos especies con mayor porcentaje de germinación y establecimiento, se ha reportado que es muy difícil encontrar plántulas o juveniles de esta especie en campo y las pocas que se encuentran es cerca de la planta madre, la mayoría de las plántulas no llegan a juveniles (Cardel *et al.* 1997, Flores 2003). Nosotros encontramos que a *Beaucarnea gracilis* le fue bien en la germinación y en establecimiento de las plántulas, y la mayoría logró al menos sobrevivir por cuatro años y dos hasta seis años (y continúan). Sin embargo, también encontramos que las plántulas y semillas fueron atacada por los herbívoros y granívoros, lo que nos sugiere que la presencia

de enemigos naturales puede explicar la casi ausencia de plántulas y juveniles en campo.

Mientras que los análisis de regresión sugieren que el factor que está actuando en la germinación y establecimiento es la diversidad de especies ya establecidas a nivel de metacomunidad (tres parches de vegetación), en los ACC, a nivel de comunidad local, vemos que además de la diversidad, solo para el porcentaje de plántulas establecidas, están relacionados factores como la cobertura del dosel, la temperatura y la materia orgánica. La relación positiva que encontramos entre la diversidad de especies con la germinación y establecimiento nos sugiere, que al menos en la germinación y en las plántulas de hasta 10 meses de edad, donde aún son muy pequeñas ( $36.91 \pm 1.59$  de longitud para *B. gracilis* y  $104.06 \pm 4.08$  mm de longitud para *Mariosousa acatlensis*) no hay aún una influencia negativa de otros individuos cercanos, por lo que no hay un efecto claro de competencia interespecífica. Además, al haber mayor diversidad de especies, puede que haya un efecto añadido de protección (condiciones ambientales favorables) en la interacción de las plantas-plántulas en vez de competencia.

En general, esto concuerda con algunos trabajos en donde ha encontrado que comunidades con mayor diversidad son probablemente más susceptibles a invasiones debido a que las condiciones son favorables para muchas especies (Robinson *et al.* 1995, Lonsdale 1999, Sax y Gaines 2003, Richardson y Pyšek 2006, Badano *et al.* 2015). Sin embargo, aún está en debate la hipótesis de diversidad-invasibilidad, porque también se ha documentado que comunidades con mayor diversidad son menos invadidas debido a que están saturadas y no quedan nichos disponibles, es decir, la invasibilidad depende de la diversidad de especies

(Levin 2000, Tilman 2004). Aunque nuestros resultados indican que los microcosmos con mayor diversidad son más susceptibles a que los propágulos, al menos de las seis especies que añadimos, se establezcan si logran llegar a estos sitios a pesar de que el porcentaje total de germinación y establecimiento fue bajo (14.89 % y 3.36 %, respectivamente). Es claro que, para esta zona semiárida, debajo de los *Prosopis* se crean micro parches de vegetación más diversos que los que se encuentran en las áreas abiertas (Cavieres y Badano 2009). Debajo de la copa de *Prosopis* se han registrado 76 especies de 67 géneros y 29 familias para esta misma zona de estudio (Bernal-Ramírez *et al.* 2019). En estos parches más diversos es donde los propágulos que llegan podrían tener más probabilidades de establecerse (Badano *et al.* 2015).

La proporción de radiación que llegaba a los microcosmos no afectó el porcentaje de plántulas emergidas ni su establecimiento, esto puede ser porque nosotros estuvimos añadiendo 10 mm de agua durante el primer mes, además de los siete días de fuertes lluvias que hubo en ese mes. Así la humedad del suelo pudo ser un factor de compensación de la cantidad de radiación y determinante en la germinación de las seis especies. Cuatro de las seis especies de estudio son fotoblásticas positivas, *Echinocactus platyacanthus*, *Mammillaria carnea* (Rojas Aréchiga *et al.* 1997, Benítez-Rodríguez *et al.* 2004), *Hechtia tehuacana* y *Heterotheca inuloides* (debido a que no germinaron durante dos años mientras estuvieron enterradas y cuando fueron puestas a la luz en agar, si germinaron) por lo cual las sembramos casi superficialmente, aproximadamente a menos de 1 cm de profundidad para asegurar que la luz no fuera un factor limitante, aunque el suelo por encima de las semillas se perdía y quedaban prácticamente a ras de suelo.

Un factor físico que también tuvo un efecto sobre la proporción de plántulas emergidas (8.33 % del total de las semillas sembradas) de *Mammillaria carnea* fue la erosión del suelo en los popotes por la lluvia y que esto mismo dispersara a las semillas. La lluvia dispersó también semillas de *Beaucarnea gracilis*, aunque en menor proporción (0.92 % del total de las semillas sembradas), esto fue visible ya que después de la lluvia los bloques quedaron vacíos de suelo y de semillas.

La identidad de las especies parece que tuvo un efecto mayor en la germinación y establecimiento que los factores tanto bióticos como abióticos presentes en los microcosmos, debido a que por especie no hubo diferencias significativas en su estrategia para germinar o para establecerse entre parches. Sin embargo, a una micro escala (entre micro sitios dentro de cada parche) el efecto de los factores bióticos y abióticos cambia dependiendo de la especie y del sitio. Además, hay que considerar la heterogeneidad ambiental existente debajo de la copa de *Prosopis*. Rojas-López y colaboradores (2017) analizaron la relación entre el patrón de distribución espacial de los individuos de *Mammillaria carnea* y el régimen de radiación solar bajo el dosel de las plantas nodrizas y, encontraron que la mayor abundancia de *M. carnea* se presentó en las áreas debajo de la copa donde había menor índice de área foliar y mayor radiación solar indirecta. Con esta referencia podemos sugerir que en los microcosmos a la sombra del *Prosopis* hay heterogeneidad ambiental, debido a que el dosel no es homogéneo y en algunos puntos puede estar infiltrándose mayor o menor radiación, lo que a una escala más pequeña de la que estudiamos puede estar teniendo un efecto sobre el establecimiento de las plántulas. Al colocar los bloques con las semillas en una distribución al azar, algunos bloques quedaron donde les llegaba mayor o menor

radiación y donde estaban más expuestos a las gotas de lluvia que otros bloques o quedaron cerca o lejos de alguna de las plantas ya establecidas.

Encontramos que, *Mammillaria carnea* logró establecerse en la tetechera en los microcosmos donde había menor diversidad. Por otro lado, *Mariosousa acatlensis* logró establecerse en los microcosmos de la tetechera con mayor diversidad y en el matorral donde había mayor cobertura y diversidad, menor temperatura y materia orgánica. Las plántulas de *Hechtia tehuacana* lograron establecerse en los microcosmos del matorral que tenían mayor temperatura, menor diversidad y cobertura. Con respecto a *Beaucarnea gracilis*, en el matorral se estableció en los microcosmos con mayor temperatura, materia orgánica y menor cobertura, mientras que en la tetechera le fue mejor donde había mayor diversidad. *Heterotheca inuloides* logró establecerse en los microcosmos con mayor diversidad. Por último, *Echinocactus platyacanthus* se estableció en el matorral en microcosmos con cobertura relativamente baja donde predominan temperaturas altas y donde hay mayor concentración de materia orgánica. Estos patrones de establecimiento tal vez se deban a que en este tipo de ambientes áridos actúan diferentes factores como filtros dependiendo de los requerimientos de cada especie y su capacidad para hacer frente a las características locales de cada comunidad. Hay que recalcar que todas las especies lograron germinar y establecerse en parches donde no se encontraban presentes, lo mismo para *M. carnea* que, aunque ya estaba presente también logró establecerse.

Las variables edáficas que seleccionamos para evaluar si tenían alguna influencia en determinar la germinación y establecimiento de las plántulas (K, P, Mg, pH, Ca y Na), a excepción de la materia orgánica en el establecimiento de las

especies que añadimos al matorral, no tuvieron ninguna relación. Esto coincide con que encontró Tilman en 1988, en experimentos de adición de nutrientes como N, P, K, Ca, Mg, S y metales traza, el único nutriente que tuvo un efecto significativo en la producción, composición y diversidad de especies en un pastizal, fue el nitrógeno. Para zonas semiáridas también se ha encontrado que el nitrógeno es el nutriente más importante en determinar la composición de las especies (Hooper y Johnson 1999, Perroni-Ventura *et al.* 2006, Gelviz-Gelvez y Pavón-Hernández 2013). Por otro lado, se ha encontrado que *Prosopis laevigata* aumenta la concentración de P y N, pero disminuye las concentraciones de Ca, Mg y CO<sub>3</sub> del suelo, entre mayor es la cobertura del *Prosopis*, mayor es la concentración de materia orgánica (Montaño-Arias *et al.* 2006). Sin embargo, Ugalde-Ávila y colaboradores (2008) encontraron que la composición de especies y el tiempo de recuperación de un matorral desértico de *Larrea tridentata*, en la sierra de San Luis, se correlacionaron con los cambios en la materia orgánica del suelo. Lo anterior podría explicar en parte por qué solo encontramos relación de la materia orgánica en el matorral y no encontramos una relación significativa con los demás nutrientes del suelo que nosotros evaluamos. Hay que añadir que tampoco encontramos una relación entre el crecimiento de *Mariosousa acatlensis* y *B. gracilis* con las variables edáficas.

De las plantas que encontramos en marzo de 2020, al parecer, con *Mariosousa acatlensis*, *Echinocactus platyacanthus* y *Hechtia tehuacana* eludimos las barreras de dispersión hacia el matorral (1, 6 y 2 individuos, respectivamente) donde no eran componentes de este parche. Lo mismo sucedió con *Beaucarnea gracilis* hacia la tetechera y el cardonal donde logró establecerse con un individuo, no estaba presente en estos parches. *Mariosousa acatlensis* logró establecerse con



cuatro individuos en el cardonal donde no estaba presente. Sin embargo, son pocos individuos, juveniles y muy pequeños en tamaño por lo que tenemos que hacer un seguimiento para ver si logran crecer, reproducirse y consiguen formar una población en estos parches. Aunque es pronto, nos aventuramos a decir que la dispersión es uno de los factores que influyen en la estructura de estos parches, ya que con la adición de semillas cambió la composición de especies en los microcosmos donde lograron emerger y establecerse las plántulas. Así, si los propágulos de estas especies logran llegar a alguno de los microcosmos (debajo de *Prosopis laevigata*) en los parches donde no se encuentran presentes, en la metacomunidad de estudio, tienen posibilidad de germinar y tal vez de establecerse. Esto coincide con otros trabajos donde la dispersión ha sido un componente importante en el ensamble de comunidades (Zobel *et al.* 2000). Por ejemplo, Tilman (1997) añadió semillas de diferentes familias y especies a parcelas ubicadas en una sabana, en el área de historia natural de Cedar Creek. Las semillas las añadió en diferentes cantidades para evaluar si la dispersión era una limitante en la riqueza de esta comunidad, algunas de las semillas eran de especies componentes de las parcelas y otras no eran parte de la comunidad. Después de 4 años, observó que la adición de semillas tuvo un efecto en el aumento de la riqueza y en 10 veces o más la densidad de plantas y de la cobertura vegetal en las parcelas, lo que demostró que hay muchos sitios en donde las semillas pueden germinar y crecer con éxito, por lo que uno de los factores limitantes sería la llegada de semillas, lo cual llevaría a que en las comunidades locales existan sitios vacíos, microcosmos en nuestro estudio, donde las especies pueden germinar y crecer.

Los resultados aquí presentados no niegan la importancia de la competencia o de los filtros ambientales como componentes importantes de la invasibilidad de las comunidades. Diferentes factores actúan en la sobrevivencia de las plantas y sus efectos pueden ser diferentes dependiendo de la etapa de vida de los organismos, en ocasiones favorables y en otras perjudiciales o nulos. Los microcosmos, en este estudio, presentaron características de suelo, temperatura y radiación solar similares, y las especies respondieron, de acuerdo con sus requerimientos, de manera similar entre sitios. Por lo tanto, al encontrar los ambientes muy parecidos podría sugerirse que uno de los factores importantes puede ser la dispersión, aunque a veces llegar no es suficiente ya que vimos que a cada especie le fue diferente en los microcosmos.

## **5.5. Dinámica en la estructura de la metacomunidad**

### *5.5.1. Cambios temporales en los tres tipos de comunidades locales*

Después de combinar las muestras de 1980 y 2003 encontramos un patrón consistente con los análisis previos, realizados por separado, que claramente separaban a los tres tipos reconocidos de comunidades locales en la metacomunidad de estudio (matorral, cardonal y tetechera) (Zavala-Hurtado 1982, Sandoval-Palacios 2010). Aunque los sitios identificados como cardonales permanecieron como tales a lo largo del tiempo (Sandoval-Palacios 2010), hubo cambios dramáticos en las comunidades de tetechera, lo que sugiere una invasión del matorral en parches anteriormente ocupados por tetechera. Este cambio podría ser impulsado por disturbios antropogénicos que implican la pérdida de especies que son características de la tetechera, particularmente del cactus columnar

*Cephalocereus tetetzo* y, por lo tanto, podría constituir una etapa de un proceso sucesional a largo plazo (Sandoval-Palacios 2010). Sin embargo, al menos desde 1998, este tipo de disturbios han disminuido debido a que el valle de Zapotitlán forma parte de la reserva de la biósfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC) (DOG 1998, SEMARNAT 2013), además de que la tenencia de la tierra corresponde a Bienes Comunales (SEMARNAT 2013), así, cualquier manejo tiene que ser aprobado por una asamblea comunal y por la RBTC. El ser parte de un área de conservación ha ayudado en la protección, manejo y restauración de la vegetación en el valle. Aunque en este trabajo no incluimos variables relacionadas con los efectos antropogénicos, creemos que es importante considerarlos en futuros trabajos para tener un panorama más completo de la dinámica de la metacomunidad que estudiamos.

#### 5.5.2. Estructura de la metacomunidad

La metacomunidad de plantas del valle de Zapotitlán mostró una estructura clementsiana en el muestreo de 1980 que se mantuvo, 23 años después, a pesar de los cambios documentados en la composición y abundancia de las especies presentes en las comunidades locales. Para esta región semiárida intertropical es el primer trabajo sobre la dinámica de la estructura de las metacomunidades de plantas y, hasta donde sabemos, también para México, en donde los estudios sobre la dinámica de la estructura de las metacomunidades solo se han desarrollado para murciélagos (López-González *et al.* 2012) y anfibios (Ochoa-Ochoa *et al.* 2014). Esta estructura clementsiana es consistente con el trabajo de Zavala-Hurtado (1982) que determina la separación de comunidades discretas de tres tipos de

vegetación para las 26 comunidades locales. En la ordenación a lo largo del gradiente de RA se observa una distribución secuencial de los sitios de cardonal-tetechera-matorral. Aunque no hubo cambios temporales en la estructura clementsiana, la coherencia y la agrupación de los límites de distribución de especies mostraron una disminución estadísticamente no significativa. No obstante, nos permite sugerir que la disminución de estos dos elementos de la estructura metacomunitaria es posiblemente una tendencia continua hacia la homogeneización, como se puede ver en el diagrama de ordenación del RA en 2003 (Figura 4.57b), donde los límites de distribución se ven más dispersos y dos comunidades locales caracterizadas como matorral se intercalan entre las comunidades de tetechera y aumenta el número de matorrales. Sin embargo, se debe tener precaución con estos supuestos porque solo tenemos los datos de dos puntos discretos en el tiempo. Para tener una idea más completa de la dinámica de estos parches es necesario considerar más puntos en el tiempo.

De acuerdo con la teoría de las metacomunidades (Leibold y Mikkelson 2002, Presley 2010), la estructura clementsiana de la metacomunidad del valle de Zapotitlán implica que tiene una distribución espacial coherente, con reemplazo de especies entre comunidades locales y con la agrupación de los límites de rango de distribución de la especie, es decir, la metacomunidad está organizada en diferentes tipos de comunidades discretas y las especies constituyentes responden de manera similar a los factores ambientales bióticos y abióticos de cada comunidad local (Clements 1916). Otros estudios que han evaluado la dinámica de la estructura a lo largo del tiempo también han encontrado estabilidad temporal (Ellis *et al.* 2006, Azeria y Kolasa 2008, Keith *et al.* 2011, Newton *et al.* 2012, Erös *et al.* 2014).

Sin embargo, solo los trabajos de Keith *et al.* (2011) y Newton *et al.* (2012) están relacionados con comunidades de plantas (bosques del sur de Inglaterra y pastizales calcáreos de Dorset, respectivamente). Estos autores, también encontraron una estructura clementsiana que se mantuvo estable después de 70 años, a pesar de la pérdida de diversidad de especies registrada en ese intervalo de tiempo. Aunque estos son ecosistemas diferentes del que estudiamos, los resultados de estabilidad son consistentes con los nuestros. Aparentemente, a pesar de que hay cambios temporales en la composición y abundancia de especies en las comunidades locales, tanto en las plantas (Keith *et al.* 2011) como en otros grupos de organismos (Ellis *et al.* 2006, Azeria y Kolasa 2008, Erös *et al.* 2014), se mantienen los diferentes tipos de comunidades dentro de la metacomunidad.

En el caso del valle de Zapotitlán, la estructura de la metacomunidad vegetal no mostró cambios después de 23 años, a pesar de que hubo cambios dramáticos en la composición y la abundancia relativa en algunas de las comunidades locales. Por lo tanto, los tres tipos de comunidades (matorral, tetechera y cardonal) que componen la metacomunidad persistieron, durante el tiempo cubierto por el estudio, aunque el número de comunidades de tetechera disminuyó y el número de comunidades de matorral aumentó (Sandoval-Palacios 2010).

### *5.5.3. Mecanismos estructurantes: factores ambientales y espaciales.*

La partición de la variación explicada por el gradiente ambiental (variables edáficas) y el espacial (distancia entre parches), sugiere que el filtro ambiental en 1980 tiene mayor efecto que el filtro espacial como un mecanismo estructurador de la metacomunidad. Esto concuerda con el patrón clementsiano detectado para este

año. Para la caracterización vegetal de 2003, los gradientes ambientales y espaciales explicaron el mismo porcentaje de variabilidad, mientras que se mantuvo la estructura clementsiana. Esto indica que, en la metacomunidad de plantas del valle de Zapotitlán, al parecer, ambos factores son importantes en la dinámica de la distribución de especies. Nuestros resultados son similares a los de Qian y Shimono (2012), quienes encontraron, para una metacomunidad de prados alpinos tibetanos en China, que la distribución de especies está correlacionada con el efecto combinado de la distancia geográfica y ambiental, y explica casi los mismos porcentajes de variabilidad (4.8% y 3.5%, respectivamente). También se ha reportado que, en la selva amazónica, tanto la distancia geográfica como los factores ambientales contribuyen en casi la misma proporción en el ensamble de comunidades locales (Tuomisto *et al.* 2003). En contraste con lo que encontramos en el ambiente semiárido que estudiamos, Hassler y colaboradores (2010), en un estudio sobre la sabana en el noroeste de Namibia no encontraron relación del patrón de distribución con la distancia geográfica ni con los gradientes ambientales. Esto sugiere que los factores deterministas y estocásticos no son exclusivos o estáticos, y que en diferentes puntos en el tiempo y en el espacio uno u otro puede tener una mayor influencia (Chase y Myers 2011). Además, pueden actuar juntos para determinar patrones de distribución de especies a nivel de metacomunidades, como se observa en el valle de Zapotitlán.

Debido a que es muy difícil medir la dispersión directamente, una forma de evaluar el efecto de la limitación de dispersión en la estructura de la metacomunidad es a través de la distancia geográfica entre las comunidades, que puede usarse como un estimador de la conectividad entre parches y nos puede dar una idea de

los límites de dispersión regional (Nekola y White 1999, Hassler *et al.* 2010, Moritz *et al.* 2013). Es decir, los parches más cercanos tienen una mayor posibilidad de intercambiar especies que los parches más lejanos (Wang *et al.* 2011, Siefert *et al.* 2012, Qian y Shimono 2012, Moritz *et al.* 2013). La limitación de dispersión ha sido reconocida como un proceso fundamental en la dinámica de las metacomunidades (MacArthur y Wilson 1967, Hubbell *et al.* 1999, Nathan y Muller-Landau 2000, Jones *et al.* 2015). Al considerar la dinámica de metacomunidades semiáridas, Shreve (1929) y Shreve y Hinckley (1937) sugirieron que los cambios observados en la estructura de las comunidades locales de Arizona se debían al movimiento de especies entre parches. Esto puede indicar una tendencia hacia una representación más uniforme de las especies en un área de estudio. Por consiguiente, los cambios espaciales y temporales observados en el Valle de Zapotitlán, dados por el aumento de la frecuencia / incidencia de las especies en ciertas comunidades locales, podrían deberse a la llegada de especies de plantas de otros parches cercanos o del banco de semillas. Sin embargo, los filtros ambientales deben superarse porque los parches dentro del valle de Zapotitlán están inmersos en una matriz relativamente desfavorable. Por lo tanto, las especies deben poder alcanzar nuevos parches y caer en sitios adecuados para su establecimiento (Silvertown y Wilson 1994). En Zapotitlán, así como en otros ambientes áridos, se ha encontrado que estos sitios favorables a menudo tienden a ocurrir debajo de las copas de arbustos que generan un microambiente, donde las condiciones de radiación, temperatura y humedad son amortiguadas, en comparación con los espacios abiertos (Valiente-Banuet *et al.* 1991). También se ha reportado que debajo de estos arbustos hay una

mayor acumulación de nutrientes en el suelo (Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Perroni-Ventura *et al.* 2010).

