



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA

Iztapalapa

**Invasividad de comunidades vegetales en una zona árida del trópico
mexicano**

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Biología

PRESENTA

Biól. María de Jesús Monserrat Jiménez

Director: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Asesores: Dra. Beatriz Rendón Aguilar

Dr. Carlos Martorell Delgado

JUNIO, 2009

La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
pertenece al Padrón de
Postgrados de Excelencia del CONACyT.

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Biól. María de Jesús Monserrat Jiménez

El día 10 de junio del año de 2009.

Comité Tutorial

Tutor: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Asesor: Dra. Beatriz Rendón Aguilar

Asesor: Dr. Carlos Martorell Delgado

Sinodal: Dra. Leticia Ponce de León García

Sinodal: Dr. Manuel Arnoldo Castillo Rivera

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Comité Tutorial por sus sugerencias y por todo el apoyo que me brindaron en la realización de esta tesis. En particular, quiero agradecer el haber dirigido esta tesis al Dr. Alejandro Zavala quien dedicó mucho tiempo en mi formación académica, además de brindarme su amistad.

A los sinodales por sus observaciones y por la rapidez con la que fueron generadas.

A mis compañeros de escuela con quienes he pasado los mejores momentos y las más locas aventuras (espero que sigamos así). A todos los miembros del laboratorio de Ecología por su apoyo y amistad.

A Pedro Miranda, por acompañarme en el trabajo de campo y por compartir conmigo el mágico Zapotitlán.

A mi mamá y a mi hermana Bety, porque ellas me han enseñado las cosas importantes de la vida.

RESUMEN.

La dispersión es un componente fundamental de la invasividad de poblaciones y comunidades de plantas. De ella depende la probabilidad de que las diásporas alcancen lugares adecuados para su establecimiento, además de que permite la persistencia de las especies en parches con baja densidad poblacional, la recolonización de hábitats y fomenta la variabilidad genética y la diversidad en general bajo un enfoque metacomunitario. En esta Tesis se presenta la caracterización de la invasividad de especies y comunidades locales en una metacomunidad vegetal definida dentro de la subcuenca semiárida de Zapotitlán, Puebla, dentro de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Esta caracterización pretende coadyuvar en la explicación de los procesos responsables de los cambios en la estructura de la metacomunidad observados en los últimos 27 años y contribuir al conocimiento de la dinámica de comunidades vegetales en general. Se generaron índices de invasividad a nivel de especies en la metacomunidad y en tres tipos de comunidades locales (matorral, tetechera y cardonal), así como al nivel de comunidades locales. Se presenta la caracterización de la capacidad dispersora como indicadora de invasividad de 62 especies de plantas del valle semiárido de Zapotitlán, basada en caracteres morfométricos y funcionales de sus frutos como estructuras de dispersión. Se caracterizaron los frutos de acuerdo a su peso, longitud, ancho, color, forma, tipo de fruto, liberación de semillas y presencia de estructuras de dispersión (espinas, pelos, ganchos, mucílago, brácteas), además de su capacidad de dispersión por viento y epizoocoria. Mediante un análisis de componentes principales se obtuvo un índice de invasividad (II) de las especies delimitado en sus extremos por

especies hipotéticas con características de dispersión máxima ($II = 100.0$) y mínima ($II = 0.0$) para anemocoria, epizoocoria y endozoocoria. El II se construyó a partir del gradiente definido por el primer eje de la ordenación. En el extremo negativo se concentran las especies con mayor II en anemocoria y epizoocoria, mientras que en el caso de la dispersión por endozoocoria, las especies con mayor II se ordenan hacia el extremo negativo del eje. Las especies con mayor II para anemocoria y epizoocoria son: *Viguera dentata*, *Heteroteca inuloides*, *Dalea* sp, *Zinnia peruviana*, compuesta 4, *Mascagnia seleriana*, *Sanvitalia fruticosa* y *Beaucarnea gracilis*, y para endozoocoria: *Ferocactus latispinus*, *Yucca periculosa*, *Pachycereus hollianus*, *Peniocereus viperinus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Opuntia macdougaliana* y *Stenocereus stellatus*. En el centro tenemos especies que pueden ser dispersadas por cualquier mecanismo. También se generaron índices de invasividad para los tres tipos de comunidades analizados, resultando ser el matorral el tipo de vegetación con mayor invasividad, seguido por la tetechera y finalmente por el cardonal. Esto podría explicar, al menos parcialmente, el patrón observado de sustitución de parches de tetechera por matorral en el valle de Zapotitlán a partir de disturbios antropogénicos. La evaluación de la invasividad de las especies y comunidades locales es importante para comprender diferentes aspectos de la dinámica de metacomunidades en ambientes heterogéneos y de la ecología de las invasiones. Es necesario complementar estos estudios con análisis de características de semillas y estructuras vegetativas y estudios de procesos de dispersión, germinación y establecimiento a partir de experimentos de campo, así como contar con

evaluaciones precisas de la vulnerabilidad de diferentes comunidades locales para ser invadidas (invasibilidad).

ABSTRACT

Dispersal is a main component of plant populations and community invasiveness. Feasibility of propagules to reach safe sites for establishment depends on dispersal. Besides, it allows species persistence in low-density patches, habitat recolonization, and it promotes genetic and species diversity in metacommunities. In this dissertation I present species and local communities invasiveness characterization in a metacommunity in the Zapotitlan valley, inside the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve. This characterization intends to aid the explanation of the processes promoting the observed changes in the metacommunity structure observed in the last 27 years. Also it is intended to contribute to the knowledge of plant communities' dynamic processes, in general. Invasiveness indexes at the species in the metacomunity, in three types of local communities (matorral, tetechera and cardonal) as well as at local communities level were generated. Dispersal ability, as an invasiveness' indicator, of 62 plant species recorded at the Zapotitlán valley is presented. This characterization was based on morphometric and functional fruit characters as dispersal structures. Fruit were evaluated according to their weight, length, width, colour, shape, fruit type, seeds release, and the presence of dispersal structures (spines, hairs, hooks, mucilage, bracts, etc.), besides their wind and exo-zoochory dispersal ability. A principal components analysis revealed a species invasiveness gradient (invasiveness index, i.e., II) along axis 1. This gradient was limited by hypothetical species with maximal (II = 100.00) and minimal (II = 0.00) dispersal properties for anemochory, exo-zoochory and endo-zoochory. At the negative (left) end of the gradient, species with highest anemochory and exo-zoochory II's are gathered together, whereas mainly endo-

zoochory dispersed species are located at the negative end of the ordination axis. Species with high anemochory and exo-zoochory II's were: *Viguera dentata*, *Heteroteca inuloides*, *Dalea sp*, *Zinnia peruviana*, *compuesta 4*, *Mascagnia seleriana*, *Sanvitalia fruticosa* y *Beaucarnea gracilis*, and for endo-zoochory: *Ferocactus latispinus*, *Yucca periculosa*, *Pachycereus hollianus*, *Peniocereus viperinus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Opuntia macdougaliana* y *Stenocereus stellatus*. At the middle part of the gradient, species with several dispersal mechanisms are present. Invasiveness indexes were also generated for the three community types, being the cardonal the most invasive vegetation type. Tetechera follows, and cardonal was the least invasive vegetation type. These results could, at least partially, explain the observed pattern of tetechera patches replacement by matorral in the Zapotitlán valley after anthropogenic disturbances. Assessment of plant species and local communities is relevant for the understanding of various aspects of metacommunities dynamics in heterogeneous environments and invasions ecology. It is necessary to follow this study with seeds and vegetative dispersal structures characterization, as well as the research on dispersal, germination and establishment under field experiments approaches. Also, it is necessary to have sound assessments of local communities vulnerability to being invaded (invasibility).

C O N T E N I D O

RESUMEN	5
ABSTRACT	8
1. INTRODUCCION	12
1.1. Nuevo enfoque de las comunidades	12
2. ANTECEDENTES	14
2.1. Metacomunidades	14
2.2. Ecología de las invasiones	15
2.3. Cambios en comunidades vegetales del valle de Zapotitlán, Puebla.	21
3. HIPÓTESIS	23
4. OBJETIVOS	23
5. MÉTODOS	24
5.1. Área de estudio	24
5.2. Caracterización de estructuras de dispersión de especies presentes en comunidades locales	25
5.3. Caracterización de rasgos funcionales de frutos (diásporas) de las especies vegetales presentes en comunidades locales	27
5.4. Generación de un índice de invasividad a nivel de especie y de comunidad.	28
5.5. Clasificación numérica de las especies y su relación con la invasividad	29
5.5.1. Caracterización de categorías de invasividad	29
5.5.1.1 Invasividad de especies en la metacomunidad	29
5.5.1.2. Invasividad de las comunidades locales	30

6. RESULTADOS	31
6.1. Localización geográfica de los sitios de muestreo en el valle de Zapotitlán	31
6.2. Caracterización de estructuras de dispersión de especies presentes en comunidades locales	32
6.3. Generación de un índice de invasividad a nivel de especie y de comunidad.	33
6.4. Invasividad a nivel de comunidades locales	35
6.5. Caracterización de categorías de invasividad	35
6.5.1. Invasividad de especies en la metacomunidad	35
6.5.2. Invasividad de las comunidades locales	50
7. DISCUSIÓN	53
BIBLIOGRAFÍA	61
APÉNDICE	67

Invasividad de comunidades vegetales en una zona árida del trópico mexicano.

1 INTRODUCCION

1.1. Nuevo enfoque de las comunidades.

Las comunidades naturales son entidades inherentemente cambiantes, tanto en el espacio como en el tiempo. La comprensión de las reglas y patrones de estructuración de ellas es un tema central de la ecología de comunidades actual (Schreiber & Rittenhouse, 2004). Esta naturaleza cambiante de las comunidades debe tomarse en cuenta para cualquier esfuerzo de avanzar en el conocimiento, conservación y manejo de los ecosistemas.

Aunque los estudios básicos de dinámica de comunidades están lógicamente ligados con el campo aplicado de la llamada ecología de las invasiones (el estudio de invasiones de organismos externos a una región en particular), ambos planteamientos constituyen disciplinas teóricas que se han desarrollado de manera paralela y más bien distante; aunque desarrollos recientes en ambas disciplinas muestran una convergencia gradual en sus planteamientos y alcances (Davis, 2005).

Los términos 'invasibilidad' e 'invasividad' provienen de la ecología de las invasiones para describir, en el primer caso, la susceptibilidad de un hábitat para ser invadido por especies de otras regiones y, en cuanto a la invasividad, la

capacidad de los individuos de una población para establecerse en un hábitat diferente al cual provienen (Davis 2005; Richardson & Pysek 2006).

Por otra parte, aunque los patrones ecológicos a nivel comunitario se dan a diferentes escalas espacio-temporales y pueden variar con la escala de observación, mucha de la teoría ecológica se ha centrado en una sola escala, suponiendo que las comunidades son entidades cerradas (Leibold et al. 2004). Recientemente ha comenzado a tomar auge un nuevo enfoque de estudio del nivel comunitario, considerando a las comunidades como entidades abiertas que mantienen diferentes niveles de interconexión funcional en un entorno regional. Este enfoque considera a las metacomunidades (Holyoak et al. 2005) como un conjunto de comunidades locales que se encuentran ligadas mediante la dispersión (Wilson, 1992).

De esta manera, la dinámica de las metacomunidades está íntimamente relacionada con la dinámica espacial de las comunidades que ocupan dos o más parches interconectados por dispersión (Holyoak et al. 2005). Así, una nueva visión de las comunidades que pretende caracterizar los procesos de su ensamblaje a partir de invasiones recurrentes y reconociendo la importancia de interacciones entre procesos locales y regionales permitirá el desarrollo de una teoría de dinámica de comunidades más completa y realista (Levine 2000; Tilman 2004; Davis 2005), incidiendo directamente en la comprensión de los procesos que determinan y mantienen la biodiversidad. Además, el estudio de propiedades de invasividad de las especies e invasión de las comunidades, pueden incidir directamente en programas de conservación y restauración ecológica.

2 ANTECEDENTES

2.1. Metacomunidades

La fragmentación de hábitats crea parches de paisajes en los cuales la dispersión puede ser requerida para la persistencia y es reconocida por ser un importante factor que influye en la composición de las comunidades (MacArthur & Wilson, 1967). Para tener una mejor perspectiva de lo que ocurre en estos parches a nivel regional, se define el nivel de metacomunidad como un conjunto de comunidades locales que están conectadas mediante dispersión (Hanski & Gilpin 1991; Wilson 1992)

Mouquet y Loreau (2003) establecen que las comunidades están organizadas a múltiples escalas y que las interacciones entre estas determinan los patrones locales y regionales de riqueza de especies, por lo que varios mecanismos de coexistencia entre especies tienden a ser propuestos a nivel de metacomunidad, y por lo tanto las invasiones pueden ser estudiadas a distintas escalas, considerando la dispersión entre parches, la heterogeneidad ambiental, disponibilidad de recursos, presencia de enemigos naturales y disturbios.

