



Universidad Autónoma Metropolitana

Efectos de la Distribución Espacial y la Competencia en
el Crecimiento de Plantas Anuales de una Región
Semiárida del Trópico Mexicano

Tesis que para obtener el grado de maestra en biología

presenta

Bióloga Brenda Karina Abascal Castillo

Junio, 2008

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

Brenda Karina Abascal Castillo

El día 27 de Mayo del año 2008

Comité Tutorial

Tutor: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Asesor: Dra. María Teresa Valverde Valdés

Asesor: Dr. Adolfo Espejo Serna

Sinodal: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Sinodal: Dra. María Dolores García Suárez

La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma
Metropolitana pertenece al Padrón Nacional de
Posgrados de Excelencia del CONACYT

Agradecimientos

Terminar este trabajo fue una oportuna decisión para retomar el camino de desarrollo profesional que alguna vez imaginé. Pero sería exagerado e injusto decir que el éxito es sólo mío, ya que en este escrito está un poco de cada una de las personas que, tanto en lo académico como en lo personal, han dejado algo en mi ser; es por ello que quiero agradecerles a todos y, honestamente, no encuentro una mejor manera que dedicarles este logro: mi tesis.

Quiero agradecer especialmente al *Dr. Alejandro Zavala*, a la *Dra. Dolores García*, a la *Dra. Teresa Valverde*, a la *Dra. Carmen Mandujano* y al *Dr. Adolfo Espejo*, por la exigencia, por brindarme la asesoría y la confianza para llevar a cabo este trabajo, por sus oportunos comentarios y por no dejar que me conformara; esta investigación es sin duda, un buen resultado de sus enseñanzas.

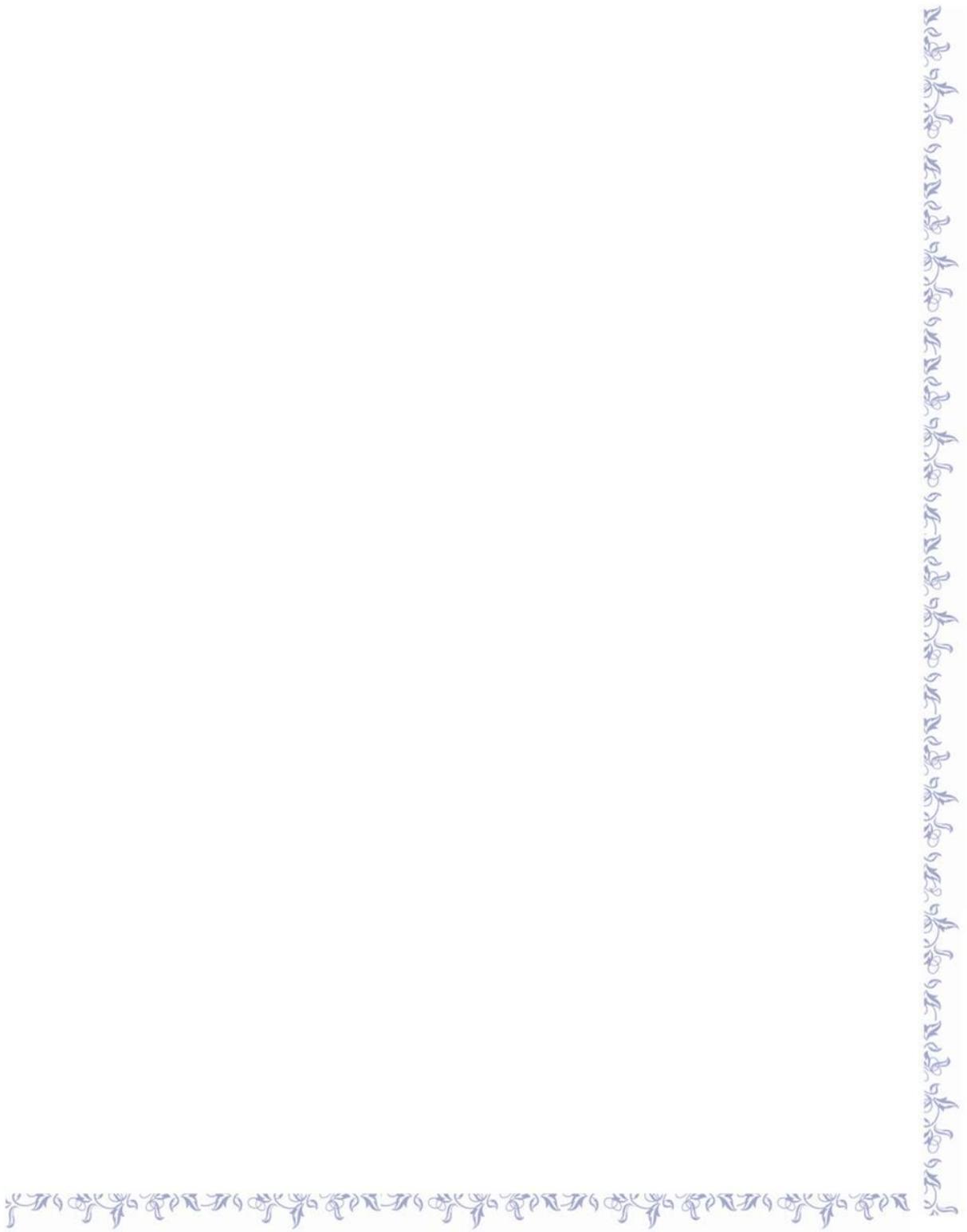
Agradezco también a mi familia, al resto de mis maestros, a mis amigos y a mis parejas; gracias por el apoyo, la confianza, las horas de pláticas que sirvieron de inspiración, los momentos compartidos, la motivación, el intercambio intelectual y la retroalimentación. Ustedes han contribuido sustancialmente a la mejora de mi persona y de mi trabajo.

Oportuno y necesario es, destacar la existencia de una persona en esta etapa de mi vida, *Alejandro Martínez*, quien me ha acompañado a recorrer caminos insospechados, en lo personal, en lo intelectual y en lo laboral. Gracias por todo eso que me das, aún sin saberlo.

Finalmente dedico esta tesis a la persona más importante en mi vida, **mi hija Laila**.