#### 5.6. Modelos conceptuales de la teoría de metacomunidades

Por último, intentando dilucidar la dinámica la metacomunidad de estudio en el valle de Zapotitlán, dentro del marco de los modelos conceptuales de la teoría de metacomunidades, que sintetiza varios mecanismos de coexistencia de especies en cuatro paradigmas (Leibold *et al.* 2004, Holyoak *et al.* 2005) y a partir de lo encontrado en este trabajo a nivel de metacomunidad, podemos sugerir que la dinámica de “selección de especies” es la que estaría actuando en la metacomunidad que estudiamos, lo cual coincide con el patrón de distribución espacial de las comunidades a partir de su incidencia de especies, “clementsiano”. Además, el filtro ambiental y espacial mostraron un efecto pequeño, aunque significativo, en la estructura de la metacomunidad. Lo cual indica que, los patrones de diversidad y composición de especies dependen de la dispersión y conectividad entre comunidades, así como de la heterogeneidad ambiental (Leibold *et al.* 2017).

Por último, esbozamos un modelo conceptual (Figura 5.1) a priori de la posible relación entre factores bióticos y abióticos con la invasibilidad de las comunidades. Creemos que es necesario evaluarlo mediante modelos de ecuaciones estructurales (SEM, por sus siglas en inglés) (Grace 2006) ya que nos permitiría integrar en un esquema más coherente de la tremenda complejidad del sistema, parte de la cual se abordó en este trabajo.



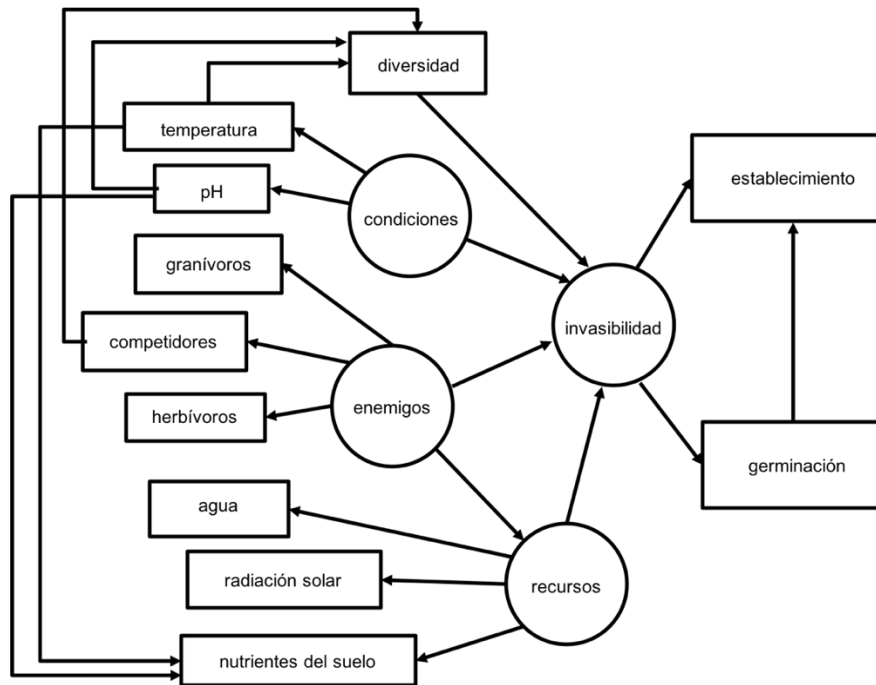


Figura 5.1. Modelo conceptual a priori de la posible relación entre factores bióticos y abióticos con la invasibilidad de las comunidades

## VI. CONCLUSIONES

Con base en los resultados obtenidos en este trabajo podemos concluir lo siguiente:

1. Hubo mayor frecuencia de especies con un índice de dispersabilidad de medio a alto en los tres tipos de vegetación que componen la metacomunidad de estudio. Esto puede deberse a que la mayoría de las especies son dispersadas por endozoocoria que implica una posible dispersión a larga distancia por el movimiento de los animales entre parches.
2. La suma de la dispersabilidad de las especies presentes en cada comunidad local determinó que el matorral tuviera el mayor índice de dispersabilidad promedio, seguido de la tetechera y del cardonal, lo cual nos lleva a suponer que una porción de la variación temporal en la composición y abundancia de estas comunidades puede ser por la capacidad de dispersión de las especies entre estos parches,

donde las especies del matorral posiblemente están sustituyendo a las especies de la tetechera. Sin embargo, nos falta hacer un seguimiento de los posibles dispersores en campo para poder tener más evidencias de esta interacción entre parches.

3. La lluvia de semillas y el banco de semillas es muy variable espacial y temporalmente, ya que solo unas pocas especies, aproximadamente cinco, estuvieron presentes durante todo el año de muestreo en alguno de los seis sitios. Esta dinámica está dada por la variabilidad ambiental, la fenología de las plantas y por las características específicas de inhibición de la germinación y longevidad de las semillas para poder permanecer en el banco, además de que entran en juego las interacciones bióticas ya sea con los depredadores o los dispersores secundarios.

4. No hay una relación entre la lluvia de semillas, el banco de semillas y la vegetación establecida en ninguno los tres tipos de vegetación. Esta diferencia puede deberse a que las semillas que están llegando no logran entrar al banco porque son depredadas o germinan, mientras que si germinan no están logrando establecerse para formar parte de la vegetación. Así, estas comunidades estarían siendo resistentes a invasiones por parte de las especies que llegan de otros parches.

5. La viabilidad en el banco de semillas no depende del tipo de dispersión de las diásporas, aunque es importante el proceso de dispersión para poder llegar a nuevos lugares y tener la oportunidad de ser parte de esos bancos de semillas, llegar no es suficiente y depende de la capacidad para inhibir la germinación, escapar de los depredadores, además de la longevidad.

6. La invasibilidad de las comunidades puede inferirse a partir de la probabilidad de que las especies que lleguen de otros parches logren establecerse. Aquí encontramos que, en el matorral, la tetechera y el cardonal, pueden lograr establecerse al menos por seis años *Mariosousa acatlensis* (cinco individuos), *Hechtia tehuacana* (dos individuos), *Beaucarnea gracilis* (dos individuos) y *Echinocactus platyacanthus* (seis individuos) que no estaban presentes en estos parches. Por ahora solo son plántulas y hay que esperar para ver si logran mantenerse y reproducirse para formar una población. No hubo diferencias en la invasibilidad entre comunidades porque no encontramos diferencias significativas en la germinación y establecimiento, lo que nos lleva a concluir que los tres parches en donde añadimos semillas tienen baja invasibilidad dada por un bajo establecimiento de estas especies considerando el número de semillas colocadas y germinadas.

7. El cambio en la composición y abundancia de las comunidades locales en el valle de Zapotitlán, Puebla, entre 1980 y 2003 no tuvo un efecto sobre la estructura clementsiana de la metacomunidad, a pesar de una posible homogeneización estas comunidades se mantienen discretas con diferente tipo de vegetación. El gradiente espacial (distancia entre parches) y el gradiente ambiental (variables edáficas) explican poco de la estructura metacomunitaria por lo que es importante considerar otros posibles gradientes y factores que estén determinando esta estructura clementsiana.

## VII. LITERATURA CITADA

Abella SR, Guida RJ, Roberts CL, Norman CM, Holland JS. 2019. Persistence and turnover in desert plant communities during a 37-yr period of land use and climate change. *Ecological Monographs* **89**: 1-20.

DOI: <https://doi.org/10.1002/ecm.1390>

Addinsoft. 2020. *XLSTAT statistical and data analysis solution*. New York, USA.

<https://www.xlstat.com>

Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* **10**: 95-104. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x>

Álvarez-Buylla ER, Martínez-Ramos M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**: 314-325.

DOI: <https://doi.org/10.1007/bf00329755>

Anderson CJ, MacMahon JA. 2001. Granivores, exclosures, and seed bank: harvest ants and rodents in sagebrush-steppe. *Journal of Arid Environments* **49**: 343-355. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare2000.0781>

Aragón-Gastélum JL, Flores J, Jurado E, Ramírez-Tobías HM, Robles-Díaz E, Rodas-Ortiz JP, Yáñez-Espinosa L. 2018. Potential impact of global warming on seed bank, dormancy and germination of three succulent species from the Chihuahuan Desert. *Seed Science Research* 1-7.

DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258518000302>

Arbeláez MV, Parrado-Rosselli A. 2005. Seed dispersal modes of the sandstone plateau vegetation of middle Caqueté river region, Colombian Amazonia.

*Biotropica* **37**: 64-72. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.03077.x>

- Arias S, Gama-López S, Guzmán-Cruz LU, Vázquez-Benítez B. 2012. Fascículo 95. Cactaceae Juss. *In*: Medina-Lemos R, Sánchez-Ken JG, García-Mendoza A, Arias S, eds. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN 978-607-02-3079-0
- Arias S, Valverde T, Zavala-Hurtado A, Hernández C. 2017. *Mammillaria carnea* (version modificada de la evaluación de 2013). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017: e.T152335A121531736. DOI: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T152335A121531736.en>. Consultado el 01 de octubre de 2020.
- Arias-Toledo AA, Valverde MTV, Reyes JS. 2000. *Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, 79 p.
- Azeria ET, Kolasa J. 2008. Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity in a dynamic natural model system. *Oikos* **117**: 1006-1019. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16529.x>
- Badano EI, Bustamante RO, Villarroel E, Marquet PA, Cavieres LA. 2015. Facilitation by nurse plants regulates community invasibility in harsh environments. *Journal of Vegetation Science* **26**: 756-767. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12274>
- Baker HG. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. *In*: Lek MA, Parker VT, Simpson RL, eds. *Ecology of soil seed banks*. New York: Academic Press, pp. 9-21. ISBN: 9780323148658

- Bashan Y, de-Bashan LE. 2010. Microbial population of arid lands and their potential for restoration of deserts. *In: Dion P, eds. Soil biology and agriculture in the tropics*. Germany: Springer, pp. 109-137.  
DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-642-05076-3\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-642-05076-3_6)
- Bastos S, Thompson K, Grime P, Friedley JD, Calhim S, Askew AP, Rees M. 2018. Severe effects of long-term drought on calcareous grassland seed banks. *Climate and Atmospheric Science* **1**: 1-7.  
DOI: <https://doi.org/10.1038/s41612-017-0007-3>
- Belsky AJ. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* **127**: 870-92. DOI: <https://doi.org/10.1086/284531>
- Bekker RM, Verweij GL, Smith REN, Reine R, Bekker JP, Schneider S. 1997. Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspectives? *Journal of Applied Ecology* **34**: 1293-1310.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/2405239>
- Benítez-Rodríguez JL, Orozco-Segovia A, Rojas-Aréchiga M. 2004. Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán valley, Central Mexico. *The Southwestern Naturalist* **49**: 11-17.  
DOI: [https://doi.org/10.1894/0038-4009\(2004\)<0011:LEOSGO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4009(2004)<0011:LEOSGO>2.0.CO;2)
- Benoit DL, Kenkel NC, Cavers PB. 1989. Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. *Canadian Journal of Botany* **67**: 2833-28-40.  
DOI: <https://doi.org/10.1139/b89-364>

- Bernal-Ramírez LA, Zavala-Hurtado JA, Jiménez M, Cano-Santana Z, Fornoni J. 2019. Los microcosmos de *Prosopis laevigata* albergan una lata diversidad florística en el valle de Zapotitlán, Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **90**: e902662. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2662>
- Besnier F. 1989. *Semillas: biología y tecnología*. Madrid: Ediciones Mundi Prensa, pp. 637. ISBN 84-7114-256-2.
- Bigwood DW, Inouye DW. 1988. Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology* **69**: 497-507.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/1940448>
- Blaney CS, Kotanen PM. 2000. Effects of fungal pathogens on seeds of native and exotic plants: a test using congeneric pairs. *Journal of Applied Ecology* **38**: 1104-1113. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00663.x>
- Booth BD, Murphy SD, Swanton CJ. 2003. *Weed ecology in natural and agricultural systems*. Oxon, UK: CABI Publishing. ISBN:0851995284
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**: 1045-1055.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/1940179>
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* **85**: 1826-1832.  
DOI: <https://doi.org/10.1890/03-3111>
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2011. *Numerical ecology with R*. New York: Springer. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>

- Bossuyt B, Hermy M. 2004. Seed bank assembly follows vegetation succession in dune slacks. *Journal of Vegetation Science* **15**: 449-456.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02283.x>
- Bowers JE. 2005. New evidence for persistent or transient seed banks in three Sonoran Desert cacti. *The Southwestern Naturalist* **50**: 482-487.  
DOI: [https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2005\)050\[0482:NEGPOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2005)050[0482:NEGPOT]2.0.CO;2)
- Bravo-Hollis H, Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las cactáceas de México*. Vol. II y III. México: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 968-36-1758-1
- Brown JH, Munger JC. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology* **66**: 1545-1563.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/1938017>
- Brown RL, Fridley JD. 2003. Control of plant species diversity and community invisibility by species immigration: seed richness versus seed density. *Oikos* **102**: 15-24. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12191.x>
- Butler DW, Green RJ, Lamb D, MacDonald JF, Forster PI. 2007. Biogeography of seed-dispersal syndromes, life-forms and seed sizes among woody rain-forest plants in Australia's subtropics. *Journal of Biogeography* **34**: 1736-1750.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01734.x>
- Burke MJW, Grime JP. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* **77**: 776-790. DOI: <https://doi.org/10.2307/2265501>
- Cain ML, Milligan BG, Strand AE. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* **87**: 1217-1227.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/2656714>



- Calviño-Cancela M. 2002. Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology* **90**: 775-784.  
DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00711.x>
- Cardel Y, Rico-Gray V, García-Franco JG, Thien LB. 1997. Ecological status of *Beaucarnea gracilis*, an endemic species of the semiarid Tehuacan valley, Mexico. *Conservation Biology* **11**: 367-374.  
DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.95322.x>
- Carrillo-García A, León de la Luz JL, Bethlenfalvay GJ. 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonora Desert. *Restoration Ecology* **7**: 321-335.  
DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1526-100C.2999.72027.x>
- Castillo-Landero JP, Valiente-Banuet A. 2010. Species-specificity or nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany* **97**: 1289-1295. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1000088>
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM, Gómez-Aparicio. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* **12**: 352-358.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1061-2971.2004.0316.x>
- Cavieres LA, Badano EI. 2009. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology* **97**: 1181-1191.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01579.x>

- Cerabolini B, Caccianiga M. 2003. Seed size, shape and persistence in soil: a test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts. *Seed Science Research* **13**: 75-85. DOI: <https://doi.org/10.1079/SSR20022126>
- Chase JM. 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 17430-17434. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0704350104>
- Chase JM. 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* **328**: 1388-1391. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1187820>
- Chase JM, Bengtsson J. 2010. Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology. In: Verhoef HA, Morin PJ, eds. *Community ecology. Processes, models, and applications*. New York: Oxford University Press, pp. 57-68. DOI: <https://9780199228973.001.0001/acprof-9780199228973-chapter-6>
- Chase JM, Kraft NJB, Smith KG, Vellend M, Inouye BD. 2011. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in alpha-diversity. *Ecosphere* **2**: 1-11. DOI: <https://doi.org/10.1890/ES10-00117.1>
- Chase JM, Myers JA. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of The Royal Society* **366**: 2351-2363. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0063>
- Chauvel B, Gasquez J, Darmency H. 1989. Changes of weed seed bank parameters according to species, time and environment. *Weed Research* **29**: 213-219. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1989.tb00861>

- Chawan DD. 1971. Role of high temperature pretreatments on seed germination of desert species of *Sida* (Malvaceae). *Oecologia* **6**: 343-349.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00389108>
- Chesson P. 1994. Multispecies competition in variable environments. *Theoretical Population Biology* **45**: 227-276. DOI: <https://doi.org/10.1006/tpbi.1994.1013>
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 343-366.  
DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Chesson P. 2008. Quantifying and testing species coexistence mechanisms. *In*: Valladares F, Elosegui A, Gracia C, Estrada M, Senar JC, Gili JM, eds. *Unity in diversity: reflections on ecology after the legacy of Ramon Margalef*. Bilbao: Fundación BBVA, pp. 119-164.
- Chesson P, Rees M. 2007. Commentary on Clark et al. 2007. Resolving the biodiversity paradox. *Ecology Letters* **10**: 659-661.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01065.x>
- Christian CE, Stanton ML. 2004. Cryptic consequences of a dispersal mutualism: seed burial, elaiosome removal, and seed-bank dynamics. *Ecology* **85**: 1101-1110. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-0059>
- Clauss MJ, Venable DL. 2000. Seed germination in desert annuals: an empirical test of adaptive bet hedging. *The American Naturalist* **155**: 168-186.  
DOI: <https://doi.org/10.1086/303314>

- Clements FE. 1916. *Plant succession: Analysis of the development of vegetation*.  
Washington: Carnegie Institution of Washington.  
DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.56234>
- Coley PD. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 305-35.  
DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>
- Cortés-Flores J, Cornejo-Tenorio G, Urrea-Galeano LA, Andresen E, González-Rodríguez A, Ibarra-Manríquez G. 2019. Phylogeny, fruit traits, and ecological correlates of fruiting phenology in a Neotropical dry forest. *Oecologia* **189**: 159-169. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4295-z>
- Couvreur M, Cosyns E, Hermy M, Hoffmann M. 2005. Complementary of epi- and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys. *Ecography* **28**: 37-48.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04159.x>
- Crawley MJ, Brown SL, Heard MS, Edwards GR. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* **2**:140-148.  
DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.00056.x>
- Croteau EK. 2010. Causes and consequences of dispersal in plants and animals. *Nature Education Knowledge* **3**:12.
- Dalling JW, Hubbell SP. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* **90**: 557-568. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.13652745.2002.00695.x>

- Dallas T. 2014. metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecography* **37**: 402-405. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.16000587.2013.00695.x>
- Davidson DW, Inouye RS, Brown JH. 1984. Granivory in a desert ecosystem: experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology* **65**: 1780-1786. DOI: <https://doi.org/10.2307/1937774>
- Dávila P, Villaseñor JL, Medina-Lemos R, Ramírez-Roa A, Salinas-Tovar A, Sánchez-Ken J, Tenorio-Lezama P. 1993. *Listados florísticos de México. X. Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán*. México: UNAM.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K. 2000. Fluctuating resource in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* **88**: 528-534. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- Davis MA. 2005. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* **28**: 696-704. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04205>
- Dessaint F, Chadoeuf R, Barralis G. 1991. Spatial pattern analysis of weed seeds in the cultivated soil seed bank. *Journal of Applied Ecology* **28**: 721-730. DOI: <https://doi.org/10.2307/2404578>
- Dessaint F, Chadoeuf R, Barralis G. 1997. Nine years' soil seed bank and weed vegetation relationships in an arable field without weed control. *Journal of Applied Ecology* **34**: 123-130. DOI: <https://doi.org/10.2307/2404853>
- De Souza-Maia M, Maia FC, Pérez MA. 2006. Bancos de semilla en el suelo. *Agriscientia* **23**: 33-44. DOI: <https://doi.org/10.31047/1668.298x.v23.n1.2689>