Cuatro paradigmas en la dinámica de las metacomunidades fueron propuestos por Leibold y colaboradores (2004), basados en la variación observada de los procesos locales y regionales. Los cuatro paradigmas son: **1.** Dinámica de parche, esta perspectiva asume que los parches son idénticos y que cada parche es capaz de contener poblaciones. La diversidad local de especies es limitada por dispersión. Dentro de la comunidad local hay extinciones y colonizaciones. **2.**

Selección de especies, enfatiza cambio en la comunidad sobre un gradiente ambiental, las condiciones locales abióticas determinan la composición de la comunidad. Aunque haya dispersión, solo ciertas especies logran establecerse en un determinado ambiente. **3.** Efecto de masa, se enfoca en la migración e inmigración sobre la dinámica local de las poblaciones, la dispersión es debido a los tamaños de las poblaciones y el efecto es que parches donde haya poblaciones muy grandes generara un gran flujo de propágulos hacia otros parches con menor abundancia y hacia sí mismo. **4.** Teoría neutral, asume que las especies no difieren significativamente unas de otras respecto a sus habilidades de dispersión y se pueden presentar extinciones locales aleatorias. La dinámica de los parches es por azar de cambios en la composición tanto en espacio como en el tiempo.

Estos paradigmas difieren en el grado de dispersión entre parches de las especies que los componen.

2.2. Ecología de las invasiones

En la ecología contemporánea existen cuatro áreas de investigación que estudian los cambios de la vegetación: biología de invasiones, sucesión ecológica, dinámica de parches y efectos del cambio global sobre comunidades de plantas (Davis et al. 2005), y los procesos fundamentales que se estudian en cada área son básicamente los mismos: colonización, dispersión, facilitación, inhibición, disturbios, establecimiento, cambios en la composición de especies y propagación.

Charles Elton es considerado el padre de la ecología de las invasiones. En su libro "The Ecology of invasions by animal and plants" (1958) describe varios ejemplos de invasiones de diferentes grupos de seres vivos en varias partes del mundo. Aquí habla de la propagación de las especies y afirma que la dispersión tiene lugar a través de la migración o la difusión del medio ambiente, además de que considera a los invasores como un grupo particular de organismos y a las invasiones como parte integral de muchas sucesiones. También maneja la idea de que las comunidades presentan cierta resistencia a las invasiones, donde las comunidades más diversas son menos invasibles.

Recientemente se ha sugerido que las invasiones pueden ser entendidas dentro de la estructura de la ecología de comunidades, desde los procesos que regulan la dinámica de comunidades en ecosistemas naturales (Davis et al. 2000; Shea & Chesson 2002; Gurvich et al. 2005).

Los estudios de invasiones se han considerado desde distintos puntos de vista que incluyen características de los invasores, características de las comunidades invadidas, recursos y enemigos naturales; tomando en cuenta que no son independientes entre sí, además de que las invasiones involucran tres estados esenciales: transporte de organismos a un lugar nuevo, establecimiento e incremento de la población en la localidad invadida (Shea & Chesson, 2002).

Diversos trabajos sobre invasiones de plantas han mostrado que las comunidades con un alto índice de diversidad son menos susceptibles de ser invadidas como resultado de menos espacio disponible para una invasión potencial (Tilman et al. 1997; Naeem et al. 2000) y que las especies invasivas disminuyen (Meiners et al. 2001; Hutchinson & Vankat 1997; Tilman et al. 1997), o incrementan (Brown & Fridley 2003; Davis 2005) la diversidad de las comunidades. Sin embargo, estudios de patrones a gran escala muestran que sistemas diversos tienden a tener un alto número de especies exóticas (Levine & D'Antonio 1999; Lonsdale 1999; Levine 2000), además, Davis y colaboradores (2000) mencionan que no hay necesariamente una relación entre la diversidad de especies de una comunidad de plantas y la susceptibilidad a ser invadida, y consideran que la vulnerabilidad de las comunidades a las invasiones no es un atributo estático o permanente, sino una condición que puede fluctuar con el tiempo. Por otro lado, Lonsdale (1999) considera que la invasión es una propiedad emergente de las comunidades, consecuencia de varios factores, incluyendo región climática, régimen de disturbios ambientales y habilidad competitiva de las especies residentes. Por ejemplo, localidades con disturbios frecuentes tienden a ser más invadidas (Luken & Goessling 1995; Ohlrmüller et al. 2006) ya que es un evento discreto en el tiempo que altera la estructura de la comunidad o de las poblaciones y cambia recursos, disponibilidad de sustrato o el ambiente físico (Gurvich et al. 2005). Por lo tanto, según Shea y Chesson (2002), el cómo las especies tanto residentes como invasoras responden a factores tales como: recursos, enemigos naturales y ambiente físico, los cuales varían en espacio y tiempo, determina si se lleva a cabo o no la invasión.

Sin embargo, existe la controversia de si las especies invasoras son más competitivas que las nativas (Vilá & Weiner, 2004), aunque Hobbs et al. (1988), Thompson et al. (1995), Levine y D'Antonio (1999) y Shea y Chesson (2002) encontraron evidencias de que los dos grupos, especies invasivas y especies nativas son funcionalmente indistinguibles y que ambas pueden responder de manera similar a factores que dominan la diversidad, tales como competencia, disturbios, disponibilidad de recursos y suministro de propágulos, ya que son los mismos factores que influyen en las invasiones (Levine & D'Antonio, 1999)

En los procesos de invasiones la historia importa, es decir quién llega primero y quién después, ya que algunas especies pueden inhibir o facilitar el establecimiento de otras, por lo que la sucesión está ligada a las invasiones. Davis y sus colaboradores (2001) proponen que la teoría de la sucesión ecológica puede ser usada para entender los procesos de invasión. Drake (1991), también coincide con la idea de que son importantes los procesos históricos que crean una comunidad, y en su trabajo de investigación encuentra que existen diferentes ensamblajes (estados alternativos) de las comunidades debido a que hay múltiples atractores. Así, los mecanismos de ensamblaje generan diferencias en las propiedades emergentes de las comunidades tales como la vulnerabilidad o resistencia a la invasión, trayectorias de crecimiento poblacional y persistencia de diferentes especies, dando como resultado que la secuencia de invasiones determina un conjunto de reglas de ensamblaje y que tales reglas influyen en la composición y en la susceptibilidad de las comunidades a ser invadidas. Este conjunto de reglas es diferente para cada secuencia y aunque el orden de invasión

puede ser aleatorio, las reglas de ensamblaje pueden ser determinadas por estas invasiones, además de la variabilidad ambiental y procesos estocásticos.

En la literatura se han propuesto de 2 a 4 estados o fases espacio-temporales dentro del proceso de invasión (Kolar & Lodge 2001; Shea & Chesson 2002; Lockwood et al 2005; Theoharides & Dukes 2007), aquí lo resumimos en tres fases: dispersión, establecimiento y aumento de la población (proliferación) en la nueva localidad, considerando que en cada una de las fases intervienen diversos factores bióticos y abióticos (Fig. 1)



Fig. 1. Fases del proceso de invasión y los factores que determinan que se lleve a cabo cada una de ellas.

La dispersión es un proceso fundamental en la dinámica de poblaciones y comunidades de plantas. De ella depende la probabilidad de que las diásporas (el término diáspora es usado para nombrar a las estructuras de dispersión) alcancen lugares adecuados para su establecimiento, además de que permite la persistencia de las especies en parches con baja densidad poblacional, la recolonización de hábitat y fomenta la variabilidad genética y la diversidad en general (Fischer et al. 1996; Wunderle 1997; Kiviniemi & Eriksson 1999; Cain et al. 2000; Jakobsson & Eriksson 2000; Calviño-Cancela 2002; Leibold & Norberg 2004; Holyoak et al. 2005; Pueyo et al. 2008; Venable et al. 2008).

Existen diferentes vectores por los que las diásporas se pueden dispersar largas distancias y muchos sistemas de clasificación están comúnmente basados en la morfología de aquéllas (Sorensen 1986; Westoby et al. 1990; Willson et al. 1990; Cain et al. 2000). Algunos autores como Howe et al. (1982) y Willson et al. (1990) mencionan que las características morfológicas de los frutos y semillas generalmente indican el tipo de dispersión; por ejemplo, diásporas que presentan ganchos, espinas o sustancias pegajosas son dispersadas mediante adhesión a un animal (epizoocoria o exozoocoria), diásporas con alas son dispersadas por viento (anemocoria) y diásporas con pulpa carnosa son dispersadas internamente por animales (endozoocoria), entre otros. Sin embargo, el mecanismo en muchas ocasiones no es tan evidente; por ejemplo, diferentes estudios han mostrado que semillas con pelos pueden ser dispersadas por viento y/o por animales (Fischer et al. 1996; Kiviniemi & Telenius 1998; Kiviniemi & Eriksson 1999), siendo muy rara la superespecialización, ya que la falta de un vector específico impediría la dispersión (Besnier, 1989).

El presente trabajo se ubica dentro del ámbito de la ecología de invasiones caracterizando las propiedades funcionales (en este caso relacionadas con el proceso de dispersión) de las especies que constituyen a las comunidades locales involucradas en una metacomunidad al estar interconectadas por el proceso de dispersión.

Todos los estudios antes mencionados se han enfocado en la capacidad de invasión de ciertas especies, así como en la susceptibilidad de algunas comunidades a ser invadidas. Sin embargo, no se han realizado estudios sobre la invasividad al nivel de las comunidades locales que integran a una metacomunidad, es decir, considerando que las especies presentes en una comunidad tienen diferentes características que las especies que están presentes en otra comunidad, entonces de acuerdo con la composición de especies y al potencial de invasión de estas, podemos sugerir que una comunidad es más invasiva que otra.

Las comunidades vegetales en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla han sido estudiadas y se han encontrado composiciones recurrentes de especies (Zavala-Hurtado 1982; Jaramillo y González-Medrano 1983; Osorio-Beristain et al. 1996) por lo que se han descrito diferentes tipos de vegetación para este valle. En este trabajo se consideran 3 tipos de vegetación (matorral, tetechera y cardonal) y 3 sitios para cada tipo de vegetación donde cada uno de estos sitios es considerado un parche o comunidad local y el conjunto de estos parches son la metacomunidad de estudio.

2.3. Cambios en comunidades vegetales del valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

El referente directo de este proyecto es el análisis de cambios observados después de 23 años (1980-2003) en tres tipos de vegetación (matorral, tetechera y cardonal) del valle de Zapotitlán, Puebla, realizado por Sandoval-Palacios y

colaboradores en 2004 (datos no publicados) a partir del trabajo original de Zavala-Hurtado (1982), en el cual hallaron que diferentes parches de estos tipos de comunidades se mantienen estables en cuanto a su composición específica e inestables en cuanto a las abundancias absolutas de las especies. Los tipos de vegetación cardonal y matorral mostraron estabilidad al nivel de jerarquía de abundancias de las especies, mientras que la tetechera resultó inestable para este nivel de evaluación, lo que indica que es la unidad de vegetación que más cambios ha sufrido en los últimos 23 años. Debido a que más de la mitad de los parches registrados en 1980 como tetechera, fueron sustituidos por matorral, estos cambios parecen implicar una “invasión” de éste tipo de vegetación sobre la tetechera, tal vez producido por intervenciones humanas que han implicado desmontes y el subsecuente abandono de los terrenos sin que se haya dado un proceso de regeneración.

Una posible razón, al menos parcial, de estos cambios, está relacionada con que la capacidad de las plantas para alcanzar un hábitat adecuado es un factor decisivo en la manera como se estructuran y permanecen las comunidades.

Con base en lo anterior, surge el siguiente cuestionamiento ¿se puede definir la invasividad de una comunidad vegetal a partir de características morfométricas y funcionales de las estructuras de dispersión y del tipo de dispersión de sus componentes? ¿Esta invasividad tiene que ver con que el matorral haya sustituido a la tetechera y el cardonal se haya mantenido estable, aun cuando los tres tipos de comunidades han sufrido perturbaciones por actividades humanas?

3 HIPÓTESIS

Características de historia de vida de las especies, particularmente las relacionadas con sus estrategias de dispersión, determinan su capacidad invasora y considerando que existen diferencias interespecíficas en cuanto a estas estrategias, se podrá establecer una jerarquía de invasividad de las especies y un indicador a nivel comunitario.

Si la invasividad de una comunidad vegetal es mayor que la de otra adyacente, entonces puede haber una tendencia de invasión de una unidad hacia otra, modificando la estructura del paisaje.

4 OBJETIVO GENERAL

Determinar si diferentes comunidades del valle de Zapotitlán, Puebla, difieren en la capacidad de dispersión de las especies que las conforman.

4.1. Objetivos particulares

Definir la invasividad de las diferentes especies que conforman cada uno de los tres tipos de vegetación (cardonal, tetechera y matorral) a partir de características relacionadas con sus mecanismos de dispersión.