Y para no perder la costumbre, he aquí una breve reflexión:

“En ocasiones las nuevas circunstancias nos alejan de las metas trazadas con anterioridad, pero es de suma importancia retomarlas para concluir las, pues esto siempre nos permite recuperar la motivación y nos otorga la satisfacción de crecer un poco más, al hacer lo que siempre deseamos”



Resumen

Se estudió mediante un experimento en condiciones controladas, la influencia de factores como la densidad (alta y baja), los patrones de distribución espacial (agregado y al azar) y la composición de especies (monocultivo o dicultivo), en los índices de supervivencia, en el crecimiento, en la intensidad de la competencia y en la producción de biomasa de las plántulas de dos especies de anuales provenientes del Valle Semiárido de Zapotitlán, *Flaveria ramossissima* Klatt. y *Atriplex pueblensis* Standl.

En altas densidades la mortandad fue mayor comparada con las densidades bajas, no se encontró una incidencia uniforme del patrón de distribución espacial en la supervivencia y, en monocultivo la mortandad fue mayor que en dicultivo. Se registró un mayor crecimiento en bajas densidades, las plántulas de *F. ramossissima* crecieron más cuando estaba en monocultivo y las de *A. pueblensis* cuando estaban en dicultivo, la competencia es mayor a altas densidades y la intensidad de la competencia intraespecífica es mayor que la interespecífica. Las plántulas de ambas especies produjeron una mayor biomasa cuando estaban en dicultivo.

Concluyendo, los patrones de distribución, la densidad, la combinación de especies y la competencia son factores que determinan la estructuración de las comunidades vegetales, que todos éstos son importantes y pueden actuar en tiempos iguales o diferentes y en intensidades variadas.

Abstract

This work was made to study the influence of different factors as density (high and low), spatial patterns of distribution (clumped and random) and species composition on survival and growth rates, intensity of competition and finally on the biomass production, under controlled experimental conditions. Two annual plants species from the semiarid valley of Zapotitlán Salinas, Puebla: *Flaveria ramossissima* Klatt. and *Atriplex pueblensis* Standl were studied.

At high densities, mortality was higher than in low ones, there is not a uniform incidence from the spatial patterns of distribution on survival. The rates of survival, growth and consequently biomass production, increased considerably, when individuals of both species were grown together. The intensity of intraspecific competition was higher than the interespecific one. It was notable that the plants of *F. ramossissima* grow better when alone and the plants of *A. pueblensis* increased their growth, when they were grown altogether with individuals of *F. ramossissima*.

In conclusion, the spatial distribution patterns, the density, the species combination, and competition are important factors for the assemblage of vegetal communities. All of them can act on diverse intensities at the same or at different times.

Índice

1. INTRODUCCIÓN	10
2. JUSTIFICACIÓN	13
3. ANTECEDENTES	15
<i>3.1. Las plantas anuales</i>	<i>15</i>
<i>3.2. El crecimiento de las plantas y su medición.....</i>	<i>18</i>
<i>3.3. Efecto de la Densidad Poblacional en el Crecimiento de Plantas</i>	<i>20</i>
<i>3.4. Efecto de los Patrones de Distribución Espacial en el Crecimiento de Plantas</i>	<i>21</i>
<i>3.5. Definición de Competencia y su Cuantificación</i>	<i>23</i>
4. OBJETIVOS	31
<i>4.1. Objetivo General</i>	<i>31</i>
<i>4.2. Objetivos Particulares</i>	<i>31</i>
5. HIPÓTESIS	32
6. MÉTODOS	33
<i>6.1. Descripción del área de estudio</i>	<i>33</i>
<i>6.2. Elección de las Especies.....</i>	<i>37</i>
<i>6.3. Las Especies Elegidas</i>	<i>38</i>
<i>6.3.1 Flaveria ramossissima Klatt.....</i>	<i>38</i>
<i>6.3.2. Atriplex pueblensis Standl.</i>	<i>41</i>
<i>6.4. Diseño experimental.....</i>	<i>43</i>
<i>6.5. Obtención del Material Vegetal</i>	<i>45</i>
<i>6.6. Montaje de los Lotes Experimentales.....</i>	<i>46</i>
<i>6.7. Obtención de los Datos de Crecimiento y Supervivencia.....</i>	<i>50</i>
<i>6.8. Análisis Estadístico</i>	<i>51</i>

7. RESULTADOS.....	52
7.1. <i>Supervivencia</i>	52
7.2. <i>Crecimiento</i>	59
7.3. <i>Biomasa</i>	64
7.4. <i>Competencia</i>	72
8. DISCUSIÓN	75
8.1. <i>Distribución</i>	75
8.2. <i>Densidad</i>	78
8.3. <i>Competencia</i>	82
8.4. <i>Comparación entre Especies</i>	85
9. CONCLUSIONES.....	88
10. BIBLIOGRAFÍA	92
11. ANEXO 1	99

1. Introducción

Durante las últimas décadas el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, ha sido objeto de múltiples estudios debido a su abundante diversidad (biológica y cultural) y al tipo de actividades económicas que se realizan ahí. Un ejemplo de éstas últimas es la producción de sal formada por las aguas minerales de la zona y la elaboración de artesanías de variados materiales, destacando las de ónix. Dentro de los estudios elaborados sobre biodiversidad, predominan los que describen la flora y fauna (Villaseñor et al., 1990; Dávila et al., 1993,). Otros han dirigido sus esfuerzos a describir algunas interacciones bióticas o al estudio del aprovechamiento de los recursos naturales (Valiente-Banuet et al., 1991; Vite et al., 1992; Montoya et al., 2001; Dávila et al., 2002) pero el terreno es tan vasto y amplio que obviamente aún queda mucho por estudiar.

Las interacciones bióticas que se presentan entre las especies que habitan en esta región son abundantes y posiblemente infinitas y al ser muchos los factores que pueden determinar la presencia y la intensidad de estas, es de suma importancia estudiarlas con el objeto de conocer las dinámicas individuales, poblacionales y de comunidad existentes en un lugar.

Una de las interacciones bióticas más cuestionadas es la competencia, debido a la complejidad de su estudio y medición; particularmente en ecosistemas áridos (Fowler, 1986; Grime & Campbell, 1991; Shreve, 1942; Went, 1955). Sin embargo, se han realizado aproximaciones certeras en términos de interacciones intra e interespecíficas (Silvertown & Lovett, 1993; Flores & Yeaton, 2000; Fonteyn & Mahall, 1978 y 1981; Vera et al., 2006; Aarssen & Keogh, 2002).