- Devlaeminck R, Bossuyt B, Hermy M. 2005. Inflow of seed through the forest Edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. *Plant Ecology* **176**: 1-17.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-004-0008-2>
- Diamond JM. 1975. Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM, eds. *Ecology and evolution of communities*. Massachusetts: Harvard University Press, pp. 342-444. ISBN 9780674224445
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 1998. Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región denominada Tehuacán-Cuicatlán, ubicada en los estados de Oaxaca y Puebla.
- Drake DR. 1998. Relationships among the seed rain, seed bank and vegetation of a Hawaiian forest. *Journal of Vegetation Science* **9**: 103-112.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/3237228>
- Ellis AM, Lounibos LP, Holyoak M. 2006. Evaluating the long-term metacommunity dynamics of tree hole mosquitoes. *Ecology* **87**: 2582-2590.  
DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2582:ETLMDO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2582:ETLMDO]2.0.CO;2)
- Ellner S, Schmid A. 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia* **51**: 133-144.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00344663>
- Eriksson A, Eriksson O. 1997. Seedling recruitment in semi-natural pastures: the effects of disturbance, seed size, phenology and seed bank. *Nordic Journal of Botany* **17**: 469-482. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00344.x>

- Erös T, Sály P, Takás P, Higgins CL, Bíró P, Schmera D. 2014. Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia* **722**: 31-43.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1673-8>
- Espadas-Manrique C, Orellana R, Reyes-García C. 2017. El género *Beaucarnea*: ¿Cuántas patas tiene el elefante? *Desde el Herbario CICY* **9**:105-109.  
ISSN: 2395-8790
- Esparza-Olguín L, Valverde T, Vilchis-Anaya E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan valley, Mexico. *Biological Conservation* **103**: 349-359. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00146-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00146-X)
- Fenner M, Thompson K. 2005. *The ecology of seeds*. New York: Cambridge University Press. ISBN: 978-0-511-08200-9
- Ferreira T, Rasband W. 2011. *The ImageJ user guide. ver. 1.44*. USA: National Institute of Health.
- Fischer SF, Poschod P, Beinlich B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* **33**: 1206-1222. DOI: <https://doi.org/10.2307/2404699>
- Fleming TH, Breitwisch R, Whitesides GH. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 91-109.  
DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.000515>

- Flores-Cano J, Badano EI, Flores J. 2012. Effects on burial depth on seed germination and seedling emergence of Mexican oaks: a glasshouse experiment. *Archives of Biological Sciences* **64**: 1543-1554.  
DOI: <https://doi.org/10.2298/ABS1204543C>
- Flores J. 2003. Establecimiento natural de plántulas de *Beaucarnea gracilis*, especie amenazada del valle de Tehuacán, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **48**: 85-89.
- Flores J, Briones O, Flores A, Sánchez-Colón S. 2004. Effect of depredation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedling of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* **58**: 1-18.  
DOI: [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(03\)00127-7](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(03)00127-7)
- Flores J, Jurado E. 1998. Germination and early growth traits of 14 plant species native to northern Mexico. *The Southwestern Naturalist* **43**: 40-46.
- Flores J, Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* **14**: 911-916.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02225.x>
- Flores J, Jurado E, Arredondo A. 2006. Effect of light on germination of seed of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research* **16**: 149-155. DOI: <https://doi.org/10.1079/SSR2006242>
- Flores J, Jurado E, Chapa-Vargas L, Ceroni-Stuva A, Dávila-Aranda P, Galíndez G, Gurvich, León-Lobos P, Ordóñez C, Ortega-Baes P, Ramírez-Bullón N, Sandoval A, Seal CE, Ullian T, Pritchard HW. 2011. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environmental and*



*Experimental Botany* **71**: 79-88.

DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.025>

Forget PM, Lambert J, Hulme PE, Vander Wall SB. 2005. *Seed fate: seed predation, seed dispersal and seedling establishment*. Wallingford: CABI, pp. 410.

ISBN: 0-85199-806-2

Fowler NL. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 89-110.

DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000513>

Fox J, Weisberg S. 2019. *An R companion to applied regression*. Third edition.

California: Sage Publications. ISBN: 9781544336473

Franco AC, Nobel PS. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**: 870-886. DOI: <https://doi.org/10.2307/2260991>

French K, Westoby M. 1992. Removal of vertebrate-dispersed fruits in vegetation on fertile and infertile soils. *Oecologia* **91**: 447-454.

DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00317636>

Froud-Williams RJ, Drennan DSH, Chancellor RJ. 1984. The influence of burial and dry-storage upon cyclic changes in dormancy, germination and response to light in seed of various arable weeds. *New Phytologist* **96**: 473-481.

DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1984.tb03581.x>

Fuentes ACD, Martínez-Salas E, Samain MS. 2020. *Beaucarnea gracilis*, *The IUCN Red List of Threatened Species* 2020: e.T136808246A137376199. DOI:

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-1RLTS.T136808246A137376199.en>

Consultado el 02 octubre 2020.

- García E. 1981. *Modificaciones al sistema climático de Köppen*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-Chávez J, Sosa VJ, Montaña C. 2010. Variation in post-dispersal predation of cactus seeds under nurse plant canopies in three plant associations of a semiarid scrubland in central Mexico. *Journal of Arid Environments* **74**: 54-62.  
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.07.016>
- García-Fayos P, Engelbrecht M, Bochet E. 2013. Post-dispersal seed anchorage to soil in semiarid plant communities, a test of the hypothesis of Ellner and Shmida. *Plant Ecology* **214**: 941-952.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0220-z>
- Garmin 2018. Garmin Ltd. *BaseCamp owner's manual*. Kansas, USA.
- Gauch HG, Whittaker RH, Wentworth TR. 1977. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *Journal of Ecology* **65**: 157-174.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/2259071>
- Gealy DR, Young FL, Morrow LA. 1985. Germination of mayweed (*Anthemis cotula*) achenes and seed. *Weed Science* **33**: 69-73.  
DOI: <https://doi.org/10.1017/S0043174500083946>
- Gelviz-Gelvez SA, Pavón-Hernández NP. 2013. Diversidad de especies arbustivas en una zona semiárida del centro de México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **19**: 1-13.  
DOI: <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2012.08.049>

- Gentry AH. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *In*: Hecht MK, Wallace B, Prance GT, eds. *Evolutionary biology*. Boston: Springer. pp. 1-84. ISBN: 978-1-4615-6968-8
- Gleason HA. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **53**: 7-26. DOI: <https://doi.org/10.2307/2479933>
- González-Medrano F. 2012. *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. México: INE-SEMARNAT. ISBN: 978-607-7908-69-2
- Grace JB. 2006. *Structural equation modelling and natural systems*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 365. ISBN: 9780511617799
- Grether R, Martínez-Bernal A, Luckow M, Zárate S. 2006. Fascículo 44. Mimosaceae Tribu Mimoseae. *In*: Novelo-Retana A, Medina-Lemus R, Ochoterena-Booth H, Salazar-Chávez GA, eds. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 1-108. ISBN 970-32-3866-1
- Grime JP. 1989. Seed banks in ecological perspective. *In*: Parker VT, Leck MA, Simpson RL, eds. *The ecology of seed banks*. London: Academic Press. pp. xv-xxii. ISBN-13: 978-1780641836
- Grime JP. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science* **277**: 1260-1261. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1260>
- Griz LMS, Machado ICS. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in Caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **17**: 303-321. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467401001201>

- Grossman GD, Freeman MC, Moyle PB, Whitaker Jr JO. 1982. Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage: a test of community theory. *The American Naturalist* **126**: 275-285.  
DOI: <https://doi.org/10.1086/284004>
- Günster A. 1994. Phenological niches of coexisting serotinous plants in the Namib desert. *Journal of tropical Ecology* **10**: 531-544.  
DOI: <https://doi.org/10.1017/S026646740000821X>
- Guo Q, Rundel PW, Goodall DW. 1998. Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications. *Journal of Arid Environments* **38**: 465-478. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.1997.0353>
- Guo Q, Rundel PW, Goodall DW. 1999. Structure of desert seed banks: comparisons across four North American desert sites. *Journal of Arid Environments* **42**: 1-14. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.1999.0502>
- Guo Q, Thompson DB, Valone TJ, Brown JH. 1995. The effects of vertebrate granivores and folivores on plant community structure in the Chihuahuan Desert. *Oikos* **73**: 251-259. DOI: <https://doi.org/10.2307/3545915>
- Gutterman Y. 1994. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting desert. *Botanical Review* **60**: 373-425.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02857924>
- Gutterman Y. 2000. Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev Desert, Israel. *Plant Species Biology* **15**: 113-125.  
DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2000.00032.x>

- Guzmán A, Stevenson PR. 2011. A new hypothesis for the importance of seed dispersal in time. *Revista de Biología Tropical* **59**: 1795-1803.  
ISSN: 0034-7744.
- Guzmán LM, Thompson PL, Viana DS, Vanschoenwinkel B, Horváth Z, Ptacnik R, Jeliazkov A, Gascón S, Lemmens P, Anton-Pardo M, Langenheder S, De Meester L, Chase JM. 2020. Disentangling metacommunity processes using metrics in space and time. *Preprint*.  
DOI: <https://doi.org/10.1101/2020.1029.361303>
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. *PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis*. Paleontologia Electronica 4. Oslo: Universidad de Oslo, pp. 9.
- Hanski I, Gilpin M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 3-16.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x>
- Hassler SK, Kreyling J, Beierkuhnlein C, Eisold J, Samimi C, Wagenseil H, Jentsch A. 2010. Vegetation pattern divergence between dry and wet season in a semiarid savanna-spatio-temporal dynamics of plant diversity in northwest Namibia. *Journal of Arid Environments* **74**: 1516-1524.  
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.05.021>
- Hayes CL, Talbot WA, Wolf BO. 2013. Woodrat herbivory influences saguaro (*Carnegiea gigantea*) reproductive output. *Journal of Arid Environments* **89**: 110-115. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.09.012>

- Heydel F, Cunze S, Bernhardt-Römermann M, Tackenberg O. 2014. Long-distance seed dispersal by wind: disentangling the effects of species traits, vegetation types, vertical turbulence and wind speed. *Ecological Research* **29**: 641-651. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11284-014-1142-5>
- Hernández HM, Cházaro M, Gómez-Hinostrosa C. 2017. *Echinocactus platyacanthus* (version modificada de la evaluación de 2013). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017: e.T152537A121477917. DOI: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RKTS.T152537A121477917.en>. Consultado el 01 October 2020.
- Holland JD, Molina-Freaner F. 2013. Hierarchical effects of rainfall, nurse plants, granivory and seed Banks on cactus recruitment. *Journal of Vegetation Science* **24**: 1053-1061. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12021>
- Holyoak M, Leibold MA, Mouquet N, Holt RD, Hoopes MF. 2005. Metacommunities. A framework for large-scale community ecology. In: Holyoak M, Leibold MA, Holt RD, eds. *Metacommunities. Spatial dynamics and ecological communities*. Chicago: Chicago University Press, pp. 1-31. ISBN: 9780226350646
- Hooper DU, Johnson LC. 1999. Nitrogen limitation in dryland ecosystems: responses to geographical and temporal variation in precipitation. *Biogeochemistry* **46**: 247-293. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01007582>
- Horn S, Raabe A, Will H, Tackenberg O. 2012. TurbSeed - a model for wind dispersal of seeds in turbulent currents based on publicly available climate data. *Ecological Modelling* **237-238**: 1-10. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.04.009>

- Howe HF, Richter WM. 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*: a within and between tree analysis. *Oecologia* **53**: 347-351.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00389011>
- Howe HF, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**: 201-228.  
DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>
- Hubbell SP. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* **19**: 166-172.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x>
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, Loo de Lao S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* **283**: 554-557.  
DOI: <https://doi.org/10.1126/science.283.5401.554>
- Hughes L, Dunlop M, French K, Leishman MR, Rice B, Rodgerson L, Westoby M. 1994. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology* **82**: 933-950. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261456>
- Hutchinson GE. 1957. Population studies animal ecology and demography – concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Biology* **22**: 415-427.
- Jakobsson A, Eriksson O. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* **88**: 494-502.  
DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880304.x>

- Jara-Guerrero A, de la Cruz M, Méndez M. 2011. Seed dispersal spectrum of woody species in south Ecuadorian dry forest: environmental correlates and the effect of considering species abundance. *Biotropica* **43**: 722-730.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00754.x>
- Jara-Guerrero A, Espinosa CI, Méndez M, De la Cruz M, Escudero A. 2020. Dispersal syndrome influences the match between seed rain and soil seed bank of woody species in a Neotropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* **31**: 995-1005. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12894>
- Jenkins DG. 2006. In search of quorum effects in metacommunity structure: species co-occurrence analyses. *Ecology* **87**: 1523-1531.  
DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1523:ISOQEI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1523:ISOQEI]2.0.CO;2)
- Jiménez M. 2009. *Invasividad de comunidades vegetales en una zona árida del trópico mexicano*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Jiménez M, Zavala-Hurtado JA, Martorell C, Vega E, Sandoval-Palacios E, Hernández-Cárdenas G, Rendón-Aguilar B. 2020. Despite dramatic local changes, the metacommunity structure of a semiarid scrub remains unaffected after 23 years. *Botanical Sciences* **98**: 264-277.  
DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2437>
- Jones NT, Germain RM, Grainger TN, Hall AM, Baldwin L, Gilbert B. 2015. Dispersal mode mediates the effect of patch size and patch connectivity on metacommunity diversity. *Journal of Ecology* **103**: 935-944.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12405>



Jordano P. 2014. Fruits and Frugivory. *In: Gallagher RS, ed. Seed: the ecology of regeneration in plant communities*. Oxfordshire: CABI, pp. 18-61.

ISBN: 978-1-78064-183-6

Jurado E, Flores J. 2005. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? *Journal of Vegetation Science* **16**: 559-564.

DOI: [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2005\)16\[559:ISDUEC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2005)16[559:ISDUEC]2.0.CO;2)

Justiniano M, Fredericksen T. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* **32**: 276–281.

DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00470.x>

Kalamees R, Zobel M. 2002. The role of the seed bank in gap regeneration in calcareous grassland community. *Ecology* **83**:1017-1025.

DOI: <https://doi.org/10.2307/3071910>

Keith SA, Newton AC, Morecroft MD, Golicher DJ, Bullock JM. 2011. Plant metacommunity structure remains unchanged during biodiversity loss in English woodlands. *Oikos* **120**: 302-310.

DOI: <https://doi.org/10.1111/j.16000706.2010.18775.x>

Kigel J. 1995. Seed germination in arid and semiarid regions. *In: Kigel J, Galili G, eds. Seed development and germination*. New York: Marcel Dekker, pp. 645-699.

ISBN 0-8247-9229-1

Kivilaan A, Bandurski RS. 1981. The one-hundred-year period for Dr. Beal's seed viability experiment. *American Journal of Botany* **68**: 1290-1292.

DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1981.tb07838.x>

- Kiviniemi K, Eriksson O. 1999. Dispersal, Recruitment and Site Occupancy of Grassland Plants in Fragmented Habitats. *Oikos* **86**: 241-253.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/3546442>
- Kjellsson G. 1992. Seed banks in Danish deciduous forest: species composition, seed influx and distribution pattern in soil. *Ecography* **15**: 86-100.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1992.tb.00012.x>
- Kolar SC, Lodge MD. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 199-204.  
DOI: [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(01)02101-2)
- Kovach WL. 2007. MVSP – *A multivariate statistical package for windows*, ver. 3.13. Wales: Kovach Computing Services.  
<https://www.kovcomp.co.uk/mvsp/index.html>
- Lambert JE, Garber PA. 1998. Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. *American Journal of Primatology* **45**: 9-28. DOI: [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1998\)45:1<9:AID-AJP3>3.0.CO;2-#](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)45:1<9:AID-AJP3>3.0.CO;2-#)
- Lande R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**: 5-13. DOI: <https://doi.org/10.2307/3545743>
- Lavorel S, Lebreton JD. 1992. Evidence for lottery recruitment in Mediterranean old fields. *Journal of Vegetation Science* **3**: 91-100.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/3236002>
- Law R, Morton RD. 1993. Alternative permanent state of ecological communities. *Ecology* **74**: 1347-1361. DOI: <https://doi.org/10.2307/1940065>

- Leibold MA. 1995. The niche concept revisited mechanistic models and community context. *Ecology* **76**: 1371-1382. DOI: <https://doi.org/10.2307/1938141>
- Leibold MA. 1998. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology* **12**: 95-110.  
DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1006511124428>
- Leibold MA, Chase JM, Ernest SKM. 2017. Community assembly and the functioning of ecosystems: how metacommunity processes alter ecosystems attributes. *Ecology* **98**: 909-919. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.1697>
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet M, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**: 601-613.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Leibold MA, McPeck MA. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* **87**: 1399-1410.  
DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1399:COTNAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1399:COTNAN]2.0.CO;2)
- Leibold MA, Mikkelsen GM. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of metacommunity structure. *Oikos* **97**: 237-250.  
DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970210.x>
- Leibold MA, Norberg J. 2004. Biodiversity in metacommunities: Plankton as complex adaptive systems? *Limnology and Oceanography* **49**: 1278-1289.  
DOI: [https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.4\\_part\\_2.1278](https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.4_part_2.1278)

- Leishman MR, Masters GJ, Clarke IP, Brown VK. 2000. Seed bank dynamics: the role of fungal pathogens and climate change. *Functional Ecology* **14**: 293–299.  
DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00425.x>
- Leishman MR, Westoby M. 1998. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology* **12**: 480-485. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00215.x>
- Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M, eds. *Seed: The ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford: CAB International. pp. 31-57.  
ISBN-13: 978-0851994321
- Lepš J, Brown VK, Diaz LTA, Gormsen D, Hedlund K, Kailová J, Korthals GW, Mortimer SR, Rodriguez-Barrueco C, Roy J, Santa Regina I, van Dijk C, van der Putten WH. 2001. Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. *Oikos* **92**:123-134.  
DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920115.x>
- Levin SA. 2000. Multiple scales and the maintenance of biodiversity. *Ecosystems* **3**: 498-506. DOI: <https://doi.org/10.1007/s100210000044>
- Levine JM. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* **288**: 852-854.  
DOI: <https://doi.org/10.1126/science.288.5467.852>
- Lockwood LJ, Cassey P, Blackburn T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 223-228.  
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>

- Loeuille N, Leibold MA. 2008. Evolution in metacommunities: on the relative importance of species sorting and monopolization in structuring communities. *The American Naturalist* **171**: 788-799. DOI: <https://doi.org/10.1086/587745>
- Lonsdale WM. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* **80**: 1522-1536.  
DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1522:GPOPIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1522:GPOPIA]2.0.CO;2)
- López-Ferrari AR, Espejo-Serna A. 2014. Fascículo 122. Bromeliaceae. In: Medina-Lemus R, Sánchez-Ken JG, García-Mendoza A, Arias-Montes S, eds. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 1-142. ISBN 978-607-02-6118-3
- López-González C, Presley SJ, Lozano A, Stevens RD, Higgins CL. 2012. Metacommunity analysis of mexican bats: environmentally mediated structure in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography* **39**: 177-192.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.13652699.2011.02590.x>
- López-Pintor A, Gómez-Sal A, Rey-Benayas JM. 2006. Shrubs as a source of spatial heterogeneity- the case of *Retama sphaerocarpa* in Mediterranean pastures of central Spain. *Acta Oecologica* **29**: 247-255.  
DOI: <https://doi.org/j.actao.2005.11.001>
- López RP. 2003. Soil seed banks in the semi-arid Prepuna of Bolivia. *Plant Ecology* **168**: 85-92. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1024490312759>

- Loreau M, Mouquet N. 1999. Immigration and the maintenance of local species diversity. *The American Naturalist* **154**: 427-440.  
DOI: <https://doi.org/10.1086/303252>
- Lortie JC, Brooker WR, Choler P, Kikvidze Z, Michalet R, Pugnaire IF, Callaway MR. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**: 433-438.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Louda SM, Keeler KH, Holt RD. 1990. Herbivory influences on plant performance and competitive interactions. *Perspectives on Plant Competition* **75**: 413-44.  
DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-294452-9.50023-0>
- MacArthur RH, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* **101**: 377-387.  
DOI: <https://doi.org/10.1086/282505>
- MacArthur RH, Wilson EO. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press. ISBN: 9780691088365
- Maguire JD. 1962. Speed of germination- aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science* **2**: 176-177.  
DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1962.0011183X000200020033x>
- Mahall BE, Callaway RM. 1992. Root communication mechanisms and intra-community distributions of two Mojave Desert shrubs. *Ecology* **73**: 2145-2151.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/1941462>
- Mailly D, Turbis S, Chazdon RL. 2013. SOLARCALC 7.0: An enhanced version of a program for the analysis of hemispherical canopy photographs. *Computers and electronics in Agriculture* **97**: 15-20.