Generar un índice de invasividad a nivel de comunidad para cada tipo de vegetación.

Relacionar esta invasividad con los cambios temporales reportados para esta metacomunidad.

5 METODOS

5.1. Área de estudio

El área de estudio comprende una superficie aproximada de 413.89 km², con un rango altitudinal que va de los 1280 a los 2720 m.s.n.m., se localiza en el valle de Zapotitlán, el cual se considera como subcuenca (cuenca local), ubicado 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; en la zona semiárida Poblano-Oaxaqueña (Vite et al. 1992), situada en la sombra de lluvia de la Sierra Madre Oriental.

La vegetación corresponde al matorral xerófilo descrito por Rzedowski (1978) y presenta una gran variación, dependiendo del o los elementos fisonómicamente dominantes; como son las tetecheras de *Neobuxbaumia tetetzo*, los izotales de *Yucca periculosa*, o de *Beaucarnea gracilis*, los cardonales de *Cephalocereus columna-trajani*, los cardonales de *Stenocereus stellatus*, la selva baja espinosa perennifolia donde predomina *Prosopis laevigata*, la selva baja caducifolia donde predominan las familias Caesalpiniaceae, Fabaceae y Mimosaceae 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 BS₀hw" (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).

Existe 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), es irrigado por el Río Zapotitlán, que junto con el Río Tehuacán forman el Río “El Salado”, uno de los principales afluentes del Papaloapan.

5.2. Caracterización de estructuras de dispersión de especies presentes en comunidades locales

A partir de un análisis comparativo de la estructura de la vegetación entre dos muestreos temporales de 30 sitios (1980; Zavala-Hurtado 1982 y 2003; Sandoval Palacios et al. 2004, datos no publicados), se seleccionaron al azar 3 de estos sitios para cada tipo de comunidad (matorral, tetechera y cardonal), teniendo así un total de 9 sitios de muestreo, que en este estudio se consideraron comunidades locales o parches como entidades constituyentes de una metacomunidad vegetal definida dentro de los límites de la subcuenca de Zapotitlán.

Se hicieron muestreos, uno por mes, en cada sitio durante un año, con el fin de coleccionar frutos del mayor número posible de las especies presentes en las respectivas comunidades locales, abarcando así los diferentes períodos de

fructificación de ellas. En un cuadrante de 500 m² se colectaron 10 frutos maduros de 5 individuos de cada especie registrada en cada sitio. Los frutos se transportaron en bolsas de papel y se procesaron en el menor tiempo posible ya que algunos eran frutos carnosos que fácilmente podían descomponerse.

Los frutos se caracterizaron de acuerdo a su peso, longitud, ancho, color, forma, tipo, liberación de semillas y presencia de estructuras de dispersión como espinas, pelos, ganchos, viscosidad, brácteas. Estas características se consideraron de acuerdo con Sorensen (1986), Venable y Brown (1988), Mandak y Pisek (2001), y Römermann et al. (2005), quienes han encontrado que los pelos, espinas, ganchos y viscosidad son importantes en la forma de dispersión, además de tener funciones de protección contra depredadores y que características como pulpa carnosa o tipo de abertura están asociadas con la dispersión por vectores particulares (viento, vertebrados, agua) (Westoby et al. 1990; Willson et al. 1990).

El tipo de fruto se determinó de acuerdo con la clasificación basada en los criterios de si proviene de una o varias flores, de carpelos libres o fusionados, si es seco o carnoso, dehiscente o indehiscente (Pennington & Sarukhán, 2005) y se realizó una revisión de ejemplares en el Herbario Metropolitano UAMIZ para corroborar esta determinación. Las características de presencia de estructuras de dispersión, color y forma, se determinaron por observación directa, corroborando los datos con bibliografía especializada. Para las medidas morfométricas, los frutos fueron pesados en una balanza analítica Sartori BL610 (con una precisión de 0.01 gr), y

se tomaron medidas de longitud (mm) y ancho (mm) con un vernier digital Mitutoyo modelo CD-S6”M con una precisión de 0.01 mm.

5.3. Caracterización de rasgos funcionales de frutos (diásporas) de las especies vegetales presentes en comunidades locales

La presencia de ciertas características en las diásporas, como: tamaño, forma, color y estructuras especializadas de dispersión (ganchos, alas, pelos, mucilago), determina el tipo de dispersión propio de cada especie, aunque a veces éste no es muy claro o pueden presentar más de un tipo de dispersión. Así por ejemplo, nosotros suponemos que diásporas con pelos y/o alas serán dispersadas por viento, mientras que aquellas con ganchos serían dispersadas por animales. Siguiendo esta idea, se hicieron experimentos de dispersión por viento y por adhesión (anemocoria y epizoocoria) para saber qué tipo de dispersión presentan los frutos colectados.

Para evaluar la dispersión por viento (anemocoria), en un cuarto completamente cerrado se implementó un túnel de viento utilizando un ventilador con una velocidad promedio de viento de 4.08 ± 0.01 m/s. A una altura constante de 110 cm, se soltaron 20 diásporas de cada una de las especies registradas en las nueve comunidades locales, y se midió la distancia (con una precisión de 0.1 cm) recorrida por la diáspora.

En cuanto a dispersión por adhesión (epizoocoria), se tomaron 50 diásporas de cada especie. Éstas se dejaron caer sobre un retazo curtido de piel de chivo de 60

x 50 cm en posición horizontal, al colocarla en posición vertical se contaron el número de frutos que quedaban adheridos. Después se sacudió la piel de chivo en forma vertical y horizontal con fuerza constante hasta que el total de las diásporas se desprendían (Fischer et al. 1996; Römermann et al. 2005). Se cuantificó el porcentaje de frutos que se quedaron adheridos y el tiempo (segundos) que antes de que se desprendieran de la piel de chivo.

5.4. Generación de un índice de invasividad a nivel de especie y de comunidad.

Con los datos obtenidos de la caracterización de los frutos y de los experimentos de dispersión se construyó una matriz de s especies por n características que se analizó mediante un Análisis de Componentes Principales no 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), con el fin de producir un índice de invasividad de las especies. Como referencia de los extremos del gradiente de invasividad, se construyeron seis especies hipotéticas con características de dispersión máxima y mínima para anemocoria, epizocoria y endozocoria (ver apéndice). El índice de invasividad se construyó a partir del gradiente definido por el primer eje de la ordenación. Para facilitar la interpretación, considerando la existencia de valores positivos y negativos, el gradiente fue reescalado, generando un intervalo de 0.00 a 100.00, situándose en estos extremos, las especies hipotéticas con invasividad mínima y máxima, respectivamente. Con los valores del índice de invasividad de las especies, se construyó otra matriz de s comunidades locales por n especies, para

generar un índice de invasividad para cada comunidad local, mediante una ordenación numérica utilizando un análisis de componentes principales no centrado sobre la matriz de varianza-covarianza (no estandarizado; McGarigal et al. 2000).

5.5. Clasificación numérica de las especies y su relación con la invasividad

5.5.1. Caracterización de categorías de invasividad

5.5.1.1 Invasividad de especies en la metacomunidad

Con el fin de caracterizar niveles de invasividad de las especies (separar las especies ordenadas en el gradiente, del análisis de componentes principales, en categorías de capacidad de invasión) registradas en la metacomunidad, se aplicó un análisis de clasificación numérica, utilizando el método de Varianza Mínima sobre la matriz de distancias euclidianas al cuadrado a partir de la matriz de s especies por n características de las diásporas de las especies registradas en este estudio (McGarigal et al. 2000). Se cotejó la correspondencia de los grupos obtenidos con el arreglo de las especies a lo largo del gradiente de invasividad obtenido. Estos grupos fueron evaluados mediante un Análisis Discriminante Múltiple (ADM), utilizando el criterio de la lambda de Wilks como elemento para evaluar la separación entre los grupos. Este estadístico provee de una interpretación sencilla como un índice de similitud que varía entre 1.0 (cuando los grupos no presentan una separación clara en función de las variables que los definen) y 0.0 (cuando los grupos evaluados son diferentes). La importancia de las variables como discriminantes entre las categorías de invasividad reconocidas, fue evaluada a partir de la matriz de estructura generada por el ADM. Esta matriz está

constituida por los coeficientes ponderados de correlación entre las variables y las funciones discriminantes extraídas (Hair et al. 1998).

5.5.1.2. Invasividad de las comunidades locales

La caracterización de la invasividad a nivel de las comunidades locales analizadas se realizó a partir de la separación estimada entre los tres grupos correspondientes a los tipos de vegetación a que corresponde cada una de las comunidades locales, mediante un ADM aplicado sobre la matriz de índices de invasividad de las especies presentes en cada una de las nueve muestras.

También se utilizó el criterio de la lambda de Wilks para evaluar la separación entre los grupos y la matriz de estructura para identificar a las principales especies discriminantes entre los tipos de vegetación.

Los análisis multivariados se realizaron utilizando el software MVSP v. 3.13p (Kovach 2007) y SPSS v. 15 (SPSS Inc. 2006).

6 RESULTADOS

6.1. Localización geográfica de los sitios de muestreo.

Se ubicaron los 9 sitios de muestreo para este estudio, a partir de los 30 puntos de muestreo seleccionados por Zavala-Hurtado (1982) cuyas coordenadas geográficas en UTM se muestran en la Tabla 1 y la distribución de los mismos dentro del valle de Zapotitlán se muestra en la figura 2.

Tabla 1. Coordenadas geográficas (UTM) de los 9 sitios de muestreo. Las iniciales T, M y C se refieren al tipo de comunidad: tetechera, matorral y cardonal, respectivamente.

SITIO	X	Y
T1S2	658561	2019941
T2S20	653012	2025182
T3S24	658312	2021452
M1S11	663254	2027610
M2S17	656027	2023868
M3S3	666171	2023428
C1S18	656161	2028429
C2S12	664982	2032090
C3S15	664851	2031077

En estos sitios se realizaron 8 muestreos entre abril del 2007 y abril del 2008, en los cuales se hizo un listado de las especies presentes y se colectaron frutos de 62 especies que fructificaron de las 82 registradas en los 9 sitios seleccionados durante el tiempo que duró el estudio.

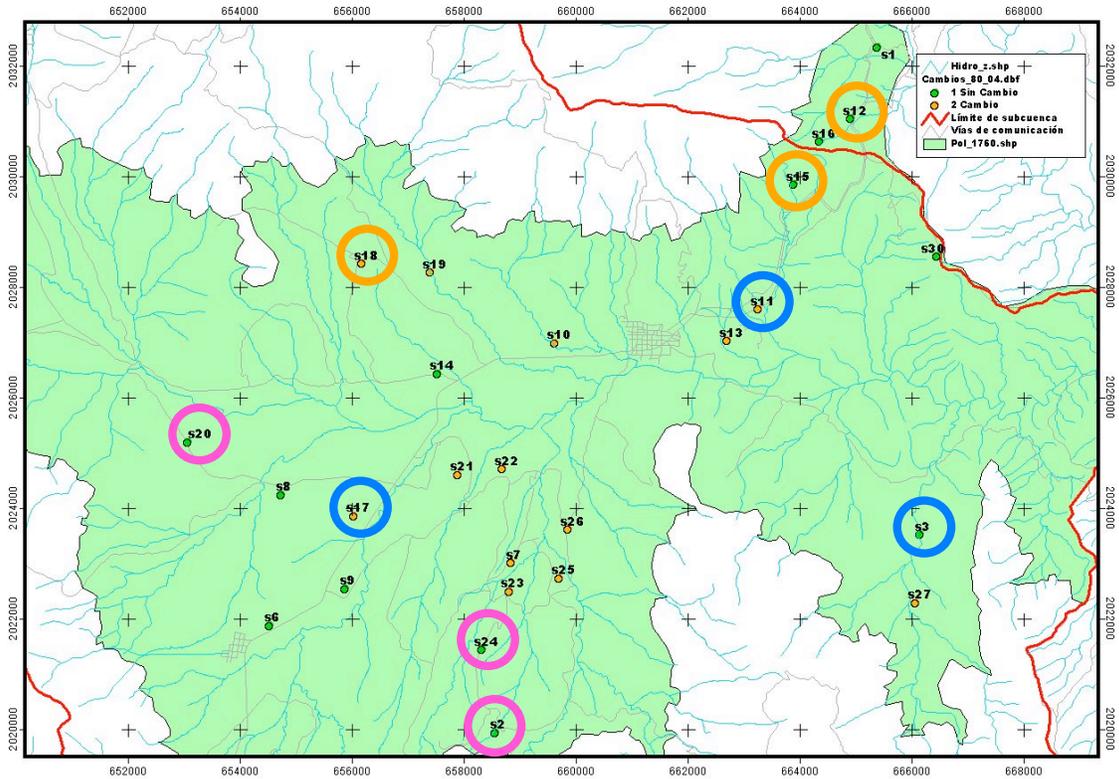


Fig. 2. Distribución en el valle de Zapotitlán, Puebla, de los 9 sitios de muestreo. Los círculos azules, rosas y anaranjados se refieren a los tipos de comunidad: matorral, cardonal y tetchera, respectivamente.