Las plantas anuales (caracterizadas por tener ciclos de vida muy breves, un crecimiento acelerado y reproducción masiva) han evidenciado en mayor medida la existencia y los efectos de esta interacción, así como algunos factores que son importantes en la determinación de la dinámica competitiva de una población o de una comunidad.

Estas evidencias incluyen el efecto de la manera en que están distribuidas las plantas, así como su densidad. En diversos estudios se han podido establecer claras relaciones entre ambas variables y se ha ido aclarando su impacto en la competencia (Aarssen & Keogh, 2002; Flores & Yeaton, 2000).

Este estudio incluye un análisis de la distribución espacial y de la densidad, y de sus efectos en la supervivencia y el crecimiento de plántulas de dos especies de anuales, de tal manera que pueda identificarse si una especie posee estrategias competitivas y de crecimiento más efectivas que otra.

Las dos especies de plantas anuales utilizadas para la realización de esta investigación, *Flaveria ramossisima* Klatt y *Atriplex pueblensis* Standl., son abundantes en el Valle de Zapotitlán. De hecho, puede vérselos coexistiendo en una misma localidad. *A. pueblensis* se considera como una maleza y ninguna de las dos especies es de importancia comercial o alimenticia.

Esta tesis es una aportación más al conocimiento de los procesos ecológicos que se desarrollan en una porción de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán y, de manera más general, en las Zonas Semiáridas de nuestro país que, no sobra decir, son de gran importancia por su extensión y riqueza biológica.

2. Justificación

Con el desarrollo de este trabajo, se pretende explorar la influencia de los patrones de distribución y de la competencia en el crecimiento de algunas plantas anuales del Valle de Zapotitlán. A partir de esta exploración, se procura evaluar la importancia de estos factores en la estructuración de las comunidades naturales.

Se escogió para la realización de este trabajo una zona semiárida del Trópico Mexicano que alberga una gran biodiversidad (incluyendo una gran variedad de plantas anuales). Estos ecosistemas son de suma importancia ya que, junto con las regiones áridas, constituyen cerca del 70% de la extensión territorial de nuestro país.

Las plantas anuales son un componente muy importante en las regiones áridas y semiáridas del mundo, pues aunque de manera efímera, pueden ser los componentes vegetales más abundantes y notorios del paisaje. Según Vidiella y Armesto (1989), llegan a constituir el 40% o más de la flora de las regiones áridas y semiáridas cuando se da una combinación adecuada de temperatura, lluvia y luz, la cual estimula la germinación de las semillas y un rápido crecimiento de las plántulas (Inouye, 1991).

Las semillas de las plantas anuales, al igual que su parte vegetativa, son “paquetes de energía” que juegan un papel primordial en las complejas redes tróficas del desierto. Además, la germinación y establecimiento de estas plantas puede afectar el crecimiento poblacional de otros organismos que dependen de ellas

y que son cruciales en procesos tan importantes como la polinización y dispersión de propágulos. Así, es clara la relevancia del estudio de patrones y procesos de las comunidades de plantas anuales para el conocimiento y la conservación de la biodiversidad de los ecosistemas áridos y semiáridos.

Uno de los propósitos de analizar los efectos que tiene la distribución espacial sobre el desempeño de las plantas, es sugerir teorías acerca de la competencia y del establecimiento de las plantas en la comunidad; esto basado en los trabajos que contemplan que la distribución agregada es la más recurrente en zonas desérticas y cuya existencia se le ha atribuido a la competencia, a la reproducción vegetativa o a la heterogeneidad medioambiental (Fowler, 1986).

3. Antecedentes

3.1. *Las plantas anuales*

Las anuales poseen un ciclo de vida menor a un año; se consideran oportunistas pues germinan en las épocas que presentan condiciones adecuadas para sobrevivir y mueren dejando sus semillas maduras en épocas desfavorables (Rivas et al., 2002); son plantas herbáceas de rápido crecimiento que asignan relativamente menos recursos al aumento de biomasa de sus tallos comparadas con las plantas de lento crecimiento (Lambers et al., 1998); además, poseen una superficie foliar grande y una alta capacidad de absorción de nutrientes, pues tienden a estar asociadas con hábitats productivos (Grime & Campbell, 1991). En ambientes semiáridos, las abundancias relativas de diferentes especies de anuales, pueden variar año con año dependiendo de la cantidad y de la temporalidad de la lluvia (Beatley, 1974; Brennan et al., 1979; Juhren et al., 1956; Shreve, 1942; citados por Fowler, 1986; Went, 1949; Vidiella & Armesto, 1989; Bowers, 1987). Estas plantas generalmente ocupan sitios abiertos, soleados, perturbados o de sucesión temprana, pueden presentarse como malezas en campos de cultivo y muchas son cultivadas por el hombre. El establecimiento de las anuales en comunidades cerradas es extremadamente raro, pues les es sumamente difícil competir con las perennes ya establecidas (Fitter, 1986).

Según Kemp (1989), las plantas anuales constituyen aproximadamente el 10% de la flora del mundo y representan el 40% o más de la flora de los desiertos.

Existen muchas investigaciones acerca de las comunidades de plantas anuales del desierto que pretenden analizar algunos aspectos de las mismas, como el patrón de distribución espacial, la combinación de especies que las componen, el banco de semillas y sus requerimientos nutricionales y de agua. Los primeros estudios en este tema estuvieron encaminados a determinar la manera en la que las plantas anuales distribuyen sus recursos tanto en la producción de biomasa aérea y subterránea, como en el tiempo que dura su ciclo de vida; es claro que las plantas anuales cuentan con mecanismos fisiológicos que les confieren cierta sensibilidad a la distribución espacial y temporalmente heterogénea de los recursos y gracias a los cuales se adaptan con gran velocidad a la rápida variación de los mismos. Dichos mecanismos se manifiestan en la flexibilidad en el manejo de la energía de la planta y en sus patrones de distribución, que les permiten canalizar los recursos hacia el máximo crecimiento en el mínimo de tiempo, puesto que asignan una baja proporción de los recursos adquiridos (carbono y nitrógeno) para el almacenamiento (Schulze & Chapin, 1987), permitiendo consecuentemente una floración precoz.