DOI: <https://doi.org/10.1016/j.compag.2013.06.004>

Mandak B, Pyšek P. 2001. Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittate*: the role of heterocarpy. *Journal of Ecology* **89**: 159-165.

DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00536.x>

Mandak B, Zákavský P, Mahelka V, Placková I. 2012. Can soil seed banks serve as genetic memory? A study of three species with contrasting life history strategies. *PLoS ONE* **7**: e49471.

DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049471>

Marco DE, Montemurro MA, Cannas SA. 2011. Comparing short and long-distance dispersal: modelling and field case studies. *Ecography* **34**: 671-682.

DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06477.x>

Martínez-López V, Zapata V, de la Rúa P, Robledano F. 2019. Uncovering mechanisms of bird seed dispersal in semiarid environments to help to restore them. *Ecosphere* **10**: e02673. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.2673>

Matias MG, Mouquet N, Chase JM. 2013. Dispersal stochasticity mediates species richness in source-sink metacommunities. *Oikos* **122**: 395-402.

DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20479.x>

McAuliffe JR. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran Desert tree, *Cercidium microphyllum*. *Ecology* **67**: 276-280.

DOI: <https://doi.org/10.2307/1938533>

McAuliffe JR. 1998. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *The American Naturalist* **131**: 459-490.

DOI: <https://doi.org/10.1086/284802>

- McAuliffe JR, Hamerlynck ER. 2010. Perennial plant mortality in the Sonoran and Mojave Deserts in response to severe, multi-year drought. *Journal of Arid Environments* **74**: 885–896. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.01.001>
- McDonald AW, Bakker JP, Vegelin K. 1996. Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. *Journal of Vegetation Science* **7**: 157-164. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236315>
- McGarigal K, Cushman S, Stafford S. 2000. *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. New York: Springer-Verlag. ISBN: 987-1-4612-1288-1
- Medeiros AS, Drezner TD. 2012. Vegetation, climate, and soil relationships across the Sonora desert. *Ecoscience* **19**: 1-13.  
DOI: <https://doi.org/10.2980/19-2-3485>
- Meiners SJ, Pickett ST, Cadenasso ML. 2001. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land. *Ecography* **24**: 633-644.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00525.x>
- Metzner K, Gachet S, Rocarpin P, Saatkamp A. 2017. Seed bank, seed size and dispersal in moisture gradients of temporary pools in Southern France. *Basic and Applied Ecology* **21**: 13-22.  
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.06.003>
- Miller TJ, Quintana-Ascencio PF, Maliakal-Witt S, Menges ES. 2012. Metacommunity dynamics over 16 years in a pyrogenic shrubland. *Conservation Biology* **26**: 357-366.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01807.x>



- Minchin PR. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* **69**: 89-107.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00038690>
- Miranda F. 1948. Datos sobre la vegetación en la Cuenca Alta del Río Papaloapan. *Anales del Instituto de Biología* **19**: 333-364.
- Miriti MN. 2007. Twenty years of changes in spatial association and community structure among desert perennials. *Ecology* **88**: 1177-1190.  
DOI: <https://doi.org/10.1890/06-1006>
- Moles AT, Westoby M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* **92**: 372-383.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-477.2004.00884.x>
- Montaño-Arias NM, García-Sánchez R, Ochoa de la Rosa G, Monroy-Ata A. 2006. Relación entre la vegetación arbustiva, el mezquite y el suelo de un ecosistema semiárido en México. *Terra Latinoamericana* **24**:193-205.
- Montiel S, Montaña C. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan desert. *Plant Ecology* **166**: 241-248. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1023255314277>
- Moreno-de las Heras M, Turnbull L, Wainwright J. 2016. Seed-bank structure and plant-recruitment conditions regulate the dynamics of a grassland-shrubland Chihuahuan ecotone. *Ecology* **97**: 2303-2318.  
DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.1446>
- Morisita M. 1962. Id-index, a measure of dispersion of individuals. *Researches on Population Ecology* **4**: 1-7. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02533903>

- Moritz C, Meynard CN, Devictor V, Guizien K, Labrune J, Guarini M, Mouquet N. 2013. Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. *Oikos* **122**: 1401-1410.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00377.x>
- Morone L, Cueto VR, Milesi FA, Lopez de Casenave J. 2004. Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal of Botany* **82**: 1809-1816.  
DOI: <https://doi.org/10.1139/b04-143>
- Mouquet N, Moore JL, Loreau M. 2002. Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters* **5**: 56-65. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00281.x>
- Mouquet N, Loreau M. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist* **162**: 544-557. DOI: <https://doi.org/10.1086/378857>
- Mueller EN, Wainwright J, Parsons AJ. 2008. Spatial variability of soil and nutrient characteristics of semi-arid grasslands and shrublands, Jornada Basin, New Mexico. *Ecohydrology* **1**: 3-12. DOI: <https://doi.org/10.1002/eco.1>
- Muller CH. 1953. The association of desert annuals with shrubs. *American Journal of Botany* **40**: 53-60. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1953.tb06449.x>
- Muller-Landau HC, Hardesty BD. 2005. Seed dispersal of woody plants in tropical forests: concepts, examples, and future directions. *In*: Burslem D, Pinard M, Hartley S, eds. *Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 267-309.  
ISBN: 9780511541971

- Muller-Landau HC, Wright SJ, Calderón O, Condit R, Hubbell SP. 2008. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal Ecology* **96**: 653-667. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01399.x>
- Muro-Pérez G, Jurado E, Flores J, Sánchez-Salas. 2014. Effect of seed burial in different soils on the germination of three specially protected cactus species. *The Southwestern Naturalist* **59**: 344-348.  
DOI: <https://doi.org/10.1894/MLA-06.1>
- Naeem S, Knops JMH, Tilman D, Howe KM, Kennedy T, Gale S. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* **91**:97–108. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910108.x>
- Nathan R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* **313**: 786-788.  
DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1124975>
- Nathan R, Katul GG, Horn HS, Thomas SM, Oren R, Avissar R, Pacala SW, Levin SA. 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature* **418**: 409-413. DOI: <https://doi.org/10.0138/nature00844>
- Nathan R, Muller-Landau HC. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* **15**: 278-285. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Nathan R, Schurr FM, Spiegel O, Steinitz O, Trakhtenbrot A, Tsoar A. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* **23**: 638-647. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>

- Navarro T, Pascual V, Alados CL, Cabezudo B. 2009. Growth forms, dispersal strategies and taxonomic spectrum in a semi-arid shrubland in SE Spain. *Journal of Arid Environments* **73**: 103-112.  
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.09.009>
- Nekola JC, White PS. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* **26**: 867-878.  
DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x>
- Newton AC, Walls RM, Golicher D, Keith SA, Diaz A, Bullock JM. 2012. Structure, composition and dynamics of calcareous grassland metacommunity over a 70-year interval. *Journal of Ecology* **100**: 196-209.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01923.x>
- Niering WA, Whittaker RH, Lowe CH. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. *Science* **142**: 15-23. DOI: [10.1126/science.142.3588.15](https://doi.org/10.1126/science.142.3588.15)
- Noy-Meir I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **4**: 25–51.  
DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000325>
- Ochoa-Ochoa LM, Whittaker RJ. 2014. Spatial and temporal variation in amphibian metacommunity structure in Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **30**: 537-549. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467414000388>
- Ogle K, Reynolds JF. 2004. Historical, revised and new paradigms on the role of precipitation pulses in structuring desert plant community composition and productivity. *Oecologia* **141**: 282-294.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1507-5>

- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H. 2016. *Community ecology package*. <https://cran.r-project.org>, <https://github.com/vegandevs/vegan>
- Onstein RE, Kissling WD, Chatrou LW, Couvreur TLP, Morlon H, Sauquet H. 2019. Which frugivory-related traits facilitated historical long-distance dispersal in the custard apple family (Annonaceae)? *Journal of Biogeography* **46**: 1874-1888. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13552>
- Ooi MKJ, Auld TD, Denham AJ. 2012. Project soil temperature increase and seed dormancy response along an altitudinal gradient: implications for seed bank persistence under climate change. *Plant Soil* **353**: 289-303. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1032-3>
- Osorio-Beristain OA, Valiente-Banuet A, Dávila P, Medina R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad  $\beta$  en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **59**: 35-58.
- Pake CE, Venable DL. 1996. Seed banks in desert annuals: Implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* **77**: 1427-1435. DOI: <https://doi.org/10.2307/2265540>
- Patterson BD, Atmar W. 1986. Nested subset and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* **28**: 65-82. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x>

- Peñuelas J, Filella I, Zhang X, Llorens L, Ogaya R, Lloret F, Comas P, Estiarte M, Terradas, J. 2004. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist* **161**: 837–846.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01003.x>
- Perroni-Ventura Y, Montaña C, García-Oliva F. 2006. Relationship between soil nutrient availability and plant species richness in a tropical semi-arid environment. *Journal of Vegetation Science* **17**: 719-728.  
DOI: [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2006\)17\[719:RBSNAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2006)17[719:RBSNAA]2.0.CO;2)
- Perroni-Ventura Y, Montaña C, García-Oliva F. 2010. Carbon-nitrogen interactions in fertility island soil from a tropical semi-arid ecosystem. *Functional Ecology* **24**: 233-242. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01610.x>
- Peters DPC, Bestelmeyer BT, Herrick JE, Frederickson EL, Monger HC, Havstad KM. 2006. Disentangling complex landscapes: new insights into arid and semiarid system dynamics. *BioScience* **56**: 491–501.  
DOI: [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[491:DCLNII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[491:DCLNII]2.0.CO;2)
- Peters EM, Martorell C, Ezcurra E. 2011. The effects of serotiny and rainfall-cued dispersal on fitness: bet-hedging in the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Population Ecology* **53**: 383-392.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/s10144-010-0239-0>
- Philippi T. 1993. Bet-hedging germination of desert annuals: beyond the first year. *The American Naturalist* **142**: 474-487. DOI: <https://doi.org/10.1086/285550>

- Plue J, Goyens G, Van Meirvenne M, Verheyen K, Hermy M. 2010. Small-scale seed-bank patterns in a forest soil. *Seed Science Research* **20**: 13-22.  
DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258509990201>
- Plue J, Hermy M. 2012. Consistent seed bank spatial structure across semi-natural habitats determines plot sampling. *Journal of Vegetation Science* **23**: 505-516.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01361.x>
- Poschlod P, Abedi M, Bartelheimer M, Drobnik J, Rosbakh S, Saatkamp A. 2013. Seed ecology and assembly rules in plant communities. *In*: van der Maarel E, Franklin J, eds. *Vegetation ecology*. UK: John Wiley & Son, pp. 164-202.  
ISBN: 978-444-33888-1
- POWO. 2019. Plants of the world online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.plantsoftheworldonline.org>,  
revisado de enero a diciembre de 2020.
- Presley SL, Higgins CL, Willig MR. 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* **119**: 980-917.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18544.x>
- Press WH, Teukolsky SA, Vetterling WT, Flannery BP. 1992. *Numerical recipes in C*. Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0-521-43064-X
- Price MV, Joyner JW. 1997. What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology* **78**: 764-773.  
DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0764:WRAATD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0764:WRAATD]2.0.CO;2)

- Price MV, Reichman OJ. 1987. Distribution of seed in Sonora desert soils: implications for *Heteromyid* rodent foraging. *Ecology* **68**: 1797-1811.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/1939871>
- Pueyo Y, Kéfi S, Alados CL, Rietkerk M. 2008. Dispersal strategies and spatial organization of vegetation in arid ecosystems. *Oikos* **117**: 1522-1532.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16735.x>
- Pugnaire FI, Haase P, Puigdefábregas J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* **77**: 1420-1426.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/2265539>
- Qian H, Shimono A. 2012. Effects of geographic distance and climatic dissimilarity on species turnover in alpine meadow communities across a broad spatial extent on the Tibetan Plateau. *Plant Ecology* **213**: 1357-1364.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0095-4>
- Rahel FJ. 1990. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *The American Naturalist* **136**: 328-344.  
DOI: <https://doi.org/10.1086/285101>
- Raup DM, Crick RE. 1979. Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology* **53**: 1213–1227.
- R Development Core Team 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.  
<http://www.Rproject.org/>.



- R Development Core Team. 2020. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.  
<http://www.Rproject.org/>.
- Renard D, Schatz B, McKey D. 2010. Ant nest architecture and seed burial depth: implications for seed fate and germination success in a myrmecochorous savanna shrub. *Ecociencia* **17**: 194-202.  
DOI: <https://doi.org/10.2980/17-2-3335>
- Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ, Rejmánek M. 2000. Plant invasion: the role of mutualisms. *Biological Reviews* **75**: 65-93.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00041.x>
- Richardson DM, Pyšek P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* **30**: 409-431. DOI: <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
- Rico-Arce ML, Fonseca RM. 2005. No. 25. Acacieae (Mimosaceae). *In*: Diego-Pérez N, Fonseca RM, eds. *Flora de Guerrero*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN 970-32-2749-X
- Rivas-Arancibia SP, Montaña C, Velasco-Hernández JX, Zavala-Hurtado JA. 2006. Germination responses of annual plants to substrate type, rainfall, and temperature in a semi-arid inter-tropical region in Mexico. *Journal of Arid Environments* **67**: 416-427. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.03.005>

- Rivera-Lugo M, Solano E. 2012. Fascículo 99. Nolinaceae Nakai. *In*: Medina-Lemos R, Sánchez-Ken JG, García-Mendoza A, Arias S, eds. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN 986-36-3108-8
- Roberts HA. 1981. Seed banks in soils. *In*: Coaker TH, ed. *Advances in applied biology* 6:1-55. London: Academic Press. ISSN: 0735-3480
- Robinson GR, Quinn JF, Stanton ML. 1995. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual Grassland. *Ecology* **76**: 786-794.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/1939344>
- Rojas-Aréchiga M, Batis, A. 2001. Las semillas de cactáceas... ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **46**: 76-82.
- Rojas-Aréchiga M, Orozco-Segovia A, Vázquez-Yanes C. 1997. Effect light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán valley in Puebla, Mexico. *Journal of Arid Environments* **36**: 571-578.  
DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0218>
- Rojas-Aréchiga M, Vázquez-Yanes C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* **36**: 571-578.  
DOI: <https://doi.org/10.1006/jare1999.0582>
- Rojas-López ML, González-González CG, Jiménez M, Zavala-Hurtado JA. 2017. To nurse or not to nurse: *Mammillaria carnea* seems to prefer microsites with higher radiation incidence beneath nurse-plants canopy. *Congress of the International Organization for succulent Plant Study* **34**.

- Römermann C, Tackenberg O, Poschlod P. 2005. How to predict attachment potential of seeds to sheep and cattle coat from simple morphological seed traits. *Oikos* **110**: 219-230.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13911.x>
- Royo AA, Ristau TE. 2012. Stochastic and deterministic processes regulate spatio-temporal variation in seed bank diversity. *Journal Vegetation Science* **24**: 724-734. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12011>
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. México: Limusa. ISBN: 968-18-0002-8
- Rzedowski GC, Rzedowski J. 2001. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. 2ª ed. México: Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN 978-607-7607-36-6
- Saatkamp A, Poschlod P, Venable L. 2013. The functional role of soil seed banks in natural communities. In: Gallagher R, eds. *Seeds - The ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford: CABI, pp. 263-295.  
ISBN-13: 978-1780641836
- Salisbury EJ. 1976. Seed output and the efficacy of dispersal by wind. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* **192**: 323-329.  
DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.1976.0016>
- Sallon S, Sólówey E, Cohen Y, Korchinsky R, Egli M, Woodhatch I, Simchoni O, Mordechai K. 2008. Germination, genetics, and growth of an ancient date seed. *Science* **320**: 1464. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1153600>

- Sandoval-Palacios E. 2010. *Patrones de variación espacio-temporal del matorral xerófilo en la subcuenca de Zapotitlán, Puebla*. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana.
- Santini BA, Martorell C. 2013. Does retained-seed priming drive the evolution of serotiny in drylands? An assessment using the cactus *Mammillaria hernandezii*. *American Journal of Botany* **100**: 365-373.  
DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1200106>
- Sax DF, Gaines SD. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 561-566.  
DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00224-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00224-6)
- Schiffman PM, Johnson WC. 1992. Sparse buried seed bank in a southern Appalachian oak forest: implications for succession. *The American Midland Naturalist* **127**: 258-267. DOI: <https://doi.org/10.2307/2426532>
- Schwinning S, Sala OE. 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* **141**: 211-220.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1520-8>
- Seidler TG, Plotkin JB. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PloS Biology* **4**: e344. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040344>
- SEMARNAT. 2013. *Programa de manejo. Reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán*. México: SEMARNAT. ISBN: 978-607-8246-55-7

- SEMARNAT, Dirección General de Estadística e Información Ambiental, 2014, con base en: «acuerdo por el que se da a conocer la lista de especies y poblaciones prioritarias para la conservación», DOF, 05/03/2014.  
[https://dgeiawf.semarnat.gob.mx:8080/ibi\\_apps/WFServlet?IBIF\\_ex=D3\\_BIODIV02\\_16D&IBIC\\_user=dgeia\\_mce&IBIC\\_pass=dgeia\\_mce](https://dgeiawf.semarnat.gob.mx:8080/ibi_apps/WFServlet?IBIF_ex=D3_BIODIV02_16D&IBIC_user=dgeia_mce&IBIC_pass=dgeia_mce)
- Shanafelt DW, Dieckmann U, Jonas M, Franklin O, Loreau M, Perrings C. 2015. Biodiversity, productivity, and the spatial insurance hypothesis revisited. *Journal of Theoretical Biology* **380**: 426-435.  
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.06.017>
- Shea K, Chesson P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 170-176.  
DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- Shen-Miller J, Mudgett MB, Schopf JW, Clarke S, Berger R. 1995. Exceptional seed longevity and robust growth: ancient sacred lotus from China. *American Journal of Botany* **82**: 1367-1380.  
DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12673.x>
- Shreve F. 1929. Changes in desert vegetation. *Ecology* **10**: 364-373.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/1931144>
- Shreve F. 1931. Physical conditions in sun and shade. *Ecology* **12**: 96-104.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/1932935>
- Shreve F, Hinckley AL. 1937. Thirty years of change in desert vegetation. *Ecology* **18**: 463-478. DOI: <https://doi.org/10.2307/1930573>

- Siefert A, Ravenscroft C, Weiser MD, Swenson NG. 2012. Functional beta diversity patterns reveal deterministic community assembly processes in eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography* **22**: 682-691.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12030>
- Siewert W, Tielbörger K. 2010. Dispersal-dormancy relationships in annual plants: putting model predictions to the test. *The American Naturalist* **176**: 490-500.  
DOI: <https://doi.org/10.1086/656271>
- Silvertown J, Wilson JB. 1994. Community structure in a desert perennial community. *Ecology* **75**: 409-417. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939544>
- Simberloff D. 1983. Competition theory, hypothesis testing, and other community ecological buzzwords. *American Naturalist* **122**: 626-635.  
DOI: <https://doi.org/10.1086/284163>.
- Sorensen EA. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 443-463.  
DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.002303>
- Southwood TRE. 1996. The Croonian lecture 1995. Natural communities: structure and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences* **341**: 1113-1129. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0097>
- Srivastava DS, Kolasa J, Bengtsson J, Gonzalez A, Lawler SP, Miller TE, Munguia P, Romanuk T, Schneider DC, Trzcinski MK. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 379-384. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.010>

- Stewart J, Parsons AJ, Wainwright J, Okin GS, Bestelmeyer BT, Fredrickson EL, Schlesinger WH. 2014. Modelling emergent patterns of dynamic desert ecosystems. *Ecological Monographs* **84**: 373-410.  
DOI: <https://doi.org/10.1890/12-1253.1>
- Tackenberg O. 2003. Modeling long-distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecological Monographs* **73**: 173-189.  
DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2003\)073\[0173:LMDOPD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2003)073[0173:LMDOPD]2.0.CO;2)
- Talaga S, Dézerald O, Carteron A, Petitclerc F, Leroy C, Céréghino R, Dejean A. 2015. Tank bromeliads as natural microcosms: a facultative association with ants influences the aquatic invertebrate community structure. *Comptes Rendus Biologies* **338**: 696-700. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.crvl.2015.05.006>
- Tercero-Bucardo N, Rovere AE. 2010. Patrones de dispersión de semillas y colonización de *Misodendrum punctulatum* (Misodendraceae) en un matorral postfuego de *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae) del noroeste de la Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* **83**: 375-386.  
DOI: <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2010000300005>
- Theoharides AK, Dukes SJ. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* **176**: 256-273.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x>
- Thompson K. 1987. Seed and seed Banks. *New Phytologist* **106**: 23-34.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04680.x>

- Thompson K. 2000. The functional ecology of soil seed banks. *In*: Fenner M, ed. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford: CABI, pp. 215-236 ISBN: 9780851994321
- Thompson K, Band SR, Hodgson JG. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* **7**: 236-241. DOI: <https://doi.org/10.2307/2389893>
- Thompson PL, Guzman LM, De Meester L, Horváth Z, Ptacnik R, Vanschoenwinkel B, Viana DS, Chase JM. 2020. A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. *Ecology Letters* **23**: 1314-1329. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.13568>
- Thorsen MJ, Dickinson KJM, Seddon PJ. 2009. Seed dispersal systems in the New Zealand flora. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **11**: 285-309. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.06.001>
- Tilman D. 1982. *Resource competition and community structure*. *Monographs in population biology* 17. Princeton: Princeton University Press, 296. ISBN: 9780691083025
- Tilman D. 1988. Ecological experimentation: strengths and conceptual problems. *In*: Likens GE, ed. *Long-term studies in ecology*. New York: Springer, pp. 136-157. ISBN: 978-1-4615-7358-6
- Tilman D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75**: 2-16. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939377>
- Tilman D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**: 81-92. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0081:CIRLAG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0081:CIRLAG]2.0.CO;2)



- Tilman D. 2004. Niche trade-offs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **101**:10854-10861. DOI: <https://doi.org/10.1037/pnas.0403458101>
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. 1997. The Influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**: 1300-1302. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Traba J, Azcárate FM, Peco B. 2004. From what depth do seed emerge? A soil seed bank experiment with Mediterranean grassland species. *Seed Science Research* **14**: 297-303. DOI: <https://doi.org/10.1079/SSR2004.179>
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western amazonian forests. *Science* **299**: 241-244. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1078037>
- Turner RM, Alcorn SM, Olin G, Booth JA. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* **127**: 95-102. DOI: <https://doi.org/10.1086/336348>
- Ugalde-Ávila J, Granados-Sánchez D, Sánchez-González A. 2008. Sucesión en el matorral desértico de *Larrea tridentata* (DC.) COV. en la Sierra de Catorce, San Luis Potosí, México. *Terra Latinoamericana* **26**:153-160. ISSN: 2395-8030
- Valencia-Díaz S, Montaña C. 2003. Effects of seed age, germination substrate, gibberellic acid, light, and temperature on seed germination on *Flourensia cernua* (Asteraceae), a Chihuahuan desert shrub. *The Southwestern Naturalist* **48**: 1-13.