6.2. Caracterización de estructuras de dispersión y rasgos funcionales de frutos (diásporas) de las especies registradas.

En el Apéndice se presentan las características morfológicas, morfométricas y funcionales de los frutos de las 62 especies consideradas en el análisis. En esta base de datos existe una alta variabilidad con siete tipos de fruto, tanto dehiscentes como indehiscentes, secos y carnosos, con formas desde lineal plano hasta esféricos, con una variedad de colores incluyendo diferentes tonos de verdes, amarillos, pardos, cafés, naranjas, rojos y hasta negros. Asimismo, se encuentran diferentes estructuras de dispersión con frutos glabros, con diferentes tipos de brácteas, espinas, pelos, glándulas, lana, glóquidas, escamas, aristas,

tricomas, alas y ganchos. El tamaño promedio de las diásporas también es muy variable, encontrándose frutos desde 0.5 mm hasta 171.04 mm de longitud, desde 0.33 mm hasta 42.32 mm de ancho y un peso desde 0.002 gr hasta 52.36 gr. El número promedio de semillas varía desde 1 hasta 1516.44 por fruto. Por lo que respecta a la capacidad de dispersión por anemocoria; y, finalmente tenemos frutos que vuelan desde 7.66 cm hasta 137.55 cm y un porcentaje de adhesión a la piel de chivo de hasta un 90%, con una capacidad de retención de hasta 70 seg.

6.3. Generación de un índice de invasividad a nivel de especie y de comunidad.

En las figuras 3 a 5 se muestra la ordenación de las especies presentes en cada uno de los tres tipos de comunidad. Se puede observar que el patrón de ordenación por el Análisis de Componentes Principales de las especies en un gradiente definido por su grado de invasividad determinado por las características morfométricas y funcionales de los frutos es muy similar en todos los casos, lo cual indica una alta consistencia del patrón. Este gradiente siempre se manifestó a lo largo del primer eje de las ordenaciones.

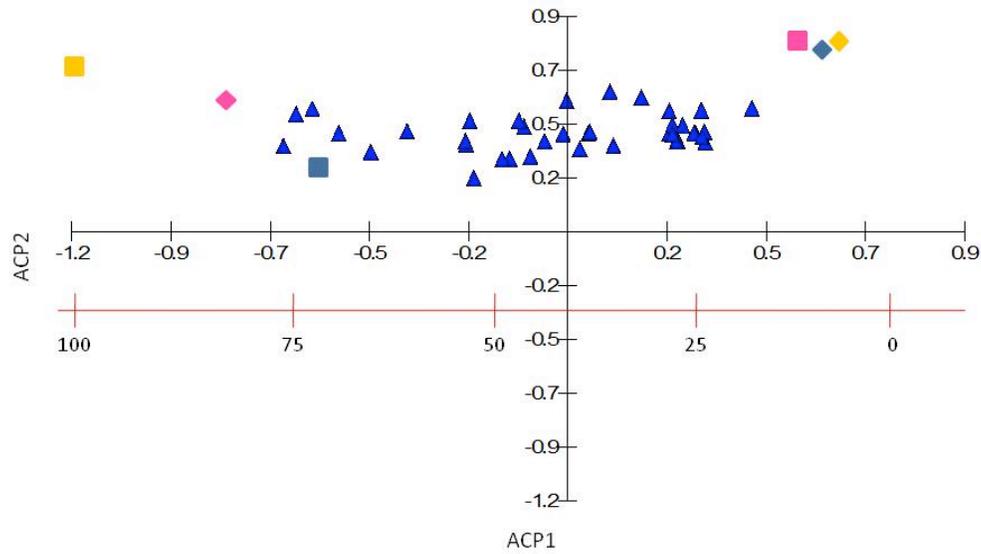


Fig. 3. Ordenación de 40 especies (incluyendo seis hipotéticas), a lo largo de un gradiente de invasividad definido por 70 variables morfométricas y funcionales de los frutos en 3 comunidades locales de matorral en el valle de Zapotitlán. El eje en rojo indica los valores de invasividad reescalados. Los triángulos indican las especies reales. Los cuadrados indican las especies hipotéticas con mejores características para dispersarse por anemocoria, epizooecoria y endozoocoria (azul, amarillo y rosa, respectivamente). Los rombos indican las especies hipotéticas con las peores características para dispersarse por anemocoria, epizooecoria y endozoocoria (azul, amarillo y rosa, respectivamente).

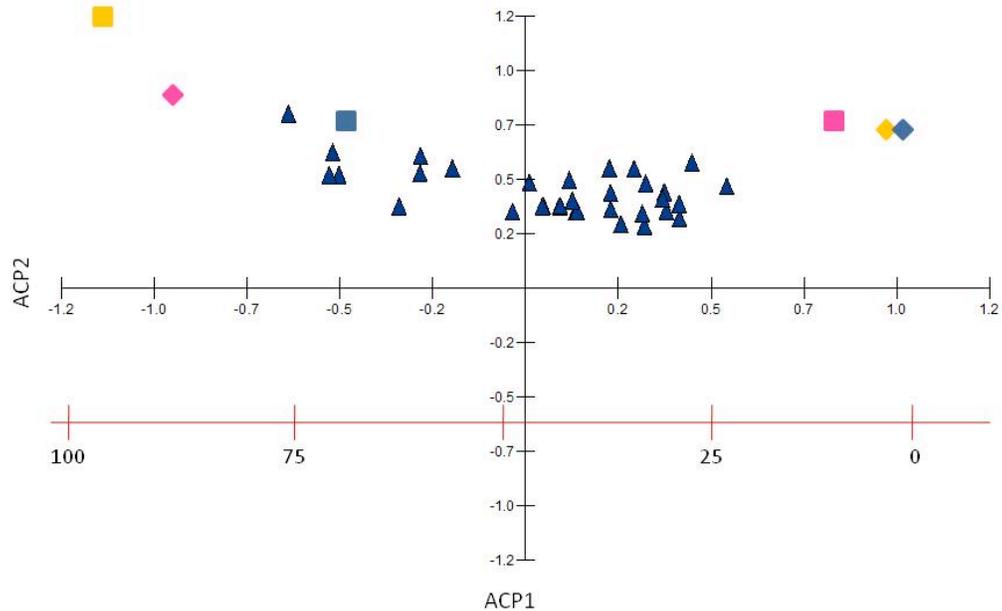


Fig. 4. Ordenación de 45 especies (incluyendo seis hipotéticas), a lo largo de un gradiente de invasividad definido por 70 variables morfométricas y funcionales de los frutos en 3 comunidades locales de cardonal en el valle de Zapotitlán. El eje en rojo indica los valores de invasividad reescalados. Los triángulos indican las especies reales. Los cuadrados indican las especies hipotéticas con mejores características para dispersarse por anemocoria, epizooecoria y endozoocoria (azul, amarillo y rosa, respectivamente). Los rombos indican las especies hipotéticas con las peores características para dispersarse por anemocoria, epizooecoria y endozoocoria (azul, amarillo y rosa, respectivamente).

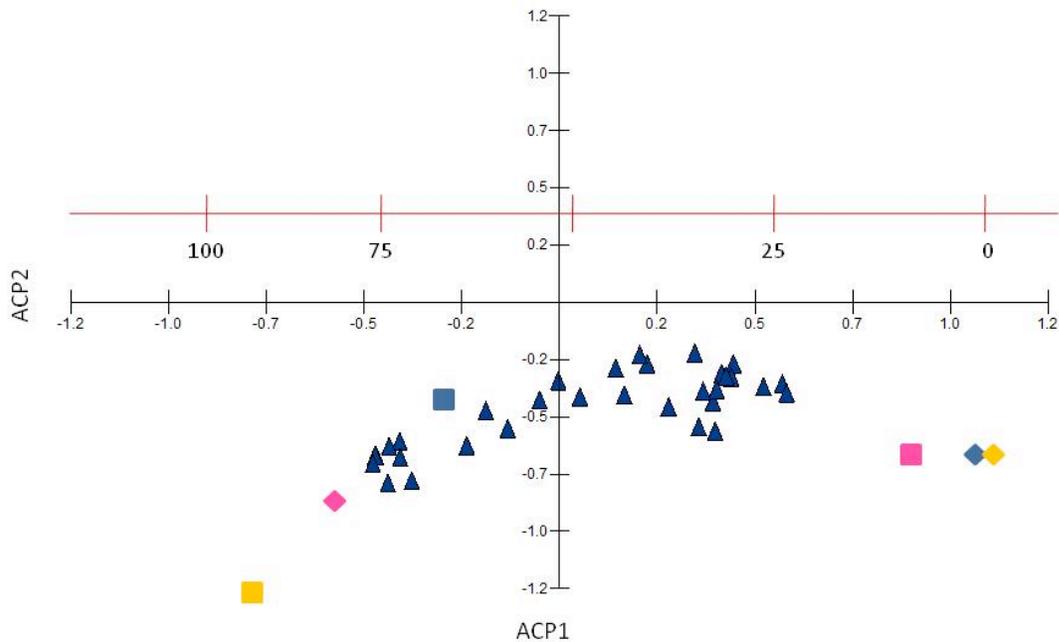


Fig. 5. Ordenación de 38 especies (incluyendo seis hipotéticas), a lo largo de un gradiente de invasividad definido por 70 variables morfológicas y funcionales de los frutos en 3 comunidades locales de tetechera en el valle de Zapotitlán. El eje en rojo indica los valores de invasividad reescalados. Los triángulos indican las especies reales. Los cuadrados indican las especies hipotéticas con mejores características para dispersarse por anemocoria, epizooecoria y endozoocoria (azul, amarillo y rosa, respectivamente). Los rombos indican las especies hipotéticas con las peores características para dispersarse por anemocoria, epizooecoria y endozoocoria (azul, amarillo y rosa, respectivamente).

El índice de invasividad (II) de las especies se delimitó en sus extremos por especies hipotéticas con características de dispersión máxima (II = 100.00) y mínima (II = 0.00) para anemocoria, epizooecoria y endozoocoria. El gradiente de variación se encontró a lo largo del primer componente principal, a nivel de comunidades locales (Fig. 3 a 5) y de la metacomunidad (Fig. 6). En general, las especies fueron ordenadas de manera similar para cada comunidad local y en la metacomunidad. Así, las especies con mayor índice de invasividad se concentran el extremo negativo del primer eje de ordenación del ACP realizado con los datos de toda la metacomunidad y presentan características que facilitan la dispersión por anemocoria o epizooecoria, mientras que las especies con menor índice de

invasividad se encuentran en el extremo positivo del mismo eje de ordenación, y éstas tienen características que permiten su dispersión por endozoocoria.

De manera general, solo observando el gradiente de ordenación de las especies, podríamos decir que, las especies con mayor II para anemocoria y epizoocoria son presentes en el matorral son: *Heteroteca inuloides*, *Sanvitalia fruticosa*, compuesta 4, *Dalea*, *Mascagnia seleriana*, *Beaucarnea gracilis*, *Mimosa lacerata* y *Echinopteryx eglandulosa*; y para endozoocoria: *Ferocactus latispinus*, *Opuntia pilifera*, *Mirtilocactus geometrizzans*, *Castela tortuosa*, *Opuntia macdougaliana* y *Ferocactus robustus*.

Las especies con mayor II para anemocoria y epizoocoria son: *Dalea*, *Sanvitalia fruticosa*, *Mascagnia seleriana*, compuesta 4, *Gymnosperma glutinosum*, *Pseudosmodingium multifolium* y *Echinopteryx eglandulosa*; y para endozoocoria: *Yucca periculosa*, *Pachycereus hollianus*, *Castela tortuosa* y *Mammillaria haageana*.

En la tetechera las especies con mayor II para anemocoria y epizoocoria son: *Viguiera dentata*, *Sanvitalia fruticosa*, *Heteroteca inuloides*, compuesta 4, *Mascagnia seleriana*, *Gymnosperma glutinosum* y *Echinopteryx eglandulosa*; y para endozoocoria: *Yucca periculosa*, *Ferocactus latispinus*, *Mammillaria carnea*, *Castela tortuosa* y *Mammillaria haageana*.

6.4. Invasividad a nivel de comunidades locales.

El análisis de ordenación realizado a partir de los valores del índice de invasividad (II) de cada una de las especies presentes en los sitios de los tres tipos de comunidad mostró también un claro gradiente de variación a lo largo del primer eje del ACP (Fig. 7). El tipo de comunidad más invasivo resultó ser el matorral y el menos invasivo el cardonal (Fig. 7). Es de notarse que un sitio del cardonal y uno del matorral se encuentran entremezclados con los sitios de la tetechera.