Estudios sobre las semillas de plantas anuales han sido realizados para comprender su permanencia en los ambientes que ocupan y se ha demostrado que la latencia les permite responder a condiciones desfavorables (Smith et al., 1997),

además de ser un factor preponderante que modula las dinámicas poblacionales (Freas & Kemp, 1983). De igual manera se han realizado estudios sobre el efecto de la granivoría de las semillas por diferentes especies animales, encontrando que pueden tener efectos directos o indirectos en la distribución y abundancia de estas plantas (Wilcott, 1973). Muchas plantas anuales adoptan una estrategia mezclada en cuanto a la forma en la que se dispersan sus semillas: por un lado algunas semillas presentan apéndices o estructuras que les permiten ser dispersadas a largas distancias, mientras que otras, al carecer de estas estructuras, permanecen cerca de la planta parental (Crawley, 1986).

Observaciones de campo realizadas por Pemadasa & Lovell (1974) en los sistemas de dunas en Aberffraw, Anglesey, mostraron que la mayoría de las anuales están restringidas primariamente a las regiones áridas del sistema de dunas. Según Fowler (1986), las condiciones climáticas extremas, características de las regiones áridas y semiáridas, permiten suponer que la competencia puede ser poco frecuente o poco importante, ya que al presentarse niveles bajos y fluctuantes de los recursos, ocasionan que el tamaño de las poblaciones decrezca por debajo del nivel al cual la competencia por los recursos podría ocurrir. De esta manera, la sensibilidad y la respuesta ante el estrés al que pudieran estar sujetas las plantas están relacionadas con la duración, intensidad y distribución espacio-temporal de los recursos y a la historia ecológica y evolutiva de cada especie o población (Grime & Campbell, 1991).

3.2. El crecimiento de las plantas y su medición.

De acuerdo con Lambers, et al. (1998), el crecimiento de una planta es el incremento del volumen, longitud o área de sus órganos y ocurre a través de la división, expansión y diferenciación celular, como resultado de la interacción de diversos procesos metabólicos tales como la fotosíntesis, la respiración, las relaciones hídricas y la nutrición mineral. Estos autores sugieren que el crecimiento se puede analizar en términos del incremento total de materia seca y la distribución de los recursos entre los órganos involucrados (parte aérea o parte subterránea).

Una investigación realizada por Grime & Campbell (1991) revela que las especies de plantas muestran diferencias controladas genéticamente en las tasas de producción de materia seca; éstas se reflejan en patrones de crecimiento particulares, entre los cuáles reconocen tres respuestas principales a) las plantas crecen más rápido en ambientes productivos controlados que en sus hábitats naturales; b) las diferentes especies de plantas y los individuos provenientes de distintas poblaciones difieren en las condiciones que requieren para su crecimiento óptimo; y c) aún bajo sus condiciones óptimas, algunas especies de plantas no tienen el potencial de crecer rápidamente.

Además del componente genético, otros factores influyen en el crecimiento de las plantas; entre ellos están todos los que tienen que ver con las características

ambientales, como la cantidad de recursos disponibles, así como la densidad poblacional y los patrones de distribución espacial de los individuos. Silvertown & Lovett-Doust (1993) consideran que el primer recurso que limita el crecimiento de las plantas es el espacio. Además, cuando en los ambientes naturales existe una limitación de recursos como el agua, la luz o los nutrientes, es de esperarse que si estos recursos se agregan artificialmente, el crecimiento individual de las plantas sea mayor (Begon et.al., 1996). Las plantas anuales generalmente responden a las condiciones subóptimas reduciendo su tasa de crecimiento y modificando la distribución de recursos entre las partes aéreas y subterráneas (Lambers, et al. 1998).

En la actualidad, muchas investigaciones biológicas realizadas con plantas, se han orientado hacia el estudio del crecimiento en sus diferentes versiones, por ejemplo, en términos de modificaciones en la producción la biomasa, de su importancia en la sucesión y en la dinámica poblacional, de sus efectos en la repartición de recursos, o como un evaluador de los efectos de las interacciones entre las plantas. Por ello se han creado índices que permiten cuantificar el crecimiento de una planta. Lambers et al. (1998) sugieren que el más importante es la tasa relativa de crecimiento (RGR, por sus siglas en inglés) = el cociente del área foliar (LAR) X la tasa de asimilación neta (NAR).

3.3. Efecto de la Densidad Poblacional en el Crecimiento de Plantas

En varias investigaciones se ha corroborado que las plantas, cuando crecen en altas densidades son típicamente versiones reducidas de las que lo hacen en bajas densidades. Inouye (1980) demostró que existe una reducción densidad-dependiente, no sólo de la supervivencia y del crecimiento, sino también de la germinación en plantas anuales del desierto de Sonora. Este autor observó parcelas naturales a diferentes densidades, y por lo menos en uno de los dos sitios la interacción fue primariamente intraespecífica, involucrando a una sola especie dominante. Klikoff (1966) comparó parcelas naturales de diferentes densidades de la planta anual *Plantago insularis* en el desierto sonorense y concluyó que cuando la densidad inicial es baja, se presentan las tasas más altas de supervivencia bajo riego moderado. Por su parte, Pianka (1970) predijo que a altas densidades (donde se asume que la competencia es severa), la estrategia óptima es producir menos descendientes pero de mayor tamaño, asignando menos recursos a la reproducción y más al mantenimiento de los adultos. Weiner & Thomas (1986) revisaron los resultados de una serie de experimentos en monocultivo, en que las plantas crecieron a diferentes densidades y encontraron que, contrario a lo que se esperaba, el tamaño, cuantificado desigualmente por el coeficiente de Gini, incrementó con la densidad en catorce de los dieciséis estudios (Damgaard, 1999).

La competencia intraespecífica que resulta de las altas densidades, afecta no sólo las tasas de crecimiento, sino también las tasas de desarrollo y maduración y esto a su vez influye en la distribución de la biomasa de cada planta hacia sus diferentes órganos (Begon et al., 1996).