- DOI: [https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2003\)048<0001:EOSAGS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2003)048<0001:EOSAGS>2.0.CO;2)
- Valenta K, Nevo O. 2020. The dispersal syndrome hypothesis: how animals shaped fruit traits, and how they did not. *Functional Ecology* **34**: 1158-1169.
- DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13564>
- Valenta K, Steffens TS, Rafaliarison RR, Chapman CA, Lehman SM. 2015. Seed bank in Savanna, forest fragments, and continuous forest edges differ in a tropical dry forest in Madagascar. *Biotropica* **47**: 435-440.
- DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12228>
- Valiente-Banuet A, Ezcurra E. 1991. Shade as cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan valley, Mexico. *Journal of Ecology* **79**: 961-971.
- DOI: <https://doi.org/10.2307/2261091>
- Valiente-Banuet A, Vite F, Zavala-Hurtado JA. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* **2**: 14-11. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235892>
- van der Pijl L. 1969. Evolutionary action of tropical animals on the reproduction of plants. *Biological Journal of the Linnean Society* **1**: 85- 96.
- DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1969.tb01814.x>
- Vander Wall SB. 1993. A model of caching depth: implications for scatter hoarders and plant dispersal. *The American Naturalist* **141**: 217-323.
- DOI: <https://doi.org/10.1086/285470>

- Vandvik V, Klanderud K, Meineri E, Maren IE, Töpper J. 2015. Seed banks are biodiversity reservoirs: species-area relationships above versus below ground. *Oikos* **125**: 218-228. DOI: <https://doi.org/10.1111/oik.02022>
- Venable DL. 2007. Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology* **88**: 1086-1090. DOI: <https://doi.org/10.1890/06-1495>
- Venable DL, Brown JS. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risks in variable environments. *American Naturalist* **131**: 360-384. DOI: <https://doi.org/10.1086/284795>
- Venable DL, Flores-Martínez A, Muller-Landau HC, Barron-Gafford G, Becerra JX. 2008. Seed dispersal of desert annuals. *Ecology* **89**: 2218-2227. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-0386.1>
- Venable WN, Ripley BD. 2002. *Modern applied statistics with S*. 4a. ed. New York: Springer. ISBN 978-0-387-21706-2
- Villaseñor JL, Dávila P, Chiang F. 1990. Fitogeografía del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **50**: 135-149. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1381>
- Vite F, Zavala-Hurtado JA, Armella MA, García MD. 1992. *Regionalización y caracterización macroclimática del matorral xerófilo. Superficies de respuesta a variables climáticas de once géneros de plantas característicos de este tipo de vegetación. Carta escala 1:8 000 000. Atlas Nacional de México*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

- Vittoz P, Engler R. 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* **117**: 109-124.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/s00035-007-0797-8>
- von Blanckenhagen B, Poschlod P. 2005. Restoration of calcareous grasslands: the role of the soil seed bank and seed dispersal for recolonization processes. *Biotechnology Agronomy Society and Environment* **9**:143-149.
- Von Holle B. 2013. Environmental stress alters native-nonnative relationships at the community scale. *Biological Invasions* **15**: 417-427.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0297-7>
- Wainwright J, Parsons AJ, Schlesinger WH, Abrahams AD. 2002. Hydrology-vegetation interactions in areas of discontinuous flow on a semi-arid bajada, southern New Mexico. *Journal of Arid Environments* **51**: 319–330.  
DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.2002.0970>
- Wagner M, Mitschunas N. 2008. Fungal effects on seed bank persistence and potential applications in weed biocontrol a review. *Basic and Applied Ecology* **9**: 191–203. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.02.003>
- Walck JL, Baskin JM, Baskin CC, Hidayati SN. 2005. Defining transient and persistent seed banks in species with pronounced seasonal dormancy and germination patterns. *Seed Science Research* **15**: 189-196.  
DOI: <https://doi.org/10.1079/SSR2005209>
- Walck JL, Hidayati SN, Dixon KW, Thompson K, Poschlod P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology* **17**: 2145-2161.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>

- Wang X, Wiegand T, Wolf A, Howe R, Davies SJ, Hao Z. 2011. Spatial patterns of tree species richness in two temperate forests. *Journal Ecology* **99**: 1382-1393. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01857.x>
- Warzecha B, Parker VT. 2014. Differential post-dispersal seed predation drives chaparral seed bank dynamics. *Plant Ecology* **215**: 1313-1322. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0389-9>
- Westerman PR, Liebman M, Heggenstaller H, Forcella F. 2006. Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed seed losses due to predation. *Weed Science* **54**: 566-574. DOI: <https://doi.org/10.1614/WS-05-067R.1>
- Westoby M, Rice BL, Howell JC. 1990. Seed size and plant growth form as factors in dispersal spectra. *Ecology* **71**: 1307-1315. DOI: <https://doi.org/10.2307/1938268>
- Wetterer JK, Himler AG, Yospin MM. 2001. Foraging ecology of the desert leaf-cutting ant, *Acromyrmex versicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **37**: 633-649. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00364324>
- Willems JH, Huijsmans GA. 1994. Vertical seed dispersal by earthworms: a quantitative approach. *Ecography* **17**: 124-130. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1994.tb00084.x>
- Willson MF, Irvine AK, Walsh NG. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New-Zealand plant-communities, with geography comparisons. *Biotropica* **21**: 133- 147.

- Willson MF, Rice BL, Westoby M. 1990. Seed dispersal spectra: a comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science* **1**: 547-562.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/3235789>
- Willson M, Traveset A. 2000. The ecology of seed dispersal. In: Fenner M, ed. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2nd Edition. New York: CAB International, pp: 85-110. ISBN: 9780851994321
- Wilson DS. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* **73**: 1984-2000.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/1941449>
- Wilson JB. 2011. The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science* **22**: 184-195. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01226.x>
- Wookey PA, Robinson CH, Parsons AN, Welker JM, Press MC, Callaghan TV, Lee JA. 1995. Environmental constraints on the growth, photosynthesis and reproductive development of *Dryas octopetala* at a high Arctic polar semi-desert, Svalbard. *Oecologia* **102**: 478-489.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00341360>
- Wunderle JM. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* **99**: 223-235. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00208-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00208-9)
- Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall, pp. 663.  
ISBN: 0-13-081542-X

- Zavala-Hurtado JA. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia y ausencia de las especies. *Biotica* **7**: 99-119.
- Zavala-Hurtado JA, Valverde PL, Díaz-Solís A, Vite F, Portilla E. 1996. Vegetation-environment relationships based on a life forms classification in a semiarid region of Tropical Mexico. *Revista de Biología Tropical* **44**: 561-570.
- Zobel M, Otsus M, Liira J, Moora M, Möls T. 2000. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* **81**: 3274-3282.  
DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[3274:ISSSRL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[3274:ISSSRL]2.0.CO;2)

## **APÉNDICES**



**Apéndice I. Características morfológicas y funcionales de las 63 especies presentes en la metacomunidad del valle de Zapotitlán, Puebla**

Especie	Dehiscencia	Tipo de fruto	Estructura	longitud (mm)	ancho (mm)	peso (mg)	Distancia de vuelo (cm)	Adhesión (%)	Tiempo de adhesión (seg)
<i>Aeschynomene americana</i>	Dehiscente	seco	pelos	6.32	3.89	0.002	74.80	58	3.0
<i>Agave kerchovei</i>	Dehiscente	seco	alas	3.64	2.44	0.003	108.71	6	6.1
<i>Agave macroacantha</i>	Dehiscente	seco	alas	6.03	4.44	0.005	104.00	10	7.6
<i>Agave marmorata</i>	Dehiscente	seco	alas	6.70	5.05	0.004	72.05	42	40.6
<i>Agave triangularis</i>	Dehiscente	seco	alas	4.96	3.67	0.005	101.70	83	45.4
<i>Beaucarnea gracilis</i>	Indehiscente	seco	alas, pelos	9.54	6.42	0.009	71.80	12	3.5
<i>Bursera galeottiana</i>	Dehiscente	seco	glabro	7.00	5.74	0.062	48.25	0	0.0
<i>Bursera schlechtendalii</i>	Dehiscente	seco	glabro	6.05	4.95	0.039	40.21	0	0.0
<i>Bursera sp3</i>	Dehiscente	seco	glabro	7.58	6.14	0.181	32.25	0	0.0
<i>Bursera sp4</i>	Dehiscente	seco	glabro	5.16	4.68	0.06	30.35	0	0.0
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	Indehiscente	seco	pelos	10.70	10.61	0.20	49.87	4	2.0
<i>Castela tortuosa</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	7.19	6.17	0.117	7.66	0	0.0
<i>Celtis pallida</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	5.79	5.18	0.115	23.50	0	0.0
<i>Cephalocereus tetetzo</i>	Dehiscente	carnoso	glabro	1.83	1.38	0.001	78.00	70	57.5
<i>Cnidoscolus tehuacanensis</i>	Dehiscente	seco	pelos	10.82	6.75	0.187	26.19	0	0.0
<i>Asteraceae sp4</i>	Indehiscente	seco	aristas, alas	6.53	2.17	0.001	121.90	72	180.0
<i>Coryphantha pallida</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	1.81	0.81	0.0006	127.28	64	49.3
<i>Croton ciliatoglandulifer</i>	Dehiscente	seco	glabro	8.42	6.32	0.087	59.10	0	0.0
<i>Dalea carthagenensis</i>	Dehiscente	seco	pelos	5.00	3.30	0.003	109.60	72	57.0
<i>Echinopterys eglandulosa</i>	Dehiscente	seco	pelos	5.91	5.25	0.836	107.90	90	180.0
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	Indehiscente	carnoso	pelos	2.05	1.41	0.002	8.37	28	12.4
<i>Erythrostemon melanadenius</i>	Dehiscente	seco	glabro	6.59	5.62	0.03	30.98	0	0.0
<i>Euphorbia antisiphilitica</i>	Dehiscente	seco	glabro	4.03	3.79	0.02	33.48	0	0.0
<i>Euphorbia cymbifera</i>	Dehiscente	seco	glabro	5.25	4.40	0.026	45.15	0	0.0
<i>Ferocactus flavovirens</i>	Indehiscente	carnoso	pelos	1.18	0.77	0.0003	110.20	80	123.0
<i>Ferocactus latispinus</i>	Indehiscente	carnoso	pelos	1.10	0.65	0.0004	98.01	90	180.0
<i>Ferocactus robustus</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	1.74	1.11	0.0007	9.73	48	29.4
<i>Gymnosperma glutinosum</i>	Indehiscente	seco	pelos	1.36	0.40	0.0001	72.00	22	3.0
<i>Hechtia tehuacana</i>	Dehiscente	seco	alas	3.02	1.16	0.001	83.42	56	4.9
<i>Heterotheca inuloides</i>	Indehiscente	seco	pelos, alas, aristas	2.84	1.39	0.00005	111.58	88	66.7
<i>Hibiscus elegans</i>	Dehiscente	seco	pelos	2.06	1.71	0.0008	116.36	100	180.0
<i>Ipomoea arborescens</i>	Dehiscente	seco	pelos	8.14	4.30	0.04	125.62	0	0.0
<i>Jatropha neopauciflora</i>	Dehiscente	seco	glabro	12.05	10.83	0.978	8.25	0	0.0
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	5.54	5.30	0.046	71.50	0	0.0

## Apéndice I. (Continúa)

Especie	Dehiscencia	Tipo de fruto	Estructura	longitud (mm)	ancho (mm)	peso (mg)	Distancia de vuelo (cm)	Adhesión (%)	Tiempo de adhesión (seg)
<i>Lantana camara</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	4.30	4.16	0.014	17.30	10	3.4
<i>Lemaireocereus hollianus</i>	Dehiscente	carnoso	espinas	2.50	2.22	0.004	92.75	16	5.7
<i>Mammillaria carnea</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	0.71	0.48	0.00006	62.00	76	169.0
<i>Mammillaria haageana</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	0.86	0.56	0.00002	54.96	71	94.0
<i>Mammillaria sphacelata</i>	Dehiscente	carnoso	glabro	1.33	0.94	0.00003	78.21	66	19.8
<i>Manihot pauciflora</i>	Dehiscente	seco	glabro	12.45	12.19	0.83	18.71	0	0.0
<i>Mariosousa acatlensis</i>	Dehiscente	seco	glabro	8.33	6.75	0.07	65.44	0	0.0
<i>Mascagnia seleriana</i>	Indehiscente	seco	alas, pelos	13.55	12.39	0.045	137.55	78	16.0
<i>Mimosa luisana</i>	Dehiscente	seco	glabro	38.75	4.13	0.055	66.96	72	26.0
<i>Mimosa polyantha</i>	Dehiscente	seco	ganchos	34.50	8.90	0.074	97.90	80	27.0
<i>Morkilia mexicana</i>	Dehiscente	carnoso	glabro	7.03	4.60	0.06	16.58	0	0.0
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	1.50	1.17	0.0008	81.67	68	22.5
<i>Opuntia depressa</i>	Indehiscente	carnoso	espinas	3.42	3.74	0.02	54.52	16	2.0
<i>Opuntia pilifera</i>	Indehiscente	carnoso	espinas	3.43	3.72	0.01	50.65	24	5.4
<i>Opuntia tomentosa</i>	Indehiscente	carnoso	espinas	3.98	4.04	0.02	57.84	14	7.0
<i>Parkinsonia praecox</i>	Dehiscente	seco	glabro	7.83	3.81	0.05	31.45	0	0.0
<i>Peniocereus viperinus</i>	Indehiscente	carnoso	espinas	2.68	2.31	0.005	76.56	85	151.0
<i>Plumeria rubra</i>	Dehiscente	seco	alas	25.3	8.33	0.03	131.75	2	2.4
<i>Prosopis laevigata</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	6.39	5.20	0.05	10.35	0	0.0
<i>Pseudosmodingium andrieuxii</i>	Dehiscente	seco	alas	7.97	1.43	0.013	107.60	58	13.6
<i>Sanvitalia fruticosa</i>	Indehiscente	seco	pelos, alas, aristas	1.78	0.68	0.0006	93.78	96	70.0
<i>Schaefferia stenophylla</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	3.91	4.11	0.028	25.55	6	2.0
<i>Senegalia subangulata</i>	Indehiscente	seco	glabro	8.39	7.20	0.22	25.79	0	0.0
<i>Senna wislizeni</i>	Dehiscente	seco	glabro	6.86	5.54	0.02	109.94	0	0.0
<i>Stenocereus stellatus</i>	Dehiscente	carnoso	espinas	1.76	1.19	0.001	70.00	66	16.9
<i>Vachellia constricta</i>	Dehiscente	seco	glabro	5.39	3.07	0.02	26.04	0	0.0
<i>Viguiera dentata</i>	Indehiscente	seco	pelos, aristas	2.53	1.14	0.00003	144.31	92	87.0
<i>Yucca periculosa</i>	Indehiscente	carnoso	glabro	6.26	5.68	0.04	13.80	0	0.0
<i>Zinnia peruviana</i>	Indehiscente	seco	alas, pelos	10.99	1.50	0.003	119.99	94	78.5

**Apéndice II. Índice de dispersabilidad, en una escala de 0.00 a 100.00, de cada comunidad local y el tipo de comunidad vegetal en dos tiempos (1980 y 2003). C= cardonal, M= matorral y T= tetechera. ID<sub>c</sub>= índice de dispersabilidad a nivel de comunidad**

<b>Sitio</b>	<b>Tipo de vegetación (1980)</b>	<b>ID<sub>c</sub> (1980)</b>	<b>Tipo de vegetación (2003)</b>	<b>ID<sub>c</sub> (2003)</b>
<b>S01</b>	C	24.16	C	4.68
<b>S10</b>	C	38.93	M	85.04
<b>S12</b>	C	0.00	C	15.09
<b>S15</b>	C	46.02	C	11.11
<b>S16</b>	C	23.27	C	0.00
<b>S19</b>	C	13.71	M	61.13
<b>S30</b>	C	18.83	C	30.71
<b>S03</b>	M	94.79	M	85.63
<b>S09</b>	M	99.05	M	71.99
<b>S14</b>	M	93.58	M	81.42
<b>S18</b>	M	91.06	C	33.06
<b>S02</b>	T	63.88	T	41.83
<b>S06</b>	T	77.66	M	58.08
<b>S07</b>	T	85.28	M	59.29
<b>S08</b>	T	77.54	T	48.98
<b>S11</b>	T	79.89	M	100.00
<b>S13</b>	T	63.12	M	98.19
<b>S17</b>	T	88.26	M	54.45
<b>S20</b>	T	76.42	T	68.14
<b>S21</b>	T	85.68	C	50.62
<b>S22</b>	T	100.00	M	80.82
<b>S23</b>	T	79.66	M	81.58
<b>S24</b>	T	80.05	T	49.32
<b>S25</b>	T	86.21	M	96.76
<b>S26</b>	T	98.03	M	73.46
<b>S27</b>	T	73.41	M	45.94

**Apéndice III. Jiménez, M., Zavala-Hurtado, J. A., Martorell, C., Vega, E., Sandoval-Palacios, E., Hernández-Cárdenas, G., Rendón-Aguilar, B. 2020. Despite dramatic local changes, the metacommunity structure of a semiarid scrub remains unaffected after 23 years. *Botanical Sciences* 98(2): 264-277. <https://doi.org/10.17129/botsci.2437>**

## DESPITE DRAMATIC LOCAL CHANGES, THE METACOMMUNITY STRUCTURE OF A SEMIARID SCRUB REMAINS UNAFFECTED AFTER 23 YEARS

## DRAMÁTICOS CAMBIOS EN COMUNIDADES VEGETALES LOCALES NO AFECTARON A LA ESTRUCTURA DE UNA METACOMUNIDAD SEMIÁRIDA DESPUÉS DE 23 AÑOS

MONSERRAT JIMÉNEZ<sup>1,2</sup>, J. ALEJANDRO ZAVALA-HURTADO<sup>1\*</sup>, CARLOS MARTORELL<sup>3</sup>, ERNESTO VEGA<sup>4</sup>,  
ESTHER SANDOVAL-PALACIOS<sup>5</sup>, GILBERTO HERNÁNDEZ-CÁRDENAS<sup>1</sup>, BEATRIZ RENDÓN-AGUILAR<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México.