6.5 Caracterización de categorías de invasividad

6.5.1 Invasividad de especies en la metacomunidad

En la figura 8 se presenta el dendrograma resultante del proceso de clasificación numérica de las 62 especies registradas (además de seis especies hipotéticas) en las nueve comunidades locales estudiadas. Se indica la partición en cuatro grupos de acuerdo al nivel de invasividad de las especies. En la figura 6 se presenta la ordenación de las especies diferenciadas en estos cuatro grupos arregladas a lo largo del gradiente de invasividad.

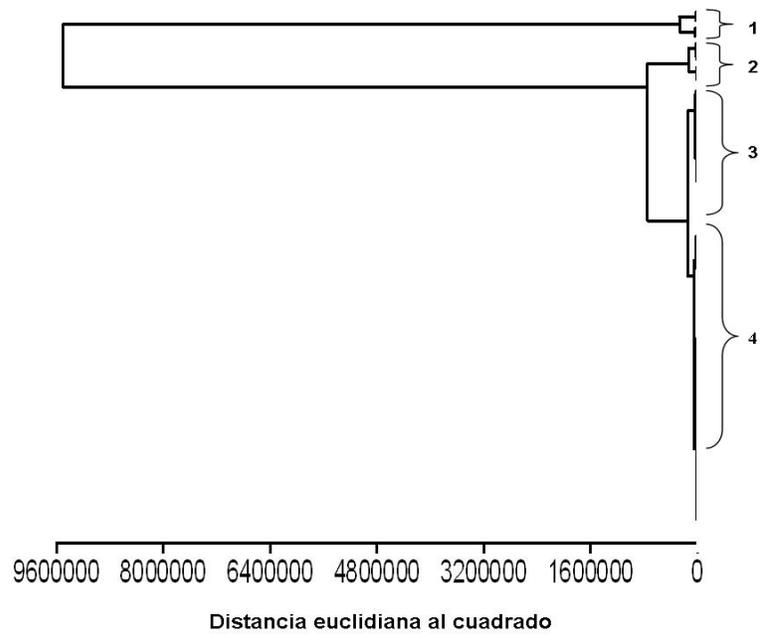


Fig. 8. Dendrograma que representa a la clasificación de 62 especies a partir de 70 variables morfológicas y funcionales de los frutos de 62 especies reales y seis hipotéticas registradas en nueve comunidades locales en el valle de Zapotitlán.

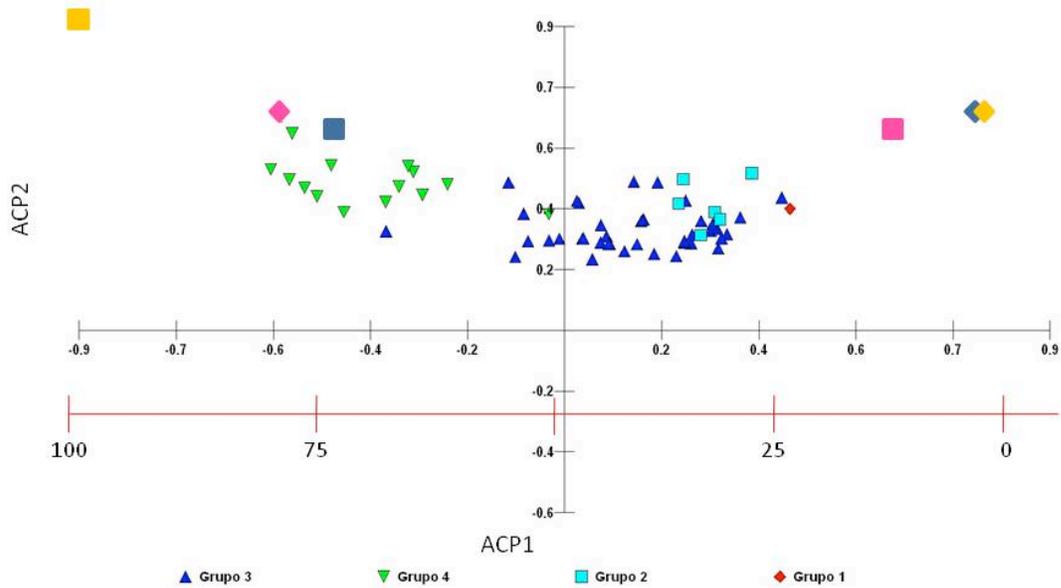


Fig. 6. Ordenación de 68 especies (incluyendo seis hipotéticas), separadas en cuatro grupos definidos por un análisis de clasificación numérica, a lo largo de un gradiente de invasividad definido por 70 variables morfológicas y funcionales de los frutos en nueve comunidades locales en el valle de Zapotitlán. El eje en rojo indica los valores de invasividad reescalados. Los triángulos indican las especies reales. Los cuadrados indican las especies hipotéticas con mejores características para dispersarse por anemocoria, epizoocoria y endozoocoria (azul, amarillo y rosa, respectivamente). Los rombos indican las especies hipotéticas con las peores características para dispersarse por anemocoria, epizoocoria y endozoocoria (azul, amarillo y rosa, respectivamente).

El ADM mostró que el 98.5% de las especies fueron bien clasificadas en las cuatro categorías generadas por la clasificación numérica (λ de Wilks < 0.001; $p < 0.0001$), donde las dos primeras funciones discriminantes explican el 98.9% de la variabilidad entre los grupos (Fig. 9).

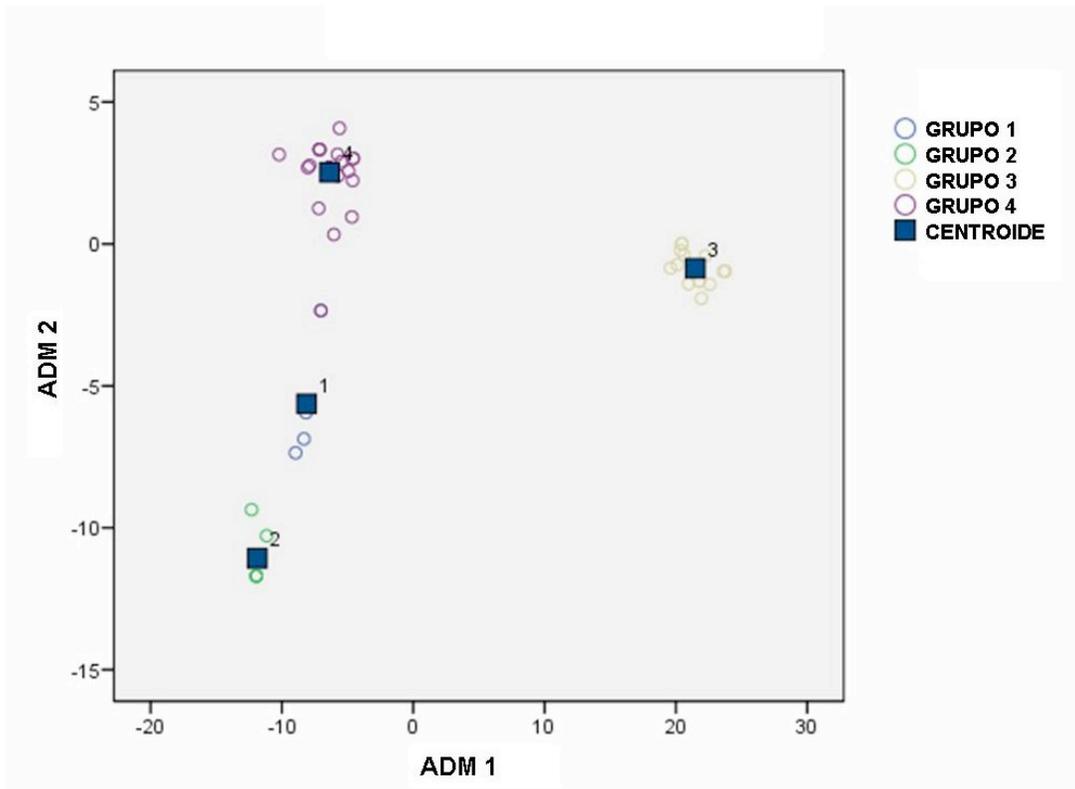


Fig. 9. Clasificación en el espacio discriminante definido por las dos primeras funciones extraídas, de 68 especies (incluyendo seis hipotéticas), separadas en cuatro grupos generados por un análisis de clasificación numérica, a lo largo de un gradiente de invasividad determinado por 70 variables morfológicas y funcionales de los frutos en nueve comunidades locales en el valle de Zapotitlán. Los cuadrados indican el centroide de cada grupo.

Las variables discriminantes que determinan la separación del grupo 3 con respecto a las otras tres categorías a lo largo de la primera función discriminante son porcentaje de semillas adheridas a la piel de chivo (epizoocoria), distancia de vuelo en experimento de anemocoria, ancho del fruto, número de semillas y longitud del fruto, con valores de correlación de 0.340, 0.162, 0.117, -0.107 y

0.120, respectivamente. Por otra parte, la segunda función discriminante separa a los cuatro grupos, siendo las variables que determinan esta discriminación porcentaje de semillas adheridas a la piel de chivo (epizoocoria), ancho del fruto, número de semillas, longitud del fruto, presencia de brácteas deltoides, tipo de fruto baya, fruto carnoso, presencia de brácteas con espinas y brácteas ciliadas, con valores de correlación de -0.103, 0.357, -0.245, 0.231, 0.185, -0.185, -0.124, -0.109, 0.156 y 0.107, respectivamente.

Tabla 2. Clasificación de 68 especies (incluyendo seis especies hipotéticas) en cuatro categorías de invasividad definidas por análisis de ordenación y clasificación numéricos (ver texto). II = índices de invasividad. Sph = especie hipotética.

GRUPO 1		GRUPO 2		GRUPO 3		GRUPO 4	
Invasividad Baja	II	Invasividad media-baja	II	Invasividad media-alta	II	Invasividad alta	II
<i>Ferocactus latispinus</i>	21.29	<i>Coryphanta pallida</i>	31.15	<i>Acacia constricta</i>	44.66	<i>Aeschynomene americana</i>	64.56
Sph2	1.33	<i>Ferocactus flavovirens</i>	33.58	<i>Acacia subangulata</i>	41.59	<i>Beaucarnea gracilis</i>	66.07
Sph4	0.00	<i>Ferocactus robustus</i>	29.64	<i>Aeschynomene compacta</i>	38.57	<i>Heteroteca inuloides</i>	76.74
Sph5	9.80	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	33.12	<i>Agave karwinskii</i>	37.76	Compuesta 4	73.67
		<i>Pachycereus hollianus</i>	25.46	<i>Agave macroacantha</i>	37.53	<i>Dalea sp</i>	76.39
		<i>Stenocereus stellatus</i>	29.06	<i>Agave marmorata</i>	37.59	<i>Echinopteryx eglandulosa</i>	62.99
				<i>Bursera sp 1</i>	46.81	<i>Hechtia tehuacanensis</i>	47.97
				<i>Bursera sp 2</i>	41.30	<i>Mascagnia seleriana</i>	72.10
				<i>Bursera sp 3</i>	41.24	<i>Mimosa lacerata</i>	59.22
				<i>Bursera sp 4</i>	42.23	<i>Mimosa luisana</i>	63.57
				<i>Castela tortuosa</i>	29.23	<i>Pseudosmodium multifolium</i>	61.95
				<i>Celtis pallida</i>	32.25	<i>Sanvitalia fruticosa</i>	70.65
				<i>Cnidoscolus tehuacanensis</i>	47.97	<i>Viguiera dentata</i>	32.13
				<i>Croton ciliato-glandulosus</i>	50.75	<i>Zinnia peruviana</i>	75.00
				<i>Echinocactus platyacanthus</i>	35.96	sph1	71.64
				<i>Euphorbia antisiphilitica</i>	44.26	sph3	100.00
				<i>Eysenhardtia polystachya</i>	44.84	sph6	77.49
				<i>Gymnosperma glutinosum</i>	66.01		
				<i>Hibiscus elegans</i>	50.29		
				<i>Ipomoea arborescens</i>	43.21		
				<i>Jatropha dioica</i>	41.36		
				<i>Karwinskia humboldtiana</i>	33.87		
				<i>Lantana cámara</i>	36.31		
				<i>Mammillaria carnea</i>	30.05		
				<i>Mammillaria haageana</i>	29.35		
				<i>Mammillaria sphaelata</i>	33.00		
				<i>Manihot esculenta</i>	38.23		
				<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	28.31		
				<i>Morkillia mexicana</i>	42.23		
				<i>Opuntia depressa</i>	29.81		
				<i>Opuntia macdougaliana</i>	28.83		
				<i>Opuntia pilifera</i>	31.09		
				<i>Parkinsonia praecox</i>	52.44		
				<i>Pedilanthus cymbifera</i>	44.20		
				<i>Peniocereus viperinus</i>	26.80		
				<i>Plumeria rubra</i>	32.83		
				<i>Prosopis laevigata</i>	39.62		
				<i>Schaefferia stenophylla</i>	32.95		
				Tomatito	51.68		
				<i>Viscum álbum</i>	78.71		
				<i>Yucca periculosa</i>	22.22		

En la Tabla 2 se presenta la composición de especies de cada categoría de invasividad.