3.4. Efecto de los Patrones de Distribución Espacial en el Crecimiento de Plantas

La manera en la que se distribuyen en el espacio las diferentes especies que forman a las comunidades vegetales de las regiones áridas, no son aleatorias, ni constituyen mezclas inconexas de plantas (Flores & Yeaton, 2000), sino que existen patrones de asociación entre ellas que no son resultado de la casualidad. Se han identificado tres tipos de distribución espacial de las poblaciones en la naturaleza: *al azar* (la probabilidad de una planta de tener un vecino de su misma especie, es igual que la probabilidad de tener un vecino de otras especies), *agregada* (la probabilidad de tener un vecino de su misma especie es mayor que la de tener un vecino de otra) y *uniforme* (la distancia entre los individuos es la misma, sin importar el vecino que tengan) (Pielou, 1960). Anderson et al. (1976) y Greig-Smith & Chadwick (1965) encontraron que es común que las plantas jóvenes presenten una distribución agregada, mientras que las plantas viejas, posean una distribución al azar.

Fowler (1986) documentó que existen correlaciones positivas entre el tamaño de las plantas y la distancia entre ellas lo cual es una excelente evidencia de que existe una influencia del patrón de distribución espacial sobre el crecimiento de los individuos. Cabe mencionar que estas correlaciones no se limitan a pares de plantas de la misma especie, sino que también se han encontrado entre plantas vecinas de diferentes especies. Aunado a esto, se ha demostrado que las raíces de la mayoría de los individuos que habitan en las regiones áridas y semiáridas se extienden mucho más que su follaje.

Stoll & Prati (2001) estudiaron el efecto de la agregación intraespecífica en una comunidad experimental simple de cuatro especies de plantas anuales. Este experimento mostró que la distribución espacial puede afectar profundamente el crecimiento y la reproducción de las plantas; la distribución agregada permitió a las especies competitivamente intermedias resistir a las superiores, en términos de que crecieron más e incrementaron su reproducción, comparadas con aquellas que estaban distribuidas al azar. Apoyando esta idea, Goreaud et al. (2002) demostraron mediante un modelo teórico, que el evitar vecinos de especies distintas a través de una distribución agregada mejora la supervivencia de las especies competitivamente inferiores.

3.5. Definición de Competencia y su Cuantificación

La competencia es de suma importancia, pues tiene un efecto profundo en el número de individuos de una población, en las dinámicas poblacionales y, como consecuencia, en la composición de especies dentro de una comunidad. Begon et al. (1996) definen a la competencia como una interacción entre individuos (de la misma o de diferentes especies), debida a un requerimiento común de un recurso cuyo suministro es limitado; ésta se refleja en una reducción de la supervivencia, crecimiento y/o reproducción de ambos interactuantes. Fowler (1986) dice que la palabra competencia debe usarse para referirse a una interacción negativa, por ejemplo, cuando se da un impacto directo o indirecto de una planta sobre otra. A su vez, Grime (1977) define a la competencia como la tendencia de las plantas vecinas a utilizar los mismos recursos y argumenta que el éxito en la competencia es un reflejo de la capacidad de captar recursos; de esta manera, según Grime la tasa de crecimiento de una planta se correlaciona positivamente con su capacidad competitiva. Por otro lado, Tilman (1988) define a la competencia como una relación negativa entre las abundancias de las especies competidoras; según este autor la capacidad competitiva incluye tanto a la captura de recursos como a la tolerancia a bajos niveles de los mismos.

De acuerdo con Newman (1973, 1983), con Tilman (1982) y con Grime & Campbell (1991), las plantas difieren en sus capacidades para captar recursos

particulares y, consecuentemente, cada micro-sitio en el hábitat es ocupado por las especies que están mejor equipadas para competir por un recurso limitante en particular.

La competencia puede ser de dos tipos: en el primero, los individuos involucrados son de la misma especie y es conocida como competencia intraespecífica. El segundo tipo es cuando los recursos son requeridos por individuos de diferentes especies, por lo que se conoce como competencia intrerespecífica (Begon et al., 1996). La competencia intraespecífica puede influir en el número de muertes de los individuos de una población y es más severa conforme las plantas van creciendo y van incrementando sus requerimientos nutricionales. Así, los individuos pueden llegar a competir con más y más intensidad; al morir algunos, entonces la densidad y la intensidad de la competencia decrecen, lo cual a su vez afecta al crecimiento y la supervivencia de los individuos remanentes. Por su parte, la competencia interespecífica frecuentemente es asimétrica, pues las consecuencias no siempre son las mismas para ambas especies, de tal manera que durante la interacción los individuos de una especie resultan más afectados que los de la otra.

La existencia e importancia de la competencia en ecosistemas áridos y semiáridos ha sido ampliamente cuestionada. Desde el punto de vista de un ecólogo vegetal, estos ecosistemas se caracterizan por la insuficiencia de agua, la cual limita el crecimiento y/o la supervivencia de las plantas.

Shreve (1942) y Went (1955), quienes realizaron investigaciones independientes sobre este tema, concluyeron que la competencia intrerespecífica no ocurre en los desiertos. Tiempo después y con estudios más refinados como el de Grime (1979), se demuestra que la variabilidad espacial de los recursos del suelo es uno de los mayores determinantes de que las plantas coexistan en un espacio abierto y esto aplica para hábitats altamente estresantes (dentro de los cuales este autor incluyó a los hábitats secos). Por su parte, Fowler (1986) hace una revisión sobre las evidencias disponibles sobre la relevancia de la competencia en las comunidades de plantas en regiones áridas y semiáridas y demuestra que la competencia sí ocurre en esas comunidades e involucra a muchas especies diferentes. Según esta autora, en muchos casos la competencia parece ser de importancia en la determinación tanto de la estructura de comunidades como del patrón de distribución espacial de los individuos.

Muchos de los ecólogos vegetales que han trabajado en zonas áridas y semiáridas han supuesto que el recurso principal por el que ocurre la competencia entre las plantas en estos ecosistemas es el agua, quizás porque es el que a simple vista resulta más evidente. Sin embargo, el número de trabajos que apoyan directamente esta hipótesis es relativamente bajo. Lo que sí se ha comprobado es que las plantas de estas zonas se encuentran frecuentemente bajo estrés hídrico (Fowler, 1986), lo cual, sólo es indicio de que éstas plantas crecerían más rápido si

tuvieran una cantidad mayor de agua, pero no necesariamente es una evidencia de que la competencia esté llevándose a cabo.