<sup>2</sup>Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México.

<sup>3</sup>Departamento de Ecología y Recursos Naturales. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

<sup>4</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

<sup>5</sup>Comisión de Recursos Naturales y Desarrollo Rural. Secretaría del Medioambiente, México.

\*Corresponding author: [jazh@xanum.uam.mx](mailto:jazh@xanum.uam.mx)

### Abstract

**Background:** Understanding changes in local community composition along environmental gradients is essential for studying the long-term metacommunity dynamics. The metacommunity structure depends on the distribution of species along environmental gradients in terms of their coherence (continuity in their distribution range), species turnover and grouping of their range limits. A Clementsian structure would be defined by coherent ranges, significant turnover and sharp limits between local communities. All other things equal, a Gleasonian structure is distinguished by the absence of clear boundaries between local communities.

**Questions:** The structure of a scrubland/semi-arid/xeric metacommunity changes 23 years after its first characterization? Do environment and spatial variables determine the metacommunity structure?

**Species studied:** 104 perennial-plant species.

**Study site and dates:** Zapotitlán semi-arid valley, Puebla, in 1980 and 2003.

**Methods:** Metacommunity structure and its relationship to environmental (edaphic) and spatial (altitude, slope and geographical location) variables were analyzed using data from the two historic surveys.

**Results:** In 1980 a Clementsian structure was determined, which remained unchanged after 23 years. The importance of environmental filters decreased from 1980 to 2003.

**Conclusions:** The prediction that, due to stochastic dispersion of propagules, the metacommunity would tend toward a Gleasonian structure was not fulfilled. There was no evidence for homogenization, although local tetchera communities (with dominance of the giant columnar cactus *Cephalocereus tetetzo*) had been invaded and transformed into shrubland communities. Local communities and the metacommunity should be monitored continuously to understand of the long-term structuration of these systems.

**Keywords:** Clementsian structure, environmental gradient, metacommunity structure, shrubland encroachment, variance partition.

### Resumen

**Antecedentes:** Comprender los cambios en la composición de comunidades locales a lo largo de gradientes ambientales es esencial para estudiar la dinámica metacomunitaria a largo plazo. La estructura metacomunitaria depende de la distribución de especies en gradientes ambientales por su coherencia (continuidad del rango de distribución), recambio de especies y agrupación de límites de distribución. Una estructura Clementsiana presenta rangos coherentes, recambio significativo y límites claros entre comunidades locales. Una estructura Gleasoniana se distingue por la ausencia de límites claros entre comunidades locales.

**Preguntas:** ¿La estructura de una metacomunidad de matorral xerófilo cambió 23 años después de su primera caracterización?; ¿Las variables ambientales y espaciales determinan la estructura de la metacomunidad?

**Especies de estudio:** 104 especies de plantas perennes.

**Sitio y años de estudio:** Valle semiárido de Zapotitlán, Puebla, en 1980 y 2003.

**Métodos:** La estructura de la metacomunidad y su relación con variables ambientales (edáficas) y espaciales (altitud, pendiente y ubicación geográfica) se analizaron utilizando datos de los dos estudios históricos.

**Resultados:** En 1980 se reconoció una estructura Clementsiana, que no cambió después de 23 años. La importancia de filtros ambientales disminuyó en ese período.

**Conclusiones:** No se cumplió la predicción de que la dispersión estocástica de propágulos conduciría hacia una estructura Gleasoniana. No hubo evidencia de homogeneización de la vegetación, aunque las comunidades de tetchera (domina el cactus columnar gigante *Cephalocereus tetetzo*) habían sido invadidas y transformadas en matorral. La dinámica de la metacomunidad debe ser monitoreada continuamente para comprender la estructuración a largo plazo de estos sistemas.

**Palabras clave:** estructura Clementsiana, estructura de la metacomunidad, gradiente medioambiental, invasión de matorral, partición de varianza.

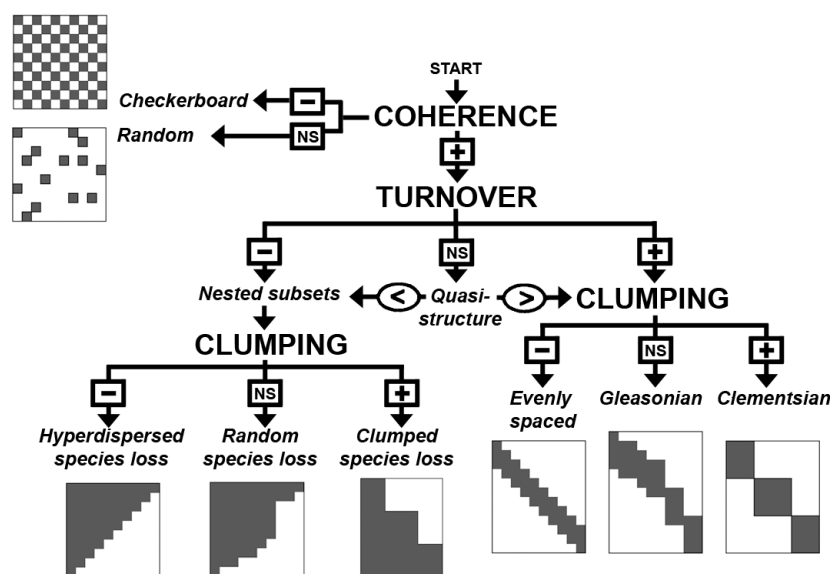
Although patterns in ecological communities change over spatio-temporal scales, ecological theory has mostly focused on a single scale, assuming that communities are closed and stable entities over time (Leibold *et al.* 2004). However, ecologists are increasingly focusing on meta-communities. In this approach, communities are considered as open entities that maintain different levels of functional interconnection in a regional environment (Holyoak *et al.* 2005). Thus, metacommunities are defined as "... a set of local communities that are connected by dispersal of multiple species that can potentially interact" (Wilson 1992). The meta-community level allows us to incorporate large space-time scales to community ecology. For example, the meta-community approach can range from microarthropod communities in lichen patches (small scale), to studies across biogeographic provinces or continents (large scale) (Mouquet & Loreau 2003, Chase & Bengtsson 2010). On the other hand, metacommunity dynamics is apparently closely related to environmental filters (abiotic interactions), biotic interactions and to the dispersal of species between local communities (Holyoak *et al.* 2005, Puth & Post 2005, Hutchinson 2008, Logue *et al.* 2011). These factors change in space and time (Devlaeminck *et al.* 2005, Leibold & McPeck 2006). Therefore, it is important to consider the environmental heterogeneity between patches and the relatively unfavorable matrix in which to advance knowledge, conservation and management of ecosystems (Leibold *et al.* 2004, Detry *et al.* 2015).

Based on metacommunities theory, attempt have been made to analyze the elements of metacommunity structure (EMS) (Leibold & Mikkelsen 2002) as an exploratory examination of possible changes in metacommunity structure (Keith *et al.* 2011). EMS are used to characterize the emergent properties of metacommunities using an incidence matrix with three measures: (1) coherence, or the degree of continuity of species across a major gradient; (2) turnover, or species replacement from site to site; and (3) boundary clumping, the extent to which the limits of the ranges of different species are clustered together (Leibold & Mikkelsen 2002, Presley *et al.* 2010). Based on this approach, ecologists have described theoretical patterns for the distribution of species between patches in a metacommunity (Leibold & Mikkelsen 2002) (Figure 1). These are: a) Nested subsets (positive coherence and negative turnover). There are fewer embedded absences and less species turnover than those expected by chance. Communities with few species form nested subsets of increasingly speciose communities, due to the tolerance of each species to abiotic conditions (Patterson & Atmar 1986). b) Checkerboards (negative coherence). There are significantly more embedded absences than expected by chance. Strong competition may result in this pattern due to species pairs with mutually exclusive distributions

(Diamond 1975). c) Clementsian (positive coherence, positive turnover, and positive clumping). Discrete communities replace each other along gradients and share few species with other types of communities; coexistence depends on interaction with other species (Clements 1916). d) Gleasonian (positive coherence, positive turnover, and non-significant clumping). This pattern differs from the Clementsian, in that the grouping of boundaries is not different from chance. Species are distributed along environmental gradients independently of other species and coexistence results from casual similarities in requirements or tolerances (Gleason 1926). e) Evenly spaced gradients (positive coherence, positive turnover, and negative clumping). There is significantly a lower grouping of species' range limits than expected by chance. This model was proposed by Tilman in 1982, the assumption is that there is strong competition between species, so the species ranges are evenly arranged along gradients with no discrete communities. f) Random (all EMS are indistinguishable from a random expectation). In this model there is no pattern in species distributions (Simberloff 1983).

Additional six quasi-structures have been proposed (Presley *et al.* 2010) (Figure 1): g) quasi-nested clumped species loss, h) quasi-nested stochastic species loss, i) quasi-nested hyperdispersed species loss, j) quasi-Clementsian, k) quasi-Gleasonian, and l) quasi-evenly spaced. These quasi-structures have the same characteristics as their associated basic structures, except that turnover does not differ significantly from a random expectation. For example, a nested metacommunity may exhibit loss of hyperdispersed species, with stochastic distribution or grouped between sites (Presley *et al.* 2010).

The EMS is based on an analysis of the distribution patterns of species along a major compositional-variation axis assumed to correspond to an important environmental or geographical gradient (Leibold & Mikkelsen 2002, Leibold *et al.* 2004). An explicit consideration of environmental gradients and of the dispersal ability of different species between local communities would allow unraveling the role of stochastic and/or deterministic factors in structuring the metacommunity (Ozinga *et al.* 2004, Meynard *et al.* 2013, Denelle *et al.* 2019). A few previous studies have evaluated changes in the structure of metacommunities over time. Ellis *et al.* (2006) analyzed the structural changes in space and time (from 1978 to 2003) of the mosquito communities that inhabit water-filled holes in trees in southeastern Florida, USA, finding that temporal variation was greater than the spatial one. Keith *et al.* (2011) found in Dorset, England, that the structure of the plant metacommunity was Clementsian and that, despite the recorded loss of species, the metacommunity remained unchanged over 70 years.



**Figure 1.** Graphical representation of the possible combinations of EMS to differentiate between the six idealized structures (Leibold & Mikkelsen 2002) and the associated quasi-structures (Presley *et al.* 2010). Modified from Presley *et al.* (2010).

There are few long-term studies that quantify changes in plant metacommunity structure in intertropical drylands (Miller *et al.* 2012, Stewart *et al.* 2014, Abella *et al.* 2019). These environments are important due to their high diversity and endemism of plant species. Approximately 60 % of the plants that grow in the semiarid areas of Mexico are endemic (Rzedowski 1978). In addition, arid and semi-arid plant communities are characterized by patchy spatial arrangements allowing for a straightforward metacommunity analysis (Wilson 1992, Aguiar & Sala 1994, Holyoak *et al.* 2005). In this arrangement, the spatial colonization between patches can be affected by geographical distance, interspecific dispersal differences, and environmental filters. These factors may be determinants of the structure, dynamics (MacArthur & Wilson 1967, Nathan & Muller-Landau 2000, Pueyo *et al.* 2008) and persistence of local communities (Holyoak *et al.* 2005, Hubbell 2005, Venable *et al.* 2008, Jones *et al.* 2015).

Zavala-Hurtado (1982) and Sandoval-Palacios (2010) analyzed the changes in composition and abundance of perennial plant species in 26 patches from three vegetation types (Table 1) over a 23-year period (1980-2003) in the semi-arid Zapotitlán valley, Mexico. Sites classified in 1980 as cardonal and shrubland did not show significant changes in their composition of species in 2003. However, 62.5 % (10 out of 16) sites occupied by tetechera changed to shrubland, suggesting that tetechera is unstable through time (Sandoval-Palacios 2010). These changes appeared to involve an “invasion” of one community by another and a trend towards a homogenization of the metacommunity

(Sandoval-Palacios 2010). This led us to ask whether these changes have an effect on the structure of the spatial distribution of the species in the metacommunity, and how much does the environment and geographical distance influence the structure of the metacommunity.

Using the species’ presence-absence data from Zavala-Hurtado (1982) and Sandoval-Palacios (2010), we analyzed the structure of the metacommunity in the Zapotitlán valley. We expected the turnover and agglomeration of range limits would have decreased due to homogenization, resulting in a change from a Clementsian or quasi-Clementsian in 1980 toward a Gleasonian or quasi-Gleasonian structure in 2003. In addition, we expected to find changes in the effect of environmental (edaphic) and spatial (latitude, slope and geographical distance) gradients on the metacommunity structure. Thus, we expected that environmental and spatial variables at the local community level would explain, at least partially, the structure of the metacommunity. If the structure of the metacommunity in 2003 implied greater independence between the distribution ranges of the species, we would expect environmental filters to be of lesser importance that year.

## Materials and methods

*Study site.* The study area is located in the semi-arid Zapotitlán valley in central Mexico (Figure 2), an intertropical local basin that covers an area of 413.89 km<sup>2</sup> (located in 18° 11' -18° 25' N and 97° 39' -97° 22' W) in the Tehuacan-Cuicatlan Biosphere Reserve (Zavala-Hurtado

**Table 1.** Three vegetation types recognized by [Zavala-Hurtado \(1982\)](#) and [Sandoval-Palacios \(2010\)](#) on the 1980 and 2003 historical surveys, respectively. The number of sampling units covered by each vegetation type on each survey and characteristic (dominant) species are indicated.

Vegetation type	Number of sampling units		Characteristic species
	1980	2003	
<b>cardonal</b>	7	7	<i>Cephalocereus columna-trajani</i> <i>Bursera arida</i> <i>Hechtia liebmannii</i> <i>Agave kerchovei</i> <i>Plumeria rubra</i>
<b>tetechera</b>	16*	4	<i>Cephalocereus tetetzo</i> <i>Varronia curassavica</i> <i>Opuntia tomentosa</i> <i>Lantana camara</i> <i>Pseudosmodium andrieuxii</i>
<b>shrubland</b>	4	15	<i>Vachellia constricta</i> <i>Agave marmorata</i> <i>Parkinsonia praecox</i> <i>Prosopis laevigata</i> <i>Myrtillocactus geometrizans</i>

\* One of these patches was transformed to crop field. So it was removed from the RA.

1982). The altitude ranges from 1,280 to 2,720 m asl. ([Zavala-Hurtado 1982](#)). The average temperature is 28 °C and the average annual rainfall is 380 mm ([Zavala-Hurtado 1982](#)). Soils are rocky and shallow, derived mainly from sedimentary and metamorphic rocks. The valley is mainly covered by tropical xerophytic scrub with a physiognomic predominance of columnar cacti ([Rzedowski 1978](#), [Valiente-Banuet et al. 1991](#)).

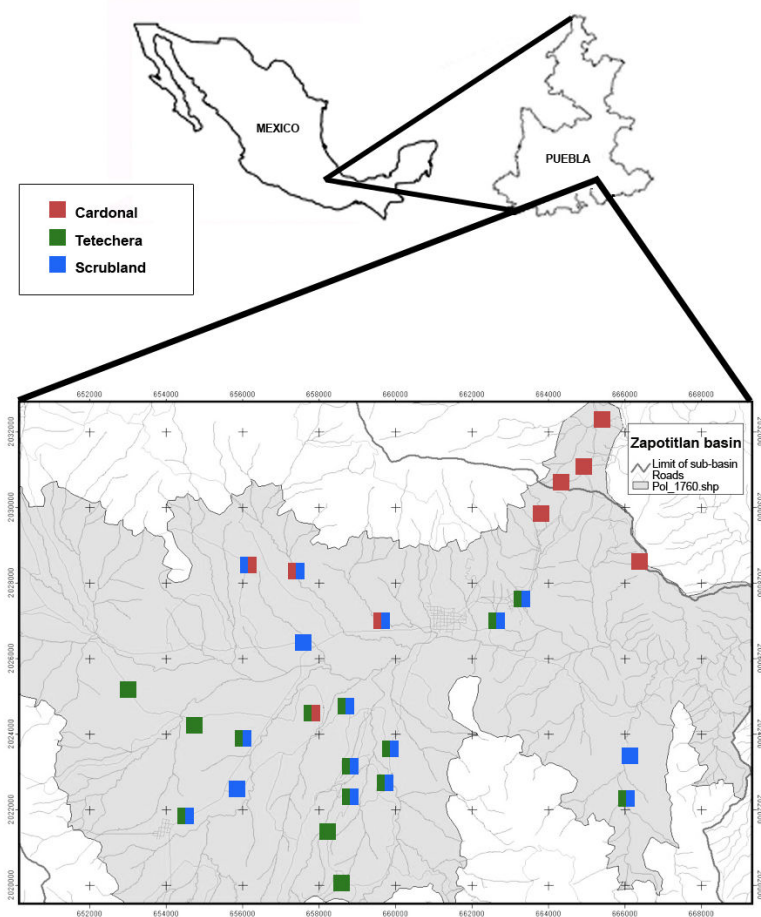
*Historical vegetation surveys.* Through 1980, [Zavala-Hurtado \(1982\)](#) carried out a characterization of the vegetation of the Zapotitlán valley from 30 sampling sites. The selection of the sites was preferential and tried to cover different physiognomic modalities of vegetation accessed from extensive routes throughout the valley. The location of each site was marked on a topographic chart and referenced in field notebooks, and the locations of roads, towns and outstanding geomorphological features in the vicinity of each site were identified. A 50 × 5 m transect was chosen at each site and all the individuals of perennial plants present in each transect were registered and identified. The consideration of only perennial species allowed the sampling to be carried out throughout the year. In this survey, 85 perennial plant species were recorded at the sampling sites ([Zavala-Hurtado 1982](#)). Multivariate

classification analyses (cluster analysis using Ward's method and multiple discriminant analysis) allowed the characterization of three main types of vegetation in the Zapotitlán valley ([Table 1](#)). Cardonal, characterized by the presence of the giant unbranched columnar cactus, *Cephalocereus columna-trajani*. Tetechera, dominated by the giant branched columnar cactus, *Cephalocereus tetetzo*. Shrubland, dominated by thorny trees and shrubs, legumes, agaves, and small cacti ([Zavala-Hurtado 1982](#)).

In 2003, 23 years later, [Sandoval-Palacios \(2010\)](#) returned to the original location of 28 of the original 30 sampling sites because two sites were inaccessible at that time. Furthermore, two of these 28 sites were eliminated from the study because they had been completely transformed and lacked vegetation cover. So, the second survey included only 26 of the original sites. In these stands, the same sampling procedures of the environmental and biological variables were repeated as in 1980 ([Sandoval-Palacios 2010](#)). A total of 104 perennial plant species was recorded in 2003 and the same three types of vegetation as described in 1980 were recognized by using the same multivariate techniques.

In this work, to verify the consistence of the three recognized types of local communities, we performed another multivariate classification analysis (cluster analysis,





**Figure 2.** Distribution of 26 sampling sites in the semi-arid Zapotitlán valley (color squares), where the studied metacommunity was defined (Zavala-Hurtado 1982, Sandoval-Palacios 2010). The color on the left side of each square represents the type of community registered in the 1980 survey and the color on the right side to that of 2003: red = cardonal; green = tetechera; blue = scrubland.

using Ward's method) on the joint incidence matrix of the two surveys (1980 and 2003). Additionally, we performed a principal component analysis (PCA) of the correlation matrix (Kovach 2013) on the same joint incidence matrix to visualize the magnitude of the compositional changes in the local communities after 23 years. Multivariate analyzes for this work were performed using the MVSP software (version 3.22, Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK).

*Spatial variables.* Zavala-Hurtado (1982) in the 1980 survey, at each sampling site and at the middle point of each transect, recorded the altitude (m asl.) using an analog Thommen Classic altimeter, and the slope inclination (°) using a Brunton Pocket transit compass. These measurements were repeated in 2003 (Sandoval-Palacios 2010) to verify the location of the sampling sites. In 2003,

the altitude (m asl.) and the location of the sampling sites (UTM WGS84) were recorded using a Garmin 12CX GPS and the slope of terrain (°) using the same Brunton Pocket transit as that used in 1980. As a proxy for stand's isolation, related to dispersal limitation (Nekola & White 1999, Moritz *et al.* 2013), we estimated the distance (km) between stand from the longitudinal and latitudinal UTM coordinates for each site using BaseCamp 4.7.0 (Garmin 2018).