Todas las especies pertenecientes a los dos grupos de más baja invasividad pertenecen a la familia Cactaceae cuyos frutos carecen de estructuras que faciliten su dispersión por viento o epizoocoria, aunque presentan características que promueven su dispersión por endozoocoria. Estas características incluyen frutos tipo baya dehiscentes de tamaño grande con un número de semillas alto, de forma oblonga, de color rojo y con baja capacidad de dispersión por viento. Para el grupo 2 tenemos frutos relativamente grandes tipo baya dehiscentes, de forma esférica a oblonga, de colores con diferentes tonos de amarillo, rojo y verde, glabros, con espinas y baja capacidad de dispersión por anemocoria. Los valores promedio (\pm E.E.) del índice de invasividad para estos dos grupos son 8.11 ± 4.90 y 30.34 ± 1.22 , respectivamente.

El grupo 3, está integrado principalmente por especies con frutos que presentan características que promueven su dispersión fundamentalmente por exozoocoria y endozoocoria. Presentan frutos tipo baya dehiscentes, glabros o con pelos. Su tamaño es más pequeño que los frutos de los grupos anteriores, presentan un número reducido de semillas y una capacidad moderada de dispersión por viento y epizoocoria. El valor promedio del índice de invasividad es de 39.95 ± 1.65 .

Finalmente, el grupo 4 está constituido por especies con mayores capacidades para su dispersión por anemocoria y epizoocoria. Estas especies presentan

vainas, cápsulas, aquenios y sámaras dehiscentes de forma aplanada a oblongo lanceolada de colores pardo a verde grisáceo. Presentan pelos, ganchos, escamas, espinas, aristas, glándulas y alas como estructuras de dispersión. Son los que tienen el tamaño y peso más pequeño y tienen una alta capacidad de dispersión por viento y epizocoria. El valor promedio del índice de invasividad para este grupo es de 67.77 ± 3.45 .

Tabla 3. Características morfológicas y funcionales de cuatro categorías de invasividad definidas por análisis de ordenación y clasificación numéricos (ver texto). Para el caso de las variables cualitativas, se presenta entre paréntesis el número de especies que presenta la característica en cuestión y para las variables cuantitativas se presenta el promedio y el error estándar. (*) En el caso de la característica “estructuras de dispersión, la sumatoria no es igual al número de especies en la categoría correspondiente porque una sola especie puede presentar más de una estructura en sus frutos.

	GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4
	Invasividad baja	invasividad media-baja	invasividad media-alta	invasividad alta
tipo de fruto	baya (1)	baya (6)	vaina (6) cápsula (12) drupa (7) baya (13) aquenio (1) folículo (1)	vaina (49) cápsula (2) sámara (2) aquenio (5)
dehiscencia	indehiscente (1)	indehiscente (3) dehiscente (3)	indehiscente (19) dehiscente (22)	indehiscente (1) dehiscente (13)
Forma	oblongo (1)	elipsoide (2) ovoide (2) oblongo (1) globoso (1)	lineal plano (29) aplanado (2) ovoide (3) oblongo (7) obovoide (29) obpiriforme (1) oblanceolado (1) globoso (14) subgloboso (2) elipsoide (1) claviforme (3) cilíndrico (2)	lineal plano (3) aplanado (2) oblanceolado (5) ovoide (2) globoso (1) cilíndrico (1)
Color	púrpura (1)	verde (1) verde-rojizo (1) amarillo (1) púrpura (1) rojo (1) rojo oscuro (1)	verde (5) verde-gris (3) verde-naranja (1) verde-rojo (4) amarillo (2) amarillo claro (1) pardo claro (2) pardo (1) pardo amarillo (1) café (1) café rojizo (3) café oscuro (3) naranja (2) púrpura (1) rojo (7) rojo escarlata (1) negro (2)	verde-gris (5) pardo (2) pardo claro (3) pardo dorado (1) café (2) café oscuro (1)

	GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4
consistencia	caroso (1)	caroso (6)	seco (25) caroso (15)	seco (14)
estructuras de dispersión (*)	brácteas deltoides (1)	glabro (1) pelos (2) espinas (2) brácteas deltoides (1) brácteas ciliadas (1) brácteas con espinas (1)	glabro (29) pelos (6) espinas (3) glándulas (1) lana (2) glóquidas (3) escamas (1) aristas (1)	glabro (1) pelos (9) tricomas (1) alas (2) escamas (1) aristas (5) ganchos (1)
longitud (mm)	48.55	42.13 ± 7.95	31.48 ± 5.68	10.85 ± 2.56
ancho (mm)	21.09	20.54 ± 5.35	10.06 ± 1.13	5.30 ± 0.87
peso (gr)	3.42	12.49 ± 8.52	3.28 ± 1.39	0.09 ± 0.05
número de semillas	1516.44	391.50 ± 72.41	26.00 ± 5.92	19.98 ± 6.27
vuelo (cm)	18.65	15.53 ± 0.86	30.79 ± 2.83	99.83 ± 12.63
adherencia (%)	0.00	0.00	2.05 ± 0.71	72.23 ± 3.01
tiempo de adherencia (seg)	0.00	0.00	1.24 ± 0.85	38.94 ± 10.73
índice de invasividad	21.29	30.34 ± 1.22	39.95 ± 1.65	67.77 ± 3.45
Número de especies	1	6	41	14

Para el grupo I y II, algunas de las especies más representativas son:

Ferocactus latispinus (Haw) Britton & Rose, 1922 var *spiralis* (Karw. Ex Pfeiff.) N.P.

Taylor. Planta cilíndrica con un tallo de 10 a 70 cm de alto y de 30 a 45 cm de ancho, florece entre octubre y marzo. Se encuentra distribuida en todo el valle de Zapotitlán. El tipo de fruto es baya, indehiscente, forma oblonga, color púrpura, presentan brácteas deltoides en toda la superficie del mismo; el tamaño promedio es de $47.66 \pm 2.26 \times 14.63 \pm 1.34$ mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 3.21 ± 0.7 gr. y tienen 1463 ± 236.58 semillas en promedio. (Fig. 10)



Fig. 10. Frutos de *Ferocactus latispinus*.

Neobuxbaumia tetetzo (Mart.) Console, 1897. Planta columnar poco ramificada de 1.5 a 15m de alto y de 30 a 60cm de ancho, fructifica de junio a julio. Endémico de México, se encuentra en los estados de Oaxaca y Puebla. Los frutos son bayas con dehiscencia irregular, forma oblonga, color verde rojizo, presentan escasos pelos y espinas en la superficie del fruto; el tamaño promedio es de 48.5 ± 2.61 x 16.46 ± 0.26 mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 3.46 ± 0.23 gr. y tienen 538.2 ± 98.95 semillas en promedio. (Fig. 11)



Fig. 11. Frutos de *Neobuxbaumia tetetzo*.

Stenocereus stellatus (Pfeiff.) Riccob, 1909. Planta columnar ramificada de 5 a 7m de alto, con ramas de 30 a 50cm de ancho, con ramas de 10cm de ancho.

Endémica de México. Los frutos son bayas indehiscentes forma globosa, color rojo, presentan brácteas con espinas en toda la superficie del fruto; el tamaño promedio es de $32.23 \pm 1.62 \times 29.8 \pm 0.62$ mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 13.72 ± 1.7 gr. y tienen 647.6 ± 198.94 semillas en promedio. (Fig. 12)



Fig. 12. Frutos de *Stenocereus stellatus*.

Para el grupo III las especies más representativas son:

Acacia constricta Benth. 1852. Árboles o arbustos de hasta 5m de alto. En el valle tiene amplia distribución, se encuentra en las partes bajas de los cerros. Los frutos son vainas dehiscentes, forma lineal aplanada constricta entre cada semilla, color café rojizo; el tamaño promedio es de $73.78 \pm 2.09 \times 3.4 \pm 0.05$ mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 0.15 ± 0.008 gr. y tienen 8.32 ± 0.27 semillas en promedio. (Fig. 13)



Fig. 13. Frutos de *Acacia constricta*.

Echinocactus platyacanthus Link & Otto f. *grandis* (Rose) Bravo 1980 Planta globosa de 0.5 a 2 m de largo y de 0.4 a 0.8 m de ancho. Se encuentra distribuida en todo el valle de Zapotitlán. Los frutos son bayas indehiscentes, forma oblonga, color amarillo, presenta pelos, lana y escamas en toda la superficie del fruto; el tamaño promedio es de 49.14 ± 0.99 x 13.21 ± 0.38 mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 1.66 ± 5.68 gr. y tienen 130.36 ± 16.55 semillas en promedio. (Fig. 14)



Fig.14. Fruto de *Echinocactus platyacanthus*.

Agave marmorata Roezl. Maguey de 1.2 a 1.8m. Sus hojas son anchas y presentan una textura rasposa y una coloración marmórea. Es endémica de México y se distribuye en el sur de Puebla y en Oaxaca. Los frutos son cápsulas dehiscentes, forma oblonga, color café oscuro; el tamaño promedio es de $42.38 \pm 1.42 \times 17.23 \pm 0.65$ mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 1.22 ± 0.17 gr. y tienen 88 ± 8.93 semillas en promedio. (Fig. 15)



Fig. 15. Frutos de *Agave marmorata*.

Morkilia mexicana. Los frutos son cápsulas dehiscentes, forma oblonga, color verde, presentan pelos en toda la superficie del fruto; el tamaño promedio es de $45.77 \pm 1.18 \times 24.66 \pm 0.78$ mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 2.3 ± 0.15 gr. y tienen 12.07 ± 0.56 semillas en promedio. (Fig. 16)



Fig. 16. Frutos de *Morkilia mexicana*.

Para el grupo IV las especies más representativas son:

Dalea sp. Los frutos son vainas dehiscentes, forma ovoide, color pardo dorada, presentan pelos, aristas y glándulas en toda la superficie del fruto; el tamaño promedio es de $0.5 \pm 0.01 \times 0.33 \pm 0.01$ mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 0.003 gr. y tienen 1 semillas. (Fig. 17)



Fig. 17. Propágulo que contiene el fruto de *Dalea sp.*

Sanvitalia fruticosa Hemsley 1881. Planta herbácea, rastrera de hasta 25cm de largo. Endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Se encuentra distribuida en todo el valle de Zapotitlán. Los frutos son aquenios dehiscentes, forma oblanceolado, color verde grisáceo; el tamaño promedio es de $7.15 \pm 0.27 \times 4.18 \pm 0.09$ mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 0.04 ± 0.002 gr. y tienen 42.28 ± 2.42 semillas en promedio. (Fig. 18)



Fig.18. Fruto de *Sanvitalia fruticosa*

Mascagnia seleriana. Los frutos son sámaras indehiscentes, forma aplanada, color pardo dorado, presentan alas y pelos en toda la superficie del fruto; el tamaño promedio es de $13.55 \pm 0.27 \times 12.39 \pm 0.3$ mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 0.04 ± 0.001 gr. y tienen 3 semillas. (Fig. 19)



Fig.19. Frutos de *Mascagnia seleriana*.

Mimosa lacerata. Los frutos son vainas dehiscentes, forma lineal, color pardo claro, presentan ganchos en los bordes del fruto; el tamaño promedio es de $34.5 \pm 1.25 \times 8.9 \pm 0.16$ mm (largo y ancho respectivamente) el peso promedio es de 0.07 ± 0.001 gr. y tienen 5.12 ± 0.25 semillas en promedio. (Fig. 20)



Fig. 20. Frutos de *Mimosa lacerata*.

6.5.2. Invasividad de las comunidades locales

En la figura 7 se presenta la ordenación generada por el Análisis de Componentes Principales de las nueve comunidades locales, en función de los índices de invasividad de las 62 especies registradas en ellas.

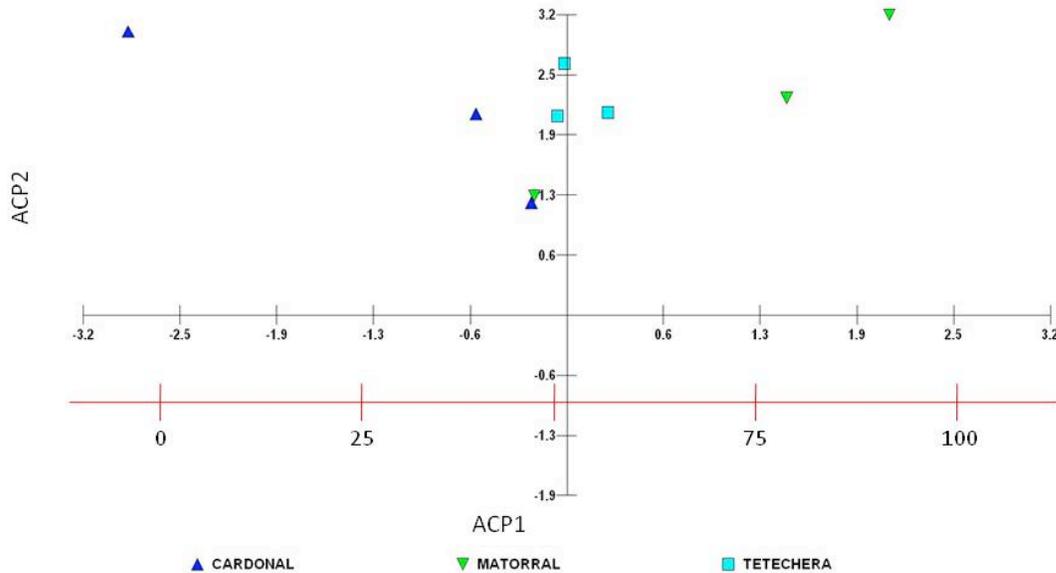


Fig. 7. Ordenación de nueve comunidades locales, separadas en tres tipos de vegetación, a lo largo de un gradiente de invasividad definido por los valores de invasividad de 62 especies en el valle de Zapotitlán. El eje en rojo indica los valores de invasividad reescalados.