Si consideramos que las plantas, al crecer, van ocupando más espacio cada vez y que tarde o temprano los espacios disponibles se llenan, es fácil deducir que unas empezarán a interferir en el desarrollo de otras y, por lo tanto, con la dinámica poblacional de las mismas.

Existen muchos efectos de la competencia en las plantas. Uno de ellos fue comentado por Silvertown & Lovett-Doust (1993), quienes muestran evidencia de que el tamaño de una planta está correlacionado negativamente con el de su vecino más cercano y positivamente correlacionado con el tamaño de vecinos lejanos. Además, estos autores afirman que la competencia puede cambiar la composición de las mezclas de especies de plantas que componen a una comunidad y que algunas veces la estabiliza.

Flores & Yeaton (2000) realizaron un estudio en el estado de Zacatecas, México, para evaluar la importancia de la competencia interespecífica en la organización de las comunidades de pastizal sujetas a procesos de invasión por parte de especies leñosas y suculentas. Estos autores se centraron solamente en especies dominantes y trataron de indagar el orden de sustitución entre los individuos, concluyendo que la competencia interespecífica es una interacción biótica importante en las comunidades de pastizal que están sujetas a procesos de invasión,

pues existe un orden en la manera en la que se da la entrada de cada especie, dado por su jerarquía competitiva.

La fuerza relativa de la competencia inter e intraespecífica es relevante para comprender la coexistencia de las especies y la estabilidad de las comunidades, así como para identificar a las especies competitivamente dominantes. Los estudios experimentales realizados por Fonteyn & Mahall (1978 y 1981) (citados por Fowler, 1986), muestran que la competencia interespecífica entre *Larrea tridentata* y *Ambrosia dumosa* es más fuerte que la intraespecífica para ambas especies, aunque reconocen que probablemente otros factores fueron más importantes en la determinación de las abundancias y las distribuciones de esas especies.

Vera et al. (2006) evaluaron la competencia intraespecífica entre individuos de una especie de gramínea que se considera maleza en las zonas semiáridas del norte de México. La variable que utilizaron estos autores para estudiar la competencia fue el factor de proximidad (densidad y arreglo espacial de los individuos y proporción de cada una de las especies). Encontraron que existen diferencias significativas en la producción de biomasa aérea y subterránea en tratamientos con altas densidades, en comparación con las de bajas densidades. En general la producción fue mayor en los tratamientos de bajas densidades.

Por otra parte, Yoda et al. (1963) (citados por Begon et al., 1996) proponen que a ciertas densidades, la competencia intraespecífica puede inducir la mortalidad denso-dependiente, lo cual implica que la mortalidad incrementa conforme la densidad lo hace. Por otro lado, la intensidad de la competencia intraespecífica que experimenta un individuo en particular, no necesariamente es función de la densidad global de la población por sí sola, sino de la proximidad de los vecinos inmediatos.

Existe también una disminución o supresión de la tasa de crecimiento relativo de las plantas bajo competencia; pero al medir la tasa de crecimiento relativo de diferentes individuos de varias especies de plantas, no da una clara idea acerca de las diferencias en cuanto a su capacidad competitiva (Aarssen & Keogh, 2002); estas diferencias son, de hecho, un producto de la evolución por selección natural (Pianka, 1970; Grime, 1979; Tilman, 1988).

En estudios previos la habilidad competitiva se ha cuantificado sólo en términos de las características de las plantas asociadas con su capacidad relativa para adquirir recursos, así como para maximizar su tamaño durante el crecimiento. Sin embargo, la capacidad competitiva debe determinarse más directamente, en términos de la capacidad relativa de una planta de producir descendencia para la siguiente generación, esto es, mediante la cuantificación de su adecuación, que es a su vez función de su crecimiento, su supervivencia y su reproducción (Aarssen & Keogh, 2002).

Tradicionalmente la cuantificación de la intensidad de la competencia entre plantas se ha hecho en términos de un solo componente: el crecimiento. En una revisión de las investigaciones realizadas sobre este tema, Aarssen & Keogh (2002) identificaron que el 73% de los estudios recientes sobre competencia, involucran comparaciones del tamaño o del crecimiento (por ejemplo, en términos del incremento de biomasa). El 26% se basan en la supervivencia, y sólo el 6% han registrado los cambios en la fecundidad como resultado de la competencia. El 70% de estos estudios se realizaron en una sola estación de crecimiento y el 68% cuantificaron la supresión del crecimiento en competidores de edades similares, empezando todas como plántulas. Estos autores sugieren que los trabajos sobre competencia no deben quedarse únicamente con el componente de crecimiento y que los mayores retos para estudios futuros cuyo objetivo sea cuantificar y comparar las diferencias en las capacidades competitivas de las plantas son el controlar y minimizar otras causas por las que la supresión del crecimiento experimentado por los competidores varíe, e incluir una cuantificación de la supervivencia y la fecundidad. Para ello, será necesario definir la manera de integrar estos componentes.

Un método propuesto por Begon et al. (1996) permite cuantificar de manera integrada los efectos de la competencia intraespecífica, mediante el uso de la variable k que se definen como $k = \log(\text{densidad inicial} / \text{densidad final})$.

4. Objetivos

4.1. Objetivo General

Contribuir al entendimiento del papel de la competencia intra e interespecífica en la dinámica poblacional de algunas plantas anuales de la región de Tehuacán-Cuicatlán y documentar la influencia que ejerce en la estructuración de las comunidades de zonas áridas.

4.2. Objetivos Particulares

- Analizar la influencia de la densidad poblacional en la producción de biomasa de dos especies de plantas anuales (*Flaveria ramossissima* Klatt. y *Atriplex pueblensis* Standl.)
- Determinar cómo influyen los patrones de distribución espacial en la supervivencia y en el crecimiento de *Flaveria ramossissima* y *Atriplex pueblensis* cuando crecen en monocultivo y cuando crecen juntas.
- Determinar si la densidad y los patrones de distribución espacial modifican la intensidad de la competencia intra e interespecífica.
- Identificar los índices de competencia intra e interespecífica para ambas especies cuando crecen en monocultivo y cuando crecen juntas.