*Environmental variables.* During the two historical surveys, at 5 m from the longitudinal edges and in the center of each transect, soil depth was measured, and three soil samples were taken at a depth of 15 cm. These samples were mixed to obtain a composite sample for each transect, in order to evaluate differences between sites. The variables texture, pH, CII, organic matter and the nutrients Na, K, P, Ca and Mg were quantified for each sample in the Edaphology

Laboratory of the National Institute of Research on Biotic Resources (currently Institute of Ecology, AC) for the 1980 survey and in the Soils Fertility Laboratory of the University of Chapingo for the 2003 survey. Standard extraction and quantification techniques were used as described in [Sandoval-Palacios \(2010\)](#).

*Metacommunity structure analysis.* There are several methods for ordering an incidence matrix so that the arrangement obtained preserves the similarities and differences in the ranges of species distribution and in the composition of species between sites ([Leibold & Mikkelsen 2002](#)). We used a method that evaluates the ordination of species and sites in gradients extracted by using a multivariate analysis of reciprocal averaging (RA), because it leads to a stable solution that does not depend on the initial arrangement of sites. Additionally, the ordination obtained by this method is not distorted by involution, at least in the first axis of variation, compared to other techniques such as PCA ([Gauch et al. 1977](#)). Furthermore, it allows recognition of joint variations in the structure of the metacommunity and environmental factors since ecological ordination seeks an understanding of gradient relationships between communities through the ordering of data along implicit environmental gradients ([Whittaker 1967](#), [Austin 1976](#)).

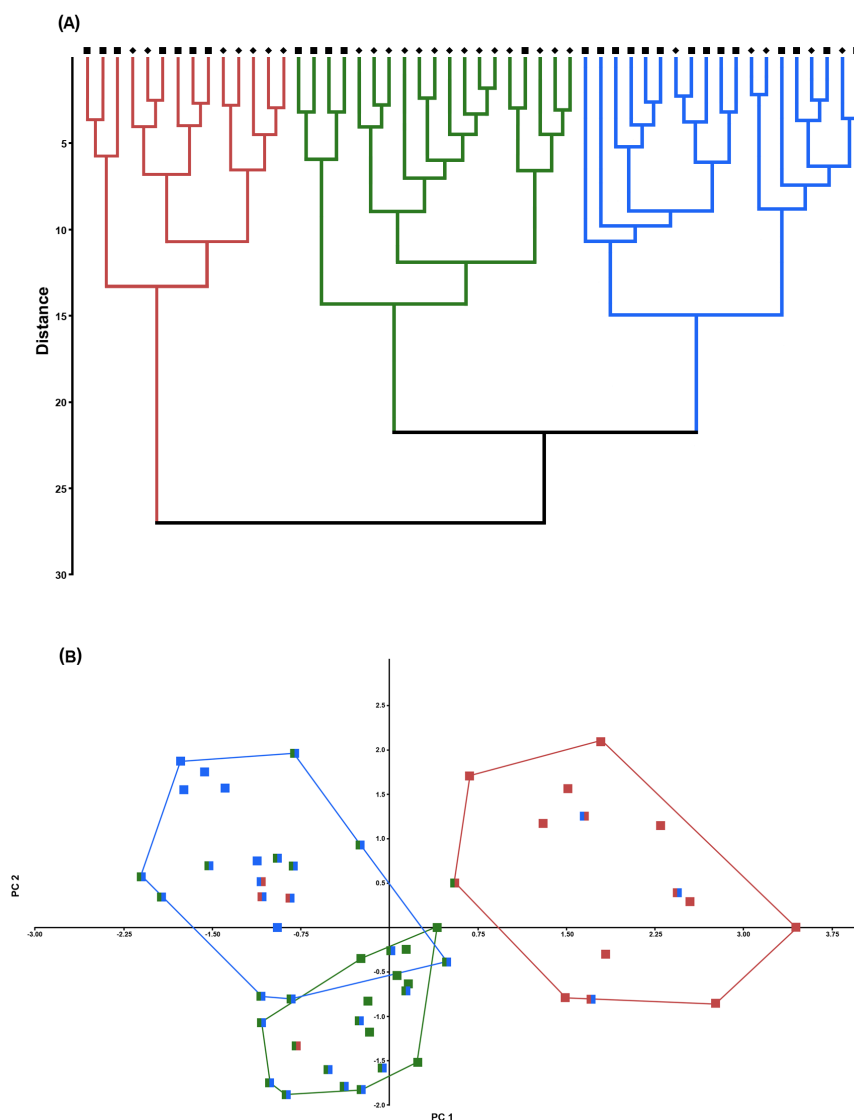
The structure of the metacommunity was evaluated using presence-absence data of all the species recorded in the 26 patches sampled in 1980 and 2003. We used the *metacom* package V.1.5.1, from [Dallas \(2014\)](#), in R code V.3.6.1 ([R core team 2019](#)). This software provides the coherence, turnover and boundary clumping functions for the analysis of the elements of the metacommunity structure within a framework proposed by [Leibold & Mikkelsen \(2002\)](#) and [Presley et al. \(2010\)](#). These functions are evaluated from the ordination of the species and sites in gradients extracted by means of a reciprocal averaging (RA) multivariate analysis ([Gauch et al. 1977](#)) on incidence matrices. This maximizes the proximity of species with similar distributions and the proximity of sites with compositions of similar species. The null model used to assess the significance of coherence and species' turnover was the "r1", which is the recommended one when species are distributed along environmental or spatial gradients, and because it is less sensitive to type I and type II errors ([Presley et al. 2010](#)). This model preserves the species richness of a site (row totals) and fills the species ranges (columns) based on their marginal probabilities. For each analysis, 1000 null matrices were simulated obtaining the ordination of species and samples on the first RA axis. For the boundary clumping analysis, *metacom* calculates the Morisita Index ([Morisita 1962](#)) on the presence-absence matrix, using a chi-squared test for significance. A significant value  $> 1$  indicates that the limits are clumped, and a significant value  $< 1$  indicates that the

limits are not grouped. Thus, the idealized distribution patterns (nested, Clementsian, Gleasonian, evenly spaced, random, and checkerboard patterns, as well as the quasi-patterns) within the metacommunity of the study were determined for both 1980 and 2003. We compared the metacommunity structures between the two years to assess possible temporal changes.

*Relationship between the structure of the metacommunity and environmental and spatial variables.* The EMS analysis allows one to describe the structure of the metacommunity in a domain delimited by an indirect gradient defined by the first RA axis. However, this analysis does not permit an identification of the factors that could be responsible for generating the observed patterns. To analyze the effect of each factor (environmental, spatial, environmental + spatial, and those not explained) in the metacommunity structure, we used a variance partition approach by applying partial canonical correspondence analysis (PCCA) ([Borcard et al. 1992](#)). This is a multivariate equivalent to partial linear regression ([Borcard et al. 2011](#)) and applies the *varpart* function of the *vegan* package V.6.1 for R V.3.6.1 ([R core team 2019](#)). To assess the significance of particular variables within each explanatory matrix (environmental and spatial), we used canonical correspondence analysis (CCA) ([Borcard et al. 2011](#)). Before performing the PCCA and CCA analyzes, a multicollinearity test was applied to the soil variables to avoid increases in variance due to a possible correlation between the variables. For this test we used the pairs function in the *car* package v.3.0-3 for R v.3.6.1 ([R core team 2019](#)).

## Results

*Temporal changes in local community types.* The results of the classification ([Figure 3A](#)) and ordination analyses ([Figure 3B](#)) on the joint matrix of the two temporal surveys are consistent with the previous analyses made with the matrices for each separate survey date ([Zavala-Hurtado 1982](#), [Sandoval-Palacios 2010](#)). There is a clear distinction between the cardonal communities and those of the tetechera and scrubland in that although they form different groups, some of the sites appear intermingled in the boundary between these community types in the ordination space. The characterization of these three types of community is based on the recurring presence of representative species characterized from their scores on the first two axes of the PCA ([Figure 3B](#)): cardonal (*Cephalocereus columna-trajani*, *Mascagnia seleriana*, *Jatropha dioica*, *Agave kerchovei*, *Euphorbia cymbifera*, *Bursera arida*, *Hechtia liebmannii*); tetechera (*Cephalocereus tetetzo*, *Lantana camara*, *Varronia curassavica*, *Plumeria rubra*, *Opuntia tomentosa*); and



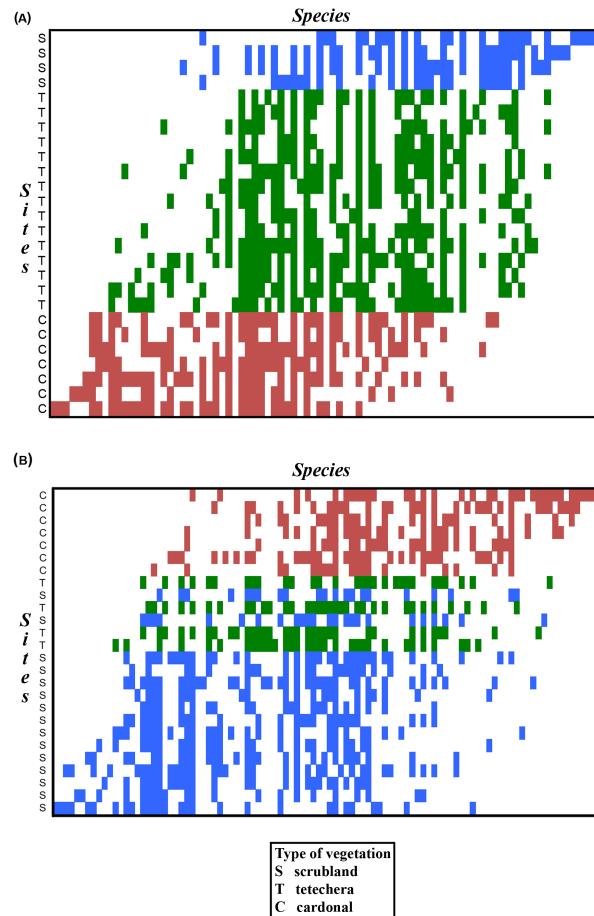
**Figure 3.** Dendrogram from a Ward's method Cluster analysis (A) and Principal Components Analysis (B) on a 1980-2003 joint incidence matrix (104 species in  $26 \times 2$  stands) of a plant metacommunity in the semiarid Zapotitlán valley, Mexico. Symbols in the dendrogram are: diamonds = 1980 survey; squares = 2003 survey. Different colors indicate the previously assigned type of community (Zavala-Hurtado 1982, Sandoval-Palacios 2010): red = cardonal; green = tetechera; blue = scrubland.

scrubland (*Prosopis laevigata*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Parkinsonia praecox*, *Gymnosperma glutinosum*, *Opuntia pilifera*, *Celtis pallida*, *Lemaireocereus hollianus*, *Dalea carthagenensis*, *Agave marmorata*). It also can be seen that the cardonal sites, though were displaced within the territory of this type of community, maintaining their identity in the two temporal surveys. In contrast, most of the sites originally identified as tetechera were reclassified as scrubland, and those that remained identified as tetechera in 2003 were now placed on the border between these two types of community.

*Metacommunity structure.* When considering the two survey times in the light of an analysis of the three metacommunity structural elements, there were significantly fewer embedded absences than those anticipated by the null model; that is, there was positive coherence. The species' turnover was significantly greater than that expected from the null model; that is, there was no nested structure. Finally, the metacommunity showed significant clumping of species' ranges, the values of the Morisita Index being  $> 1$  and different from those expected from chance (Table 2). So, the metacommunity showed a Clementsian structure

that had not changed after 23 years (Figure 4). Nevertheless, the individual elements did show some changes. While coherence and range boundary clumping showed decrement, turnover had increased 23 years after the first survey (Table 2).

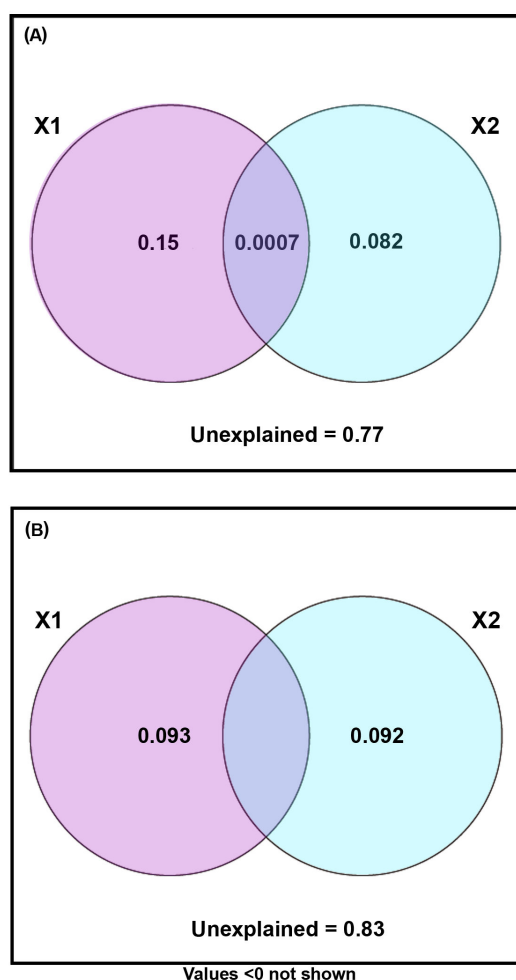
*Structuring mechanisms: environmental and spatial factors.* Of the 12 soil variables initially considered as possible structuring factors of the metacommunity, those that were severely multicollinear (variance inflation factor > 10) and those that showed a non-significant and low correlation with the first CCA axis were eliminated. This was done for both survey times, and the number of soil variables entered into the analysis was six in 1980 and four in 2003. None of the three spatial variables showed multicollinearity. The variation partition analysis used to assess the independent effect of spatial and environmental gradients on the spatial structure of the metacommunity for the 1980 survey indicated that the environmental effects, after removing the spatial effects, explained 15.1 % of the total variation. The effects associated with space, without the environmental effects, accounted for 8.2 % of the total variation. The variation shared by the effects of environmental and spatial variables was 0.07 %. The unexplained variation (the residuals) was 76.5 %, and this represented the un-assessed effects (of chance and noise) that do not depend on the environment, on the space, or on their joint effect (Figure 5A; Table 3). For the 2003 survey, the variation explained by spatial factors was 9.2 %, whereas the contribution of the environmental filters was 9.3 %. The variation explained by environmental and spatial effects was negative (-1.8 %), and such cases are regarded as zero values (Borcard et al. 2004). The variance not explained by any of the gradients evaluated (environmental and spatial) was 83.3 % (Figure 5B; Table 3).



**Figure 4.** Reciprocal Averaging ordination of incidence matrices: (A) 84 species in 26 stands (1980), and (B) 104 species in 26 stands (2003) of a plant metacommunity in the semiarid Zapotitlán valley, Mexico. Colored squares represent incidence of species in each stand. Different colors indicate previously assigned type of community (Zavala-Hurtado 1982, Sandoval-Palacios 2010): red = cardonal; green = tetechera; blue = scrubland.

**Table 2.** Results of the analyses of coherence, species turnover and boundary clumping for the plant desert metacommunity of the Zapotitlán valley in two historical surveys (1980 and 2003). Metacommunity elements were extracted from the primary ordination axis (reciprocal averaging, RA). Mean and (SD) values were estimated from 1,000 generated null matrices, based on the r1 null model. EA = embedded absences, SR = species replacements, MI = Morisita Index. Significant results ( $p < 0.05$ ) are in bold.

	Coherence						Spatial turnover				Boundary clumping		
	EA	Mean	<i>p</i>	<i>z</i>	SD	SR	Mean	<i>p</i>	<i>z</i>	SD	MI	<i>p</i>	Best fit structure
<b>1980</b>													
<b>Axis1</b>	819	1258	< <b>0.001</b>	13.6	32.5	40738	20154	<0.001	-6.93	2970	1.54	< <b>0.001</b>	Clementsian
<b>2003</b>													
<b>Axis1</b>	1119	1601	< <b>0.001</b>	13.1	36.7	58771	34476	<0.001	-5.71	4251	1.48	< <b>0.001</b>	Clementsian



**Figure 5.** Venn diagrams showing variance partitioning of species distribution in the metacommunity in 1980 (A) and 2003 (B) surveys with environmental (soil) and spatial explanatory variables using partial CCA analyses. X1 = environmental (soil) matrix, X2 = spatial matrix. The overlapped area between the two circles is the variance explained jointly by the two matrices.

To identify the individual variables that influenced the results described above, we assessed the correspondence between the species incidence matrix and the environmental and spatial matrices in separate CCAs for each survey. In

the 1980 survey, five environmental variables showed a significant correlation with the first CCA axis: Na, K, Mg, P and organic matter (Table 4). In contrast, at the second survey (2003), only two environmental variables were significantly correlated with the first canonical component, Ca and P (Table 4).

In 1980, three spatial variables were significantly correlated with the first of the CCA axes: slope, latitude, and longitude. In 2003, only the spatial variables latitude and longitude showed significant correlation with the first canonical axis (Table 4).

**Discussion**

*Temporal changes in local community types.* After combining the samples from 1980 and 2003, we found a pattern consistent with previous analyses performed separately that clearly separated the three recognized types of local communities (shrubland, cardonal and tetechera) (Zavala-Hurtado 1982, Sandoval-Palacios 2010). Although the sites identified as cardonal remained as such over time (Sandoval-Palacios 2010), there were dramatic changes in the tetechera community, suggesting a scrubland encroachment into lands previously occupied by tetechera. This change could be driven by anthropogenic disturbances that involve the loss of species characteristic of the tetechera, particularly the giant columnar cactus *Cephalocereus tetetzo*, and thus would constitute a stage in a long-term successional process (Sandoval-Palacios 2010).

*Metacommunity structure.* The plant metacommunity of the Zapotitlán valley showed a Clementsian structure in the 1980 survey, which was maintained 23 years later, despite the documented changes in the composition and abundance of the species present in local communities. For this inter-tropical semi-arid region it is the first work on the dynamics of the structure of plant metacommunities and, as far as we know, also for Mexico, where studies on the dynamics of the structure of metacommunities have only been developed for bats (López-González *et al.* 2012) and amphibians (Ochoa-Ochoa & Whittaker 2014). This Clementsian arrangement is consistent with the discrete segregation of the three previously defined types (Table 1) for the

**Table 3.** Correlation of the species distribution in the metacommunity with the environment (soil) and spatial variables using partial CCA analyses. Zero values are regarded as  $R < 0$ . NT = no testable. Significant results ( $p < 0.05$ ) are in bold.

PCCA 1980		PCCA 2003	
Presence-absence matrix vs.	Adj. <i>R</i> ( <i>p</i> value)	Presence-absence matrix vs.	Adj. <i>R</i> ( <i>p</i> value)
Environment	0.15 ( <b>0.001</b> )	Environment	0.093 ( <b>0.008</b> )
Spatial	0.08 ( <b>0.001</b> )	Spatial	0.092 ( <b>0.002</b> )
Environment-Spatial	0.0006 (NT)	Environmental-Spatial	0 (NT)

**Table 4.** Canonical coefficients and the intraset correlation of environmental and spatial variables with the first two axes of canonical correspondence analysis (CCA). Significant results ( $p < 0.05$ ) are in bold.