El análisis discriminante múltiple mostró una separación relativamente clara entre los tres tipos de vegetación a partir de la invasividad individual de las 62 especies registradas (λ de Wilks = 0.111; $p = 0.048$), con un 77.8 % de casos correctamente clasificados. Los dos casos considerados por el análisis como “mal clasificados” son un sitio de matorral y otro de cardonal que presentan mayores similitudes con los sitios de la tetechera que con los grupos en que se clasificaron originalmente (Fig. 21).

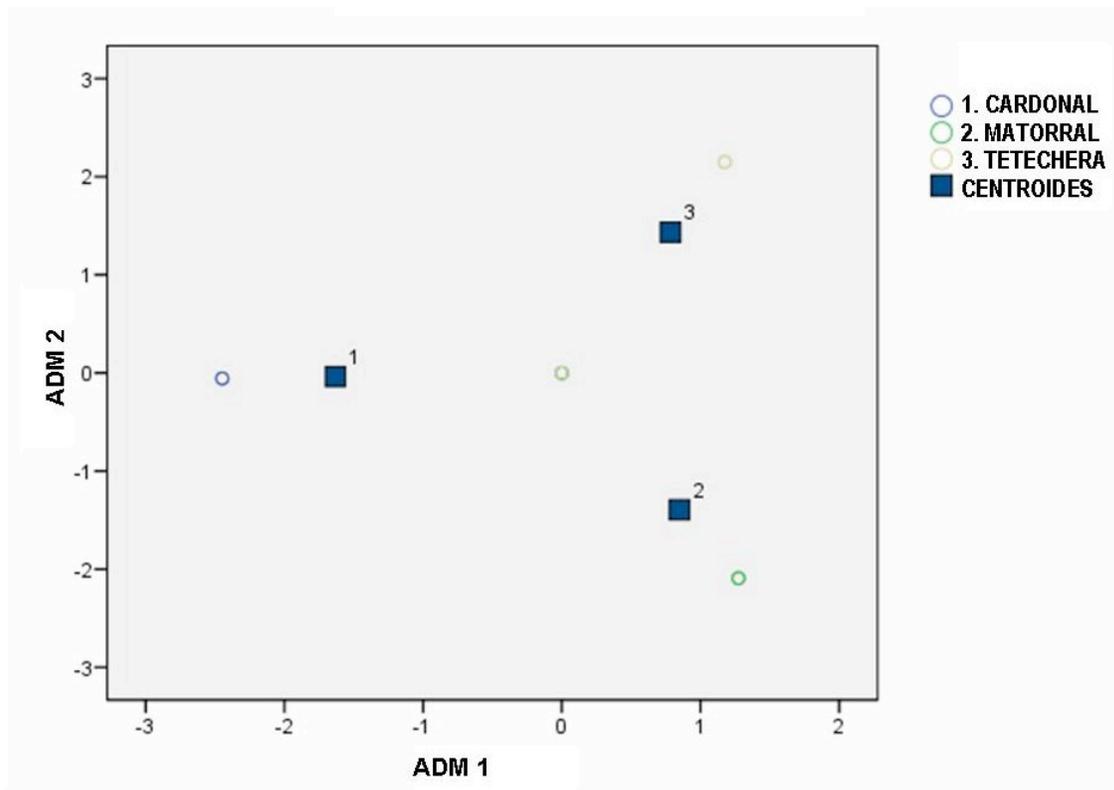


Fig.21. Clasificación en el espacio discriminante definido por las dos primeras funciones extraídas, de nueve comunidades locales, separadas en tres tipos de vegetación, a lo largo de un gradiente de invasividad determinado por la invasividad individual de 62 especies vegetales en el valle de Zapotitlán. Los cuadrados indican el centroide de cada grupo.

La separación del Cardonal con respecto a los otros dos tipos de vegetación, de acuerdo a los valores de correlación (r) en la matriz de estructura está determinada por la invasividad de (los valores de r negativos corresponden a especies que caracterizarían con su invasividad al cardonal y los positivos a tetechera y matorral) *Castela tortuosa* (0.829), *Plumeria rubra* (0.816), Compuesta 4 (0.727), *Sanvitalia fruticosa* (0.577), *Ferocactus latispinus* (0.439), *Euphorbia antispyhillitica* (0.439), *Aeschynomene compacta* (0.439), *Morkillia mexicana* (0.439), *Bursera sp1* (0.408), *Acacia constricta* (0.408), *Echinocactus platyacanthus* (0.425), *Myrtillocactus geometrizans* (0.425) y *Stenocereus stellatus* (0.425), *Pseudosmodingium multifolium* (-0.408), *Pachycereus hollianus* (-0.439),

Schaefferia stenophylla (-0.589), *Echynopteryx eglandulosa* (-0.439), *Mascagnia seleriana* (-0.439), *Yucca periculosa* (-0.439), *Mimosa luisana* (-0.439), *Lantana camara* (-0.408), *Bursera* sp3 (-0.408), *Jatropha dioica* (-0.408), *Pedilanthus cymbifera* (-0.408), *Peniocereus viperinus* (-0.408), *Agave macroacantha* (-0.408), *Bursera* sp2 (-0.408), *Mammillaria carnea* (-0.392), *Prosopis laevigata* (-0.127), *Cnidoscolus tehuacanensis* (-0.162), *Mammillaria haageana* (-0.392), *Viguiera dentata* (-0.392).

Por otra parte, a lo largo de la primer función discriminante, se separan los tres tipos de vegetación, particularmente el matorral de la tetechera (los valores positivos corresponden a la invasividad de las especies que caracterizan a la tetechera y los negativos de aquellas que separan al matorral) en función de las características de invasividad de *Schaefferia stenophylla* (0.486), *Cnidoscolus tehuacanensis* (0.746), *Opuntia depressa* (0.499), *Hibiscus elegans* (0.499), *Bursera* sp4 (0.499), *Mammillaria carnea* (-0.999), *Prosopis laevigata* (-0.753), *Mammillaria haageana* (-0.716), *Viguiera dentata* (-0.716), *Echinocactus platyacanthus* (-0.697), *Myrtillocactus geometrizans* (-0.697), *Stenocereus stellatus* (-0.697), *Stenocereus stellatus* (-0.697), *Mammillaria sphaelata* (-0.499), *Bursera* sp4 (0.499), *Manihot esculenta* (-0.493) y *Dalea* sp (-0.493).

El matorral resultó ser el tipo de vegetación con mayor índice promedio de invasividad (79.96 ± 13.88), seguido por la tetechera (58.89 ± 2.08) y el cardonal (32.87 ± 13.88).

7 DISCUSION

El cómo se estructuran las comunidades puede ser entendido a partir de las invasiones recurrentes que se dan en diferentes parches. La generación de un índice de invasividad de las especies presentes en comunidades locales a partir de las características morfométricas y funcionales de las estructuras de dispersión, aporta información a la ecología de invasiones para entender la dinámica de las comunidades.

El índice de invasividad se construyó mediante un Análisis de Componentes Principales, este análisis es un método “limpio” que implica un mínimo de manipulación de los datos y ordena a las especies de acuerdo a sus características considerando “pesos” diferenciados (ponderación) de acuerdo a la variabilidad observada. Esta variabilidad debe de reflejar variabilidad en conducta y desempeño ecológico. El Análisis de Componentes Principales lo realiza eficientemente, reduce la dimensionalidad de una base de datos muy compleja a un gradiente casi lineal, relativamente fácil (y práctico) de interpretar en el contexto del estudio.

El sentido biológico-ecológico es claro, ya que se ve el arreglo de las especies con respecto a las especies hipotéticas con características conocidas y extremas en cuanto a estrategias morfométricas y funcionales de dispersión. La ponderación de las variables también tiene sentido ya que nos ordenó a las especies con diferentes síndromes de dispersión (anemocoria, epizoocoria, endozoocoria) de manera coherente, en los tres tipos de comunidades. Así, en el extremo negativo

del primer componente principal están ordenadas las especies con mayor capacidad de dispersión para anemocoria y epizoocoria, y las variables más importantes que determinan esta ordenación son: distancia recorrida, porcentaje de frutos adheridos, tiempo de adhesión, pelos, aristas y alas. Mientras que en el extremo opuesto se encuentran las especies que presentan dispersión por endozoocoria y las variables más importantes que determinan la ordenación son: longitud, ancho, fruto carnoso, número de semillas y fruto glabro, esta detección de variables importantes es resultado del ACP.

El método utilizado también permitió recurrir a los valores del índice de cada una de las especies en las diferentes comunidades locales para generar un índice de invasividad comunitario. Esto dio como resultado que la comunidad más invasiva es el matorral ($II=79.96 \pm 13.88$), seguida por la tetechera ($II=58.89 \pm 2.08$) y la menos invasiva es el cardonal ($II=32.87 \pm 13.88$), lo cual concuerda con los cambios reportados para estas comunidades locales, (Zavala-Hurtado 1980; Sandoval-Palacios et al. 2004 datos no publicados), donde se encontró de manera general que más de la mitad de los parches registrados en 1980 como tetechera, fueron sustituidos por matorral, por lo que, aunque faltan de considerar factores que influyen en los procesos de invasión, podemos decir que de acuerdo a nuestros resultados estos cambios implican una “invasión” del matorral sobre la tetechera.

Invasividad o capacidad de dispersión

Surge una pregunta respecto a las variables consideradas en este estudio, ¿La caracterización de las especies y comunidades habla realmente de invasividad o solo de capacidad de dispersión? En un principio se podría decir que solo de dispersión, aunque se debe de considerar que la dispersión es una de las etapas fundamentales en el proceso de invasión (Lonsdale 1999), debido a que, la especie debe ser capaz de llegar a un sitio nuevo donde establecerse. Además, varios autores han encontrado que la dispersión regula la distribución temporal y espacial de plantas (Navarro et al. 2009), y por lo consiguiente, la estructura y dinámica de las comunidades (Kneitel & Miller 2003; Pueyo et al 2008; Venable et al. 2008; Navarro et al. 2009). Añadiendo a esto, que la caracterización de especies invasoras se hace con atributos como los que aquí analizamos (Thompson et al.1995; Cain et al. 2000) y que Gassó y colaboradores (2009) encontraron que de las características que analizaron (propagación clonal, longevidad, dispersión, forma de vida, tamaño de semilla y polinizador) solo la dispersión está consistentemente relacionada con el proceso de invasión de plantas, así que podemos decir que estamos hablando de la invasividad de las especies y de las comunidades locales.

Las especies con mayor invasividad de acuerdo a las características morfométricas y funcionales de las estructuras de dispersión, presentes en las comunidades locales de estudio, pueden tener una particular importancia en la determinación de la dinámica metacomunitaria, al posiblemente influir en la

composición y abundancia de las especies, modificar las características físicas del suelo e interacciones intraespecíficas, entre otras.

Para completar la caracterización de invasividad tanto de las especies como de las comunidades a partir de las características de las estructuras de dispersión de las especies presentes en comunidades locales, por un lado hace falta caracterizar a las semillas y propágulos vegetativos de acuerdo a las características morfológicas y funcionales. Y por otro, la invasividad e invasibilidad no son independientes entre sí ya que en el proceso de invasión están inmersas tanto las características de la planta invasora (capacidad de dispersión, capacidad de germinación, presión de propágulos, oportunidad de escape de los enemigos naturales) como las características de la comunidad a invadir (disponibilidad de recursos, condiciones ambientales, enemigos naturales, presencia de disturbio, etc.), todo lo cual varía en espacio y tiempo.

Por lo anterior, se sugiere continuar la investigación en la Ecología de invasiones considerando comunidades locales presentes en una metacomunidad, sobre:

- Análisis de variaciones en estructura genética de las especies (relacionada con invasividad) bajo diferentes presiones de selección (disturbio, manejo, etc.) relacionadas con la dinámica comunitaria.