5. Hipótesis

- ✓ Habrá una reducción en la supervivencia, en el crecimiento y/o en la producción de biomasa conforme incremente la densidad en ambas especies.
- ✓ Habrá una reducción en la supervivencia, en el crecimiento y/o en la producción de biomasa cuando la distribución sea agregada en comparación con una distribución al azar.
- ✓ La competencia interespecífica es más intensa que la intraespecífica y esto se reflejará en la producción de biomasa en las dos especies.
- ✓ Las plántulas de ambas especies sobrevivirán más y crecerán mejor cuando estén en monocultivo.

6. Métodos

6.1. Descripción del área de estudio

El área de estudio se ubica dentro del Valle de Zapotitlán, una cuenca local del Alto Papaloapan que conforma el límite suroeste del Valle de Tehuacán en el estado de Puebla. Esta zona ($18^{\circ} 11' - 18^{\circ} 25' N$; $97^{\circ} 39' - 97^{\circ} 22' O$) forma parte de la región semiárida poblano-oaxaqueña (Vite et al., 1992) y está situada en la sombra de lluvia de la Sierra Madre Oriental. Sus colindancias son: al Norte con Tehuacán, al Sur con Caltepec, al Oriente con San Gabriel Chilac, San José Hiahuatlán y Altepexi y al Poniente con Atexcal y el Estado de Oaxaca. Tiene una superficie de 484.77 kilómetros cuadrados, que lo ubican en el octavo lugar con respecto a los demás municipios del estado, muestra un relieve montañoso que forma un arco que recorre en norte-este y sur declinando hacia el centro-este donde el municipio alcanza su menor altura con declives no abruptos, se encuentran incluso, áreas planas al occidente; destacan algunos cerros como el Conucos, Pajarito y el Calvario.

La precipitación promedio anual es de 380 mm y la temperatura media anual de $21^{\circ} C$, el clima es semiseco del tipo $BS_{ohw}^{(w)(e)(g)}$ (García, 1973). Los suelos son rocosos y poco profundos, derivados primordialmente de rocas sedimentarias y metamórficas. La vegetación corresponde a un matorral xerófilo (Rzedowski, 1978) y su flora tiene afinidades neo-tropicales. Esta zona forma parte de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, declarada como tal en septiembre de 1998. Existen

más de 3000 especies de plantas superiores en esta área, de las cuales se estima que el 30% son endémicas (Villaseñor et al., 1990; Dávila et al., 1993). La vegetación perenne de la región de Tehuacán-Cuicatlán se comparte con la de la selva baja espinosa caducifolia y la del matorral crasicaule.

El Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, se encuentra a 24 km de la ciudad de Tehuacán por la carretera núm.125 rumbo a Huajuapán de León. Al hacer un recorrido en auto podemos apreciar que en el kilómetro 8 aparecen las primeras cactáceas columnares representadas por *Mitrocereus fulviceps*, también crecen en esta zona *Beaucarnea gracilis*, *Yucca periculosa*, *Dasyliirium lucidum*, *Agave stricta*, *Flaveria sepanda*, *Jatropha tuberosa*, *Terabinus arida*, *Euphorbia roceana*, *Pedilanthus cymbifera*, *Turnefortia actiflora*, *Hechtia podanta*, *Ipomea sp.*, *Andropogon sp.*, *Sedum sp.* y *Portulaca sp.* Las cactáceas se encuentran representadas por *Echinocactus grandis*, *Ferocactus recurvus*, *F. flavovirens*, *Opuntia tunicata*, *Coryphantha sp.*, *Mammillaria conspicua* y *M. carnea*. En el kilómetro 12 *Cephalocereus hoppenstedtii* crece en abundancia y junto con *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus*, forman bosques que cubren varios kilómetros. En el kilómetro 20 el cacto columnar predominante es *Neobuxbaumia tetetzo*, que se extiende hasta más al sur de Zapotitlán (Valiente-Banuet et al., 1991); además en esta zona es abundante *Agave macroacantha*. Del kilómetro 28 al 33 se puede observar: *Neobuxbaumia mezcalaensis*, ejemplares aislados de

N. macrocephala y *Pilosocereus chrysacanthus*. En los lomeríos poco elevados antes de llegar al río Zapotitlán se encuentran, *Wilcoxia viperina*, *Mammillaria elegans* var. *Schmollii* y *M. viperina*, además de los cactus globosos ya señalados también hay *Thompsonella minutiflora*, *Opuntia tunicata*, *Cercidium praecox* y ejemplares enormes de *Beaucarnea gracilis* de más de metro y medio de diámetro en la base del tallo (Dávila et al., 2002).

Las principales actividades productivas desarrolladas en la región comprenden la agricultura de temporal, con cultivos principalmente de maíz; se realiza la práctica de creación y manutención de huertos familiares, plantaciones de maguey y nopal, plantaciones de pitayas, ganadería de traspatio y ganadería caprina extensiva. Las actividades comerciales más importantes son tres: la venta de artesanías de mármol y ónix, la explotación de sal gema y el manejo de granjas avícolas (Montoya, R. et al. 2001).

En el valle semiárido de Zapotitlán, se han realizado numerosos estudios ecológicos encaminados a comprender la estructura y dinámica de este ecosistema. Cabe mencionar, que se conoce una gran parte de la flora de esta región y se han desarrollado diversos estudios sobre ecología de poblaciones y comunidades de plantas perennes, sin embargo, el conocimiento sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades de plantas anuales es prácticamente inexistente.