CORRELATION COEFFICIENTS			
1980	Axis 1	Axis 2	$p$
<b>Environmental variables</b>			
<b>Phosphorous</b>	0.59	0.13	<b>0.019</b>
<b>Magnesium</b>	0.61	0.41	<b>0.020</b>
<b>Sodium</b>	0.87	0.37	<b>0.006</b>
<b>Potassium</b>	0.63	-0.12	<b>0.009</b>
CH	0.10	0.48	0.82
<b>Organic matter</b>	-0.11	0.62	<b>0.001</b>
<b>Spatial variables</b>			
<b>Altitude</b>	-0.09	0.35	0.333
<b>Slope</b>	-0.26	-0.68	<b>0.040</b>
<b>Latitude</b>	-0.65	-0.26	<b>0.002</b>
<b>Longitude</b>	-0.92	0.12	<b>0.003</b>
<b>2003</b>			
<b>Environmental variables</b>			
<b>Phosphorous</b>	0.07	-0.94	<b>0.019</b>
<b>Calcium</b>	-0.96	-0.18	<b>0.004</b>
<b>Magnesium</b>	-0.15	-0.22	0.525
<b>Organic material</b>	-0.34	0.03	0.288
<b>Spatial variables</b>			
<b>Altitude</b>	-0.15	-0.93	0.062
<b>Slopes</b>	0.09	0.03	0.665
<b>Latitude</b>	-0.57	0.57	<b>0.002</b>
<b>Longitude</b>	-0.84	0.36	<b>0.001</b>

26 local communities in their ordination along the RA gradient with the sequential ordering of cardonal-tetechera-shrubland sites (Figure 4). Although there was no temporary change in the Clementsian structure, the coherence and grouping of the species distribution limits showed a decrease, although not statistically significant (Table 2). However, this allows us to suggest that the decrease in these two elements of the metacommunity structure is possibly an ongoing trend towards homogenization. This can be seen in the RA ordination diagram in 2003 (Figure 4B), where two local communities determined as shrubland were interspersed among the tetechera communities and where the number of shrubland increased. However, caution should be exercised with these assumptions because we

only have the data of two discrete points in time. In order to get a more complete idea of the dynamics of these patches, it is necessary to consider more points over time.

According to the theory of metacommunities (Leibold & Mikkelsen 2002, Presley 2010), the Clementsian structure of the metacommunity of the Zapotitlán valley implies that it has a coherent spatial distribution, with replacement of species between local communities and with grouping of the range limits of distribution of the species. That is, it is organized in different discrete types of communities and the constituent species respond similarly to the biotic and abiotic environmental factors of each local community (Clements 1916).

Other studies that have evaluated the dynamics of structure over time have also found temporal stability (Ellis *et al.* 2006, Azeria & Kolasa 2008, Keith *et al.* 2011, Newton *et al.* 2012, Erös *et al.* 2014). However, only the work of Keith *et al.* (2011) and Newton *et al.* (2012) were related to plant communities (Southern England forest and Dorset calcareous grasslands, respectively). They also found a Clementsian structure that remained stable after 70 years, despite a loss in diversity recorded in that time interval. Although these are different ecosystems from the one we studied, these stability results are consistent with ours. Apparently, although there are temporary changes in the composition and abundance of species in local communities, both in plants (Keith *et al.* 2011) and in other groups of organisms (Ellis *et al.* 2006, Azeria & Kolasa 2008, Erös *et al.* 2014), the different types of communities within the metacommunity are maintained. In the case of the Zapotitlán valley, the structure of the plant metacommunity did not show changes after 23 years, although there were dramatic changes in the composition and relative abundance in some of the local communities. Thus, the three types of communities (shrubland, tetechera and cardonal) that make up the meta-community persisted during the time covered by the study, although the number of tetechera communities decreased and the number of shrubland communities increased (Sandoval-Palacios 2010).

#### *Structuring mechanisms: environmental and spatial factors.*

The variance partition of the effect of the environmental gradient (edaphic variables) and spatial (distance between patches), suggest that in 1980 the environmental filter had a greater effect than the spatial one as structuring mechanisms of the metacommunity (Figure 5A). This is in accordance with the Clementsian pattern for this year. For the 2003 survey, the environmental and spatial gradients explained the same percentage of variability (Figure 5B), while the Clementsian structure was maintained. This suggests that, in the plant metacommunity of the Zapotitlán valley, both factors would be important in the dynamics of species distribution. Our results are similar to those of Qian &

[Shimono \(2012\)](#), who found, for a metacommunity of Tibetan alpine meadows in China, that the distribution of species correlated with the joint effect of geographical and environmental distance, which explained almost the same percentages of variability (4.8 and 3.5 %, respectively). It has also been reported that in the Amazon rainforest both geographical distance and environmental factors contribute in almost equal proportion to the assembly of local communities ([Tuomisto \*et al.\* 2003](#)). In contrast to what we found in the studied semi-arid environment, [Hassler \*et al.\* \(2010\)](#), in a study on the savannah in northwestern Namibia, did not find a relationship with either geographical distance or with environmental gradients. This suggests that deterministic and stochastic factors are not exclusive or static, and that at different points in time and space one or the other may have greater influence ([Chase & Myers 2011](#)). Additionally, they can act together to determine patterns of distribution of species at the level of metacommunities, as seen in the Zapotitlán valley.

Because it is very difficult to measure dispersal directly, one way to assess the effect of dispersal limitation on the metacommunity structure is through geographical distance between communities, which can be used as a proxy of connectivity between patches and can give an idea of the limits of regional dispersal ([Nekola & White 1999](#), [Hassler \*et al.\* 2010](#), [Moritz \*et al.\* 2013](#)). That is, closer patches have a greater chance of exchanging species than farther patches ([Wang \*et al.\* 2011](#), [Siefert \*et al.\* 2012](#), [Qian & Shimono 2012](#), [Moritz \*et al.\* 2013](#)). Dispersal limitation has been recognized as a fundamental process in the dynamics of metacommunities ([MacArthur & Wilson 1967](#), [Hubbell \*et al.\* 1999](#), [Nathan & Muller-Landau 2000](#), [Jones \*et al.\* 2015](#)). When considering the dynamics of semiarid metacommunities, [Shreve \(1929\)](#) and [Shreve & Hinckley \(1937\)](#) suggested that observed changes in the structure of local Arizona communities were due only to species movement between patches. This would indicate a trend toward a more uniform representation of species throughout a study area. Thus, the spatial and temporal changes observed in the Zapotitlán valley, given by increased species' frequency/incidence in certain local communities, might be due to the arrival of plant species from other nearby patches or from the seed bank. However, environmental filters must be overcome because the patches within the Zapotitlán valley are immersed in a relatively unfavorable matrix. So the species must be able to reach new patches and fall into suitable sites for their establishment ([Silvertown & Wilson 1994](#)). In Zapotitlán, as well as in other arid environments, it has been found that these favorable sites often tend to occur under the canopies of shrubs that generate a microenvironment, where the radiation, temperature and humidity conditions are tempered, compared to open spaces ([Valiente-Banuet \*et al.\*](#)

[1991](#)). It has also been reported that under these shrubs there is greater accumulation of nutrients in the soil ([Franco & Nobel 1989](#), [Valiente-Banuet & Ezcurra 1991](#), [Perroni-Ventura \*et al.\* 2010](#)). Although it was not the objective of this work, we suggest that the conceptual paradigm of metacommunities ([Holyoak \*et al.\* 2005](#)) that could be adjusted to the semi-arid metacommunity of the Zapotitlán valley would be the 'species sorting' one. This, because the metacommunity has an apparently stable Clementsian structure in the analyzed time window. In addition, environmental and spatial filtering showed a small but significant effect on the structure of the metacommunity.

Finally, we found no evidence to support our hypothesis that the influence of changes in the composition and abundance of species at the level of local communities could affect the meta-community structure, tending towards homogenization. The Clementsian structure with discrete local communities was maintained over time. Our results also did not support the hypothesis about the importance of structuring mechanisms. From the recognized Clementsian distribution, we expected that the soil characteristics would have more influence than the distance between the patches; however, both gradients explained almost the same proportion of variability. This shows us that the Zapotitlán valley has a Clementsian structure that did not change despite changes in species diversity in local communities after 23 years. This suggests that the Clementsian structure is robust to local changes. Besides, it seems that there are multiple mechanisms and processes that influence the assembly and structure of metacommunities, since the gradients we consider in this work only explain 23 % (1980) and 18 % (2003) of the total variability. Many other biotic and abiotic factors must be acting in the dynamics of the communities. Because of this, multiple environmental gradients need to be considered, including temporary variations in climatic and spatial factors, as well as longer-term monitoring at the study sites.

#### Acknowledgements

The Basic Science Program (Grant 000000000179296) of the Mexican Council of Science and Technology (CONACYT) supported this research. This work is part of MJ's PhD project for the Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud of the Universidad Autónoma Metropolitana and was supported by a doctoral scholarship from CONACYT. We are deeply grateful to Pedro Miranda and Juan Manuel Gallardo for their assistance in the field. Ismael Calzada, Francisco González Medrano, Fernando Chiang and Juan Manuel Gallardo aided with the identification of plant specimens. Silvio Olivieri and Enrique Martínez contributed in the planning and development of the first survey in 1980.

## Literature cited

- Abella SR, Guida RJ, Roberts CL, Norman CM, Holland JS. 2019. Persistence and turnover in desert plant communities during a 37-yr period of land use and climate change. *Ecological Monographs* **89**: 1-20. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecm.1390>
- Aguilar MR, Sala OE. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* **70**: 26-34. DOI: <https://doi.org/10.2307/3545695>
- Austin MP. 1976. On non-linear species response models in ordination. *Vegetatio* **33**: 33-41. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00055297>
- Azeria ET, Kolasa J. 2008. Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity in a dynamic natural model system. *Oikos* **117**: 1006-1019. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16529.x>
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**: 1045-1055. DOI: <https://doi.org/10.2307/1940179>
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* **85**: 1826-1832. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-3111>
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2011. *Numerical Ecology with R*. New York: Springer. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>
- Chase JM, Bengtsson J. 2010. Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology. In: Verhoef HA, Morin PJ, eds. *Community Ecology. Processes, models, and applications*. New York: Oxford University Press, pp. 57-68. ISBN-13: 9780199228973
- Chase JM, Myers JA. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **366**: 2351-2363. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0063>
- Clements FE. 1916. *Plant Succession: Analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington, DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.56234>
- Dallas T. 2014. metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecography* **37**: 402-405. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00695.x>
- Datry T, Bonada N, Heino J. 2015. Towards understanding the organization of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos* **125**: 149-159. DOI: <https://doi.org/10.1111/oik.02922>
- Denelle P, Violle C, Munoz F. 2019. Distinguishing the signatures of local environmental filtering and regional trait range limits in the study of trait-environment relationships. *Oikos* **128**: 960-971. DOI: <https://doi.org/10.1111/oik.05851>
- Devlaeminck R, Bossuyt B, Hermy M. 2005. Inflow of seed through the forest edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. *Plant Ecology* **176**: 1-17. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-004-0008-2>
- Diamond JM. 1975. Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM, eds. *Ecology and evolution of communities*. Massachusetts: Harvard University Press, pp. 342-444. ISBN 9780674224445
- Ellis AM, Lounibos LP, Holyoak M. 2006. Evaluating the long-term metacommunity dynamics of tree hole mosquitoes. *Ecology* **87**: 2582-2590. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2582:ETLMDO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2582:ETLMDO]2.0.CO;2)
- Erős T, Sály P, Takás P, Higgins CL, Bíró P, Schmera D. 2014. Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia* **722**: 31-43. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1673-8>
- Franco AC, Nobel PS. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**: 870-886. DOI: <https://doi.org/10.2307/2260991>
- Garmin 2018. Garmin Ltd. *BaseCamp owner's manual*. Kansas, USA.
- Gauch HG, Whittaker RH, Wentworth TR. 1977. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *Journal of Ecology* **65**: 157-174. DOI: <https://doi.org/10.2307/2259071>
- Gleason HA. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **53**: 7-26. DOI: <https://doi.org/10.2307/2479933>
- Hassler SK, Kreyling J, Beierkuhnlein C, Eisold J, Samimi C, Wagenseil H, Jentsch A. 2010. Vegetation pattern divergence between dry and wet season in a semiarid savanna - spatio-temporal dynamics of plant diversity in northwest Namibia. *Journal of Arid Environments* **74**: 1516-1524. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.05.021>
- Holyoak M, Leibold MA, Mouquet N, Holt RD, Hoopes MF. 2005. Metacommunities. A framework for large-scale community ecology. In: Holyoak M, Leibold MA, Holt RD, eds. *Metacommunities. Spatial dynamics and ecological communities*. Chicago: Chicago University Press, pp.1-31. ISBN: 9780226350646
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, Loo de Lao S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* **283**: 554-557. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.283.5401.554>
- Hubbell SP. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional*



- Ecology* **19**: 166-172. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x>
- Hutchinson MAS. 2008. *Interactions between habitat fragmentation and invasion: factors driving exotic plant invasion in native forest remnants West Coast New Zealand*. PhD. Thesis. University of Canterbury.
- Jones NT, Germain RM, Grainger TN, Hall AM, Baldwin L, Gilbert B. 2015. Dispersal mode mediates the effect of patch size and patch connectivity on metacommunity diversity. *Journal of Ecology* **103**: 935-944. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12405>
- Keith SA, Newton AC, Morecroft MD, Golicher DJ, Bullock JM. 2011. Plant metacommunity structure remains unchanged during biodiversity loss in English woodlands. *Oikos* **120**: 302-310. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18775.x>
- Kovach WL. 2013. MVSP - A MultiVariate Statistical Package for Windows, v.3.22. Pentraeth, Wales, UK. Kovach Computing Services.
- Leibold MA, Mikkelsen GM. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* **97**: 237-250. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970210.x>
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet M, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**: 601-613. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Leibold MA, McPeck MA. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* **87**: 1399-1410. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1399:COTNAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1399:COTNAN]2.0.CO;2)
- Logue JB, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H, Metacommunity Working Group. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* **26**: 482-491. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.04.009>
- López-González C, Presley SJ, Lozano A, Stevens RD, Higgins CL. 2012. Metacommunity analysis of Mexican bats: environmentally mediated structure in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography* **39**: 177-192. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02590.x>
- MacArthur RH, Wilson EO. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press. ISBN: 9780691088365
- Meynard CN, Lavergne S, Boulangeat I, Garraud L, Van Es J, Mouquet N, Thuiller W. 2013. Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography* **40**: 1560-1571. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12116>
- Miller TJ, Quintana-Ascencio PF, Maliakal-Witt S, Menges ES. 2012. Metacommunity dynamics over 16 years in a pyrogenic shrubland. *Conservation Biology* **26**: 357-366. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01807.x>
- Mouquet N, Loreau M. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist* **162**: 544-556. DOI: <https://doi.org/10.1086/378857>
- Morisita M. 1962. Id-index, a measure of dispersion of individuals. *Researches on Population Ecology* **4**: 1-7. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02533903>
- Moritz C, Meynard CN, Devictor V, Guizien K, Labruno J, Guarini M, Mouquet N. 2013. Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. *Oikos* **122**: 1401-1410. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00377.x>
- Nathan R, Muller-Landau HC. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* **15**: 278-285. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Nekola JC, White PS. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* **26**: 867-878. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x>
- Newton AC, Walls RM, Golicher D, Keith SA, Diaz A, Bullock JM. 2012. Structure, composition and dynamics of calcareous grassland metacommunity over a 70-year interval. *Journal of Ecology* **100**: 196-209. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01923.x>
- Ochoa-Ochoa LM, Whittaker RJ. 2014. Spatial and temporal variation in amphibian metacommunity structure in Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **30**: 537-549. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467414000388>
- Ozinga WA, Bekker RM, Schaminée JHJ, Van Groenendael JM. 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology* **92**: 767-777. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00916.xs>
- Patterson BD, Atmar W. 1986. Nested subset and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* **28**: 65-82. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x>
- Perroni-Ventura Y, Montaña C, García-Oliva F. 2010. Carbon-nitrogen interactions in fertility island soil from a tropical semi-arid ecosystem. *Functional Ecology* **24**: 233-242. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01610.x>
- Presley SL, Higgins CL, Willig MR. 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* **119**: 980-917. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18544.x>

- Pueyo Y, Kefi S, Alados CL, Rietkerk M. 2008. Dispersal strategies and spatial organization of vegetation in arid ecosystems. *Oikos* **117**: 1522-1532. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16735.x>
- Puth LM, Post DM. 2005. Studying invasion: have we missed the boat? *Ecology Letters* **8**: 715-721. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00774.x>
- Qian H, Shimono A. 2012. Effects of geographic distance and climatic dissimilarity on species turnover in alpine meadow communities across a broad spatial extent on the Tibetan Plateau. *Plant Ecology* **213**: 1357-1364. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0095-4>
- R Core Team 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Mexico City: Limusa. ISBN: 968-18-0002-8
- Sandoval-Palacios E. 2010. *Patrones de variación espacio-temporal del matorral xerófilo en la subcuenca de Zapotitlán, Puebla*. MSc. Thesis, Universidad Autónoma Metropolitana.
- Shreve F. 1929. Changes in desert vegetation. *Ecology* **10**: 364-373. DOI: <https://doi.org/10.2307/1931144>
- Shreve F, Hinckley AL. 1937. Thirty years of change in desert vegetation. *Ecology* **18**: 463-478. DOI: <https://doi.org/10.2307/1930573>
- Siefert A, Ravenscroft C, Weiser MD, Swenson NG. 2012. Functional beta-diversity patterns reveal deterministic community assembly processes in eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography* **22**: 682-691. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12030>
- Silvertown J, Wilson JB. 1994. Community structure in a desert perennial community. *Ecology* **75**: 409-417. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939544>.
- Simberloff D. 1983. Competition theory, hypothesis testing, and other community ecological buzzwords. *American Naturalist* **122**: 626-635. DOI: <https://doi.org/10.1086/284163>.
- Stewart J, Parsons AJ, Wainwright J, Okin GS, Bestelmeyer BT, Fredrickson EL, Schlesinger WH. 2014. Modeling emergent patterns of dynamic desert ecosystems. *Ecological Monographs* **84**: 373-410. DOI: <https://doi.org/10.1890/12-1253.1>
- Tilman D. 1982. *Resource competition and community structure*. Monographs in Population Biology 17. Princeton: Princeton University Press, 296. ISBN: 9780691083025
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M. 2003. Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. *Science* **299**: 241-244. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1078037>
- Valiente-Banuet A, Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* **79**: 961-971. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261091>
- Valiente-Banuet A, Vite F, Zavala-Hurtado JA. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* **2**: 14-11. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235892>
- Venable DL, Flores-Martínez A, Muller-Landau HC, Barron-Gafford G, Becerra JX. 2008. Seed dispersal of desert annuals. *Ecology* **89**: 2218-2227. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-0386.1>
- Wang X, Wiegand T, Wolf A, Howe R, Davies SJ, Hao Z. 2011. Spatial patterns of tree species richness in two temperate forests. *Journal Ecology* **99**: 1382-1393. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01857.x>
- Whittaker RH. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* **42**: 207-264. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1967.tb01419.x>
- Wilson DS. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* **73**: 1984-2000. DOI: <https://doi.org/10.2307/1941449>
- Zavala-Hurtado JA. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia y ausencia de las especies. *Biotica* **7**: 99-119.

---

**Associate editor:** Enrique Jurado

**Author contributions:** JM, JAZH and ESP designed the study. JM, ESP, JAZH, GHC and BRA designed and carried out the field work. MJ, CM, JAZH and EV built-up the analysis design. All authors collaborated in the manuscript preparation.

## **Apéndice IV. Acta de disertación pública**



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

# ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No 00107

Matrícula: 2111800038

Dinámica de comunidades vegetales en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. Un enfoque de metacomunidades y ecología de las invasiones.

Con base en la Legislación de la Universidad Autónoma Metropolitana, en la Ciudad de México se presentaron a las 16:00 horas del día 11 del mes de marzo del año 2021 POR VÍA REMOTA ELECTRÓNICA, los suscritos miembros del jurado designado por la Comisión del Posgrado:

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO  
DR. MARIO ADOLFO ESPEJO SERNA  
DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA  
DR. ZENON CANO SANTANA  
DRA. BEATRIZ RENDON AGUILAR

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaria la última, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: MARIA DE JESUS MONSERRAT JIMENEZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

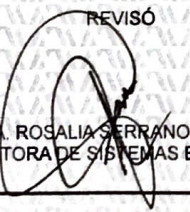
APROBAR

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



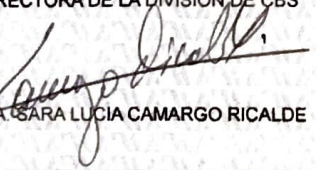

MARIA DE JESUS MONSERRAT JIMENEZ  
ALUMNA

REVISÓ



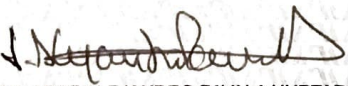
MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ  
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS



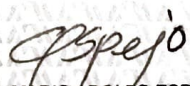
DRA. SARA LUCIA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTE




DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

VOCAL




DR. MARIO ADOLFO ESPEJO SERNA

VOCAL




DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA

VOCAL



DR. ZENON CANO SANTANA

SECRETARIA



DRA. BEATRIZ RENDON AGUILAR