- El papel de verdaderas invasoras (aliens). ¿Algunas de las especies en el valle fueron invasoras connotadas en el pasado reciente? Si es así, ¿cuál fue su efecto en la dinámica de las comunidades?
- Experimentos u observaciones a largo plazo para evaluar dispersión entre parches.
- Evaluar experimentalmente la germinación y establecimiento en parches propios y diferentes para especies selectas.
- Análisis de invasibilidad, en relación con la invasividad.

Implicaciones teóricas y prácticas.

Las comunidades locales están conectadas con otras comunidades como parte de una metacomunidad ocupando una región, siendo la dispersión entre parches uno de los aspectos que definen a las metacomunidades.

El conocer los procesos de la dinámica de metacomunidades integrando aspectos de ecología de comunidades, metacomunidades y ecología de invasiones, es importante ya que, aunque se ha trabajado de manera un poco distante y paralela en estos campos de investigación, el integrar la información generada en cada uno de ellos (sucesión ecológica, interacciones ecológicas, cambios temporales y espaciales en diferentes escalas, diversidad, especies invasoras, invasividad, invasibilidad, nicho ecológico, eventos estocásticos y determinísticos, etc.)

ayudaría a tener un panorama más completo de cómo se estructuran las comunidades.

Este conocimiento sería útil para programas de restauración ecológica a partir del conocimiento de diferentes estrategias de las especies y su integración a nivel comunitario.

Modelo verbal de la dinámica de metacomunidades en el contexto de alguno o algunos de los 4 paradigmas de las metacomunidades.

Las comunidades locales presentan diferentes intensidades de disturbio y a ellas llega flujo de propágulos de otras comunidades locales del mismo tipo y flujo de propágulos de otras comunidades locales de diferente tipo.

Las especies con potencial colonizador deben tener capacidad de dispersión para llegar al nuevo parche. Si llegan especies poco “agresivas” pueden ser excluidas competitivamente por especies residentes que vienen de otros parches del mismo tipo. Pero si las que llegan son más competitivas o llegan en “masa” pueden competir exitosamente contra las locales o contra las rescatistas que provienen de parches similares, estableciéndose y eventualmente cambiando la estructura de la comunidad local. Si una comunidad local tiene alta invasividad, i.e. muchas especies invasivas, puede invadir y sustituir a otra comunidad local si hay una ventana de oportunidad (disturbio) que incremente la invasibilidad de ésta.

En el caso de los cambios observados en Zapotitlán:

- i) El cardonal es el tipo de comunidad local con más bajo índice de Invasividad, pero no cambió significativamente luego de 23 años. Esta baja variabilidad no se espera que sea debido al efecto rescate pues habría una relativa baja capacidad de invasividad a nivel comunitario. Es probable que este tipo de comunidad haya tenido un impacto humano relativamente bajo, de tal manera que no se ha afectado significativamente su invasibilidad. Que invasoras de otras comunidades locales tengan bajo potencial de establecimiento (otro campo de la invasividad) en las condiciones del cardonal.

- ii) La tetechera presenta un índice de invasividad intermedio, mayor al cardonal y menor al matorral, y es el tipo de vegetación que más cambios sufrió en el periodo considerado, siendo sustituido por matorral en más de la mitad de su distribución original. Es un tipo de vegetación recurrentemente afectado por intervenciones humanas, básicamente en desmontes para abrir terrenos de cultivo que son abandonados poco después. La relativamente baja invasividad de sus especies constituyentes dificultaría el rescate de la comunidad local por recolonización, además de que presentaría una relativamente alta invasibilidad, siendo fácilmente colonizable por las agresivas especies del matorral.

iii) El matorral es el tipo de comunidad local con mayor índice de invasividad y luego de 23 años ha mantenido su estructura e incluso expandido su presencia en el valle de Zapotitlán. La alta invasividad de sus especies constituyentes permiten el rescate de la comunidad local y la invasión de parches perturbados con otros tipos de comunidades locales originales, particularmente aquellos de tetechera.

La construcción de un modelo conceptual realista debe alimentarse de evidencia sobre observaciones del proceso de dispersión de especies con diferentes índices de invasividad, así como de sus patrones de establecimiento en parches de comunidades locales del mismo y diferente tipo. También es necesaria una caracterización robusta de la invasibilidad de las comunidades locales en el sistema metacomunitario.

Si bien, aun falta por hacer para dilucidar los procesos que están detrás de los patrones observados de la dinámica de comunidades, el trabajo realizado en esta tesis constituye un avance significativo en la definición de patrones a nivel de especies y comunidades que permiten definir aspectos relevantes relacionados con la capacidad invasiva de ambas. Además se plantean las bases de un modelo conceptual para relacionar los procesos que definen la dinámica de comunidades en ecosistemas semiáridos bajo un esquema metacomunitario y con las bases de la teoría de la Ecología de las invasiones. Y se plantean nuevas líneas de investigación a asegurar en este tema y mecanismos relacionados. Este trabajo tiene un valor por sí mismo al tener un catálogo de características de dispersión

(en este caso de los frutos) de sesenta y dos especies presentes en el valle de Zapotitlán (ver apéndice), además de que esta información se puede explotar relacionándola con adaptaciones de las especies, forma de vida, estrategias reproductivas o como en este caso con la dinámica de las comunidades.

BIBLIOGRAFIA.

- Brown, R. L. and Fridley, J. D. 2003. Control of plant species diversity and community invisibility by species immigration: seed richness versus seed density. *Oikos* 102:15-24
- Burke, M. J. W. and J. P. Grime. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77(3):776-790
- Cain, M. L., B. G. Milligan and A. E. Strand. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87: 1217-1217
- Davis, M. A., J. P. Grime and K. Thompson. 2000. Fluctuating resource in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528-534
- Davis, M. A. and K. Thompson. 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: A proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*. 226-230
- Davis, M. A., K. Thompson, and J. P. Grime. 2001. Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distributions*. 7:97-102
- Davis, M. A. 2005. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28:696-704
- Davis, M. A., et al. 2005. Vegetation change: a reunifying concept in plant ecology. *PPEES* 7:69-76
- Drake, J.A. 1991. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *The American Naturalist*. 137:1-26
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasion by animals and plants*. Methuen, London, U.K.

- Fischer, S. F., P. Poschlod and B. Beinlich. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology*. 33:1206-1222
- García, E. 1981. Modificaciones al Sistema Climático de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Gurvich, D. E., A. P. Tecco and S. Díaz. 2005. Plant invasions in undisturbed ecosystems: The triggering attribute approach. *Journal of Vegetation Science*. 16:723-728
- Hair Jr., J. F., R. L. Tatham, R. E. Anderson & W. C. Black. 1998. *Multivariate data analysis with readings*, 5ª edición. Prentice_Hall, Upper Saddle River, NJ, 742 p.
- Holyoak, M., M. A. Leibold, N. Mouquet, R.D. Holt y M. F. Hoopes. 2005. Metacommunities. A framework for large-scale community ecology. In: Holyoak, M., M. A. Leibold y R.D. Holt (eds.) *Metacommunities. Spatial dynamics and ecological communities*. Chicago University Press: 1-31
- Howe, H. F. and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228
- Hutchinson, F. T. y J. L. Vankat. 1997. Invasibility and effects of amur honeysuckle in Southwestern Ohio forests. *Conservation Biology* 11(5):1117-1124
- Jakobsson, A. and O. Eriksson. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88:494-502
- Jaramillo, V. y F. González-Medrano. 1983. Análisis de la vegetación arbórea en la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 45:49-64
- Kiviniemi, K. and A. Telenius. 1998. Experiments on adhesive dispersal by wood mouse: seed shadows and dispersal distances of 13 plant species from cultivated areas in southern Sweden. *Ecography* 21:108-116
- Kiviniemi, K. and O. Eriksson. 1999. Dispersal, recruitment and site occupancy of grassland plants in fragmented habitats. *Oikos* 86:241-253
- Kneitel, M. J. and E. T. Miller. 2003. Dispersal rates affect species composition in metacommunities *Sarracenia purpurea* inquilines. *The American Naturalist*. 162(2): 164-171

- Kolar, S. C. and M. D. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *TRENDS in Ecology & Evolution*. 16(4):199-204
- Kovach, W. L. 2004. MVSP – A MultiVariate Statistical Package for Windows, ver. 3.13. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, M. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M.F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau y A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601-613
- Leibold, M. A. and Norberg, J. 2004. Biodiversity in metacommunities: plankton as complex adaptive system? *Limnol. Oceanogr.* 49:1278-1289
- Leishman, M. R. 2001. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 93:294–302
- Levine, J. M., and C. M. D'Antonio. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87(1):15–26
- Levine, J. M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288(5467):852–854
- Lockwood, L. J., P. Cassey and T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *TRENDS in Ecology & Evolution*. 20(5):223-228.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80(5):1522-1536
- Luken, J. O. and N. Goessling. 1995. Seedling distribution and potential persistence of the exotic shrub *Lonicera maackii* in fragmented forest. *Am. Midl. Nat.* 133:124-130
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press.
- Mandak, B. and P. Pisek. 2001. Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: the role of heterocarpy. *The Journal of Ecology* 89(2):159-165
- McGarigal, K., S. Cushman & S. Stafford. 2000. *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer-Verlag, N. York. 248 p.
- Meiners, S. J., S.T. Pickett, M. L. Cadenasso. 2001. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land. *Ecography* 24:633-644

- Moles, A. T. and M. Westoby. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92:372-383
- Mouquet, N. and M. Loreau. 2003. Community patterns in source-sink metacomunities. *The American Naturalist*. 162(5):544-557
- Naeem, S., Knops, J. M. H., Tilman, D., Howe, K. M., Kennedy, T. and Gale, S. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91:97-108
- Navarro, T., V. Pascual, C. L. Alados and B. Cabezudo. 2009. Growth forms, dispersal strategies and taxonomic spectrum in a semi-arid shrubland in SE Spain. *Journal of Arid Environments*. 73:103-112
- Ohlemüller, R., S. Walker. And J. B. Wilson. 2006. Local vs regional factors as determinants of the invasibility of indigenous forest fragments by alien plant species. *Oikos* 112:493-501
- Osorio-Beristain, O., A. Valiente-Banuet, P. Dávila y R. Medina. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 59:35-58
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. *Árbol tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies.* 3ª. Edición. Fondo de Cultura Económica. 523 pp.
- Richardson, D. M. y P. Pysek. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. *Progress in Physical Geography* 30:409-431
- Römermann, C. O., Tackenberg and P. Poschlod. 2005. How to predict attachment potential of seeds to sheep and cattle coat from simple morphological seed traits. *Oikos* 110:219-230
- Sandoval-Palacios, E., J. A. Zavala-Hurtado y G. Hernández-Cárdenas. 2004. Análisis de estabilidad de comunidades vegetales en una zona semiárida intertropical en México. XVI Congreso Mexicano de Botánica. Oaxaca. México.
- Schreiber, S.J. & S. Rittenhouse. 2004. From simple rules to cycling in community assembly. *Oikos* 105:349-358

- Shea, K. and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TRENDS in Ecology and Evolution* 17(4):170-176
- Sorensen, E. A. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:443-463
- SPSS, Inc. 2006. SPSS for Windows Release 15.0. Chicago, IL.
- Theoharides, A. K. and S. J. Dukes. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist*. 176:256-273
- Thompson, K., Hodgson, J. G. and Rich, T. C. G. 1995. Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography*, 18:390-402
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie y E. Siemann. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*. 277(5330):1300-1302
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101:10854-10861
- Turnbull, L. A., M. Rens and M. Crawley. 1999. Seed mass and the competition/colonization trade-off; a swing experiment. *The Journal of Ecology*. 87:899-912
- Venable, D. L. and J. S. Brown. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* 131(3):360-384
- Venable, D. L., A. Flores-Martínez, H. C. Muller-Landau, G. Barron-Gafford and J. X. Becerra. 2008. Seed dispersal of desert annuals. *Ecology*, 89(8):2218-2227
- Vilá, M. and J. Weiner. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105:229-238
- Villaseñor, J. L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50: 135-149
- Víte, F., J. A. Zavala-Hurtado, M. A. Armella, y M. D. García. 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. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Weiss, J. E. R. y L. J. Iaconis. 2002. Pest plant invasiveness assessment. The State of Victoria, Department of Natural Resources and Environment. Melbourne, Australia.
- Westoby, M., J. C. Howell and B. L. Rice. 1990. Seed size and plant growth form as factors in dispersal spectra. *Ecology* 71:1307-1315
- Willson, M. F., B. L. Rice and M. Westoby. 1990. Seed dispersal spectra: a comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science* 1(4):547-562
- Wunderle, J. M. J. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*. 99(2):223-235
- Zavala-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia y ausencia de las especies. *Biótica* 7:99-119
- Zavala-Hurtado, J. A., P. L. Valverde, A. Díaz-Solís, F. Vite & E. Portilla. 1996. Vegetation-environment relationships based on a life forms classification in a semiarid region of Tropical Mexico. *Revista de Biología Tropical* 44:561-570.