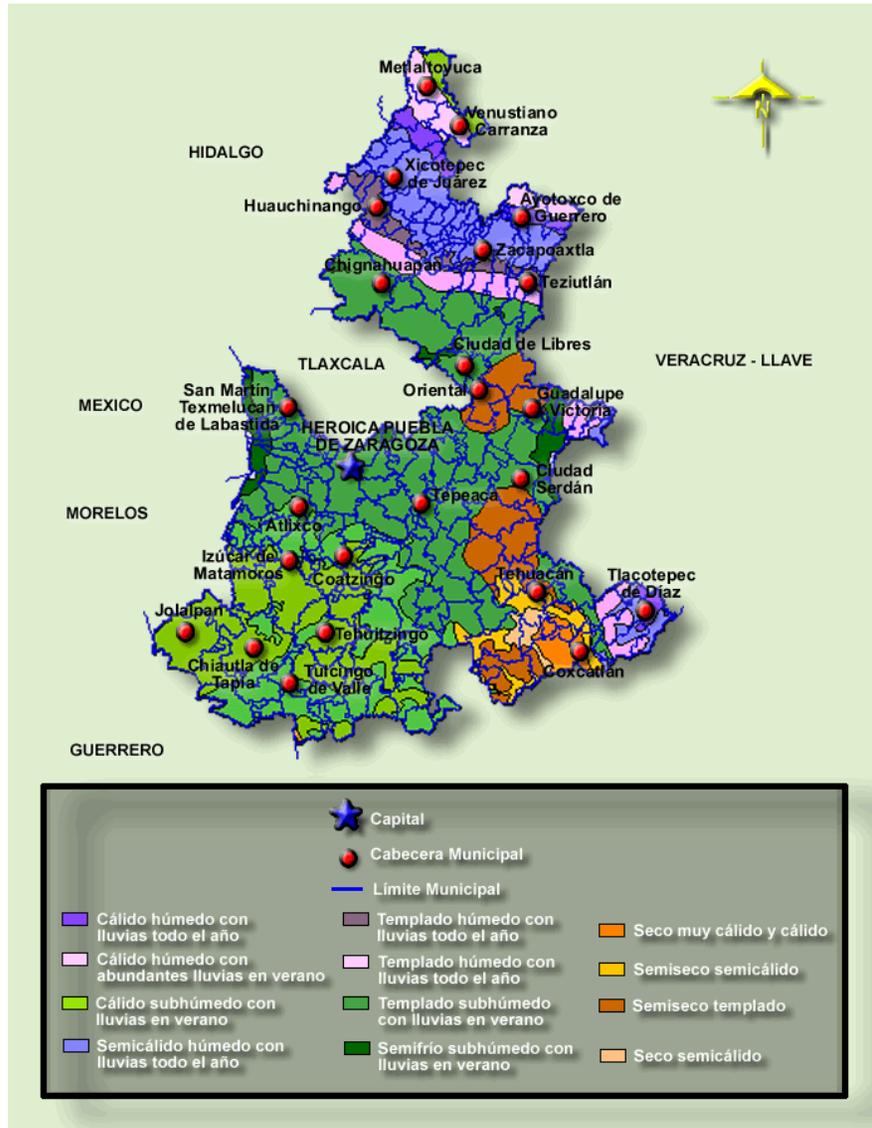


Figura 1. Mapa de Climas de Puebla. El Valle de Zapotitlán Salinas se ubica dentro de la zona de climas semisecos y secos, cercano al municipio de Tehuacán. Fuente: www.INEGI.gob.mx

6.2. Elección de las Especies

- Se colectaron durante el mes de noviembre de 2003 ejemplares y semillas de las especies presentes de plantas anuales en 4 localidades del Valle de Zapotitlán (Santa Ana Teloxtoc, San Juan Raya, Ranchería San Martín y Rivera del río Zapotitlán, cerca del jardín botánico) cubriendo un área de 2 500 m².
- Las semillas se colectaron en bolsas de papel y directamente de las plantas adultas.
- En el laboratorio se realizaron pruebas de germinación en cajas de Petri con agar al 1% en una temperatura de 25°C y un fotoperiodo de 12/12hrs para cuantificar el porcentaje de germinación de las especies disponibles, con el objeto de elegir a las especies que tuvieran altos porcentajes de germinación y que su disponibilidad no fuera una limitante para este estudio.
- Se eligieron dos especies que coexisten y son abundantes en la zona, y que presentaron los más altos porcentajes de germinación y se tenían suficientes semillas para trabajar: *Flaveria ramossissima* y *Atriplex pueblensis*.

6.3. Las Especies Elegidas

6.3.1 *Flaveria ramosissima* Klatt.

Flaveria ramosissima pertenece a la Familia Asteraceae, es una planta anual con tallos ramificados y hojas opuestas y decusadas, las plantas son generalmente pequeñas (20 - 40 cm de altura) y pueden florear y producir semillas cuando poseen unas cuantas hojas. (Figura 2-a), el fruto es un aquenio oblongo con 8 a 10 costillas, con tricomas y latex que mantiene estambres y pistilo, con una sola semilla negra ornamentada longitudinalmente (Figura 2-b). Esta especie es abundante en hábitats muy pobres, es decir en lugares donde los recursos son escasos, sus poblaciones generalmente están muy dispersas y crece en sitios perturbados, es la especie (del género *Flaveria*) más ruderal que puede encontrarse de las que crecen en el centro y sur de México (Figura 2c). Se encontraron poblaciones en el valle de Tehuacán-Cuicatlán creciendo en suelos muy rocosos, en campos abandonados y en las orillas de los campos de caña de azúcar (Powell, 1978; Sudderth, 2007).

El género *Flaveria* incluye a plantas que varían de arbustos erectos extensos a anuales robustas o delicadas, posee tallos ramificados y hojas opuestas y decusadas en 11 especies.

Algunas plantas alcanzan los 4 m. de altura (particularmente *F. pringlei*) mientras que los individuos más pequeños son de aproximadamente 6 cm, pueden vivir entre poblaciones de diferentes anuales del desierto. Muchas de las especies son bastante resistentes con tamaños entre 0.5 y 2.3 m. Las plantas son típicamente glabras o microscópicamente pubescentes excepto en *F. pubescens* cuyos tallos y hojas están cubiertos por pelos macroscópicos bastante densos. Es notable que en algunas especies de las Flaverinas, las flores en capítulo se han reducido y secundariamente han agregado cabezas de sinflorescencias. El número de discos florales por cabeza están en rangos de 1 a 15. Con o sin una lígula en rayos florales.

Muchas de las especies difieren en pocas características morfológicas. Al delimitar los taxa, es más fiable utilizar sus diferencias en distribución, hábitat, follaje, capítulos y presencia o ausencia de rayos florales (Powel, 1978, Rzedowski, 1978).

Evidencia filogenética combinada con datos biogeográficos sugieren que el género *Flaveria* surgió en el centro y sur de México y se diversificó conforme las especies fueron migrando de su lugar de origen (McKown et al., 2005). El género incluye 23 especies, de las cuales 4 especies son anuales y están ampliamente distribuidas, las plantas de *Flaveria* por lo general no se encuentran en áreas lejanas de las carreteras (Sudderth, 2007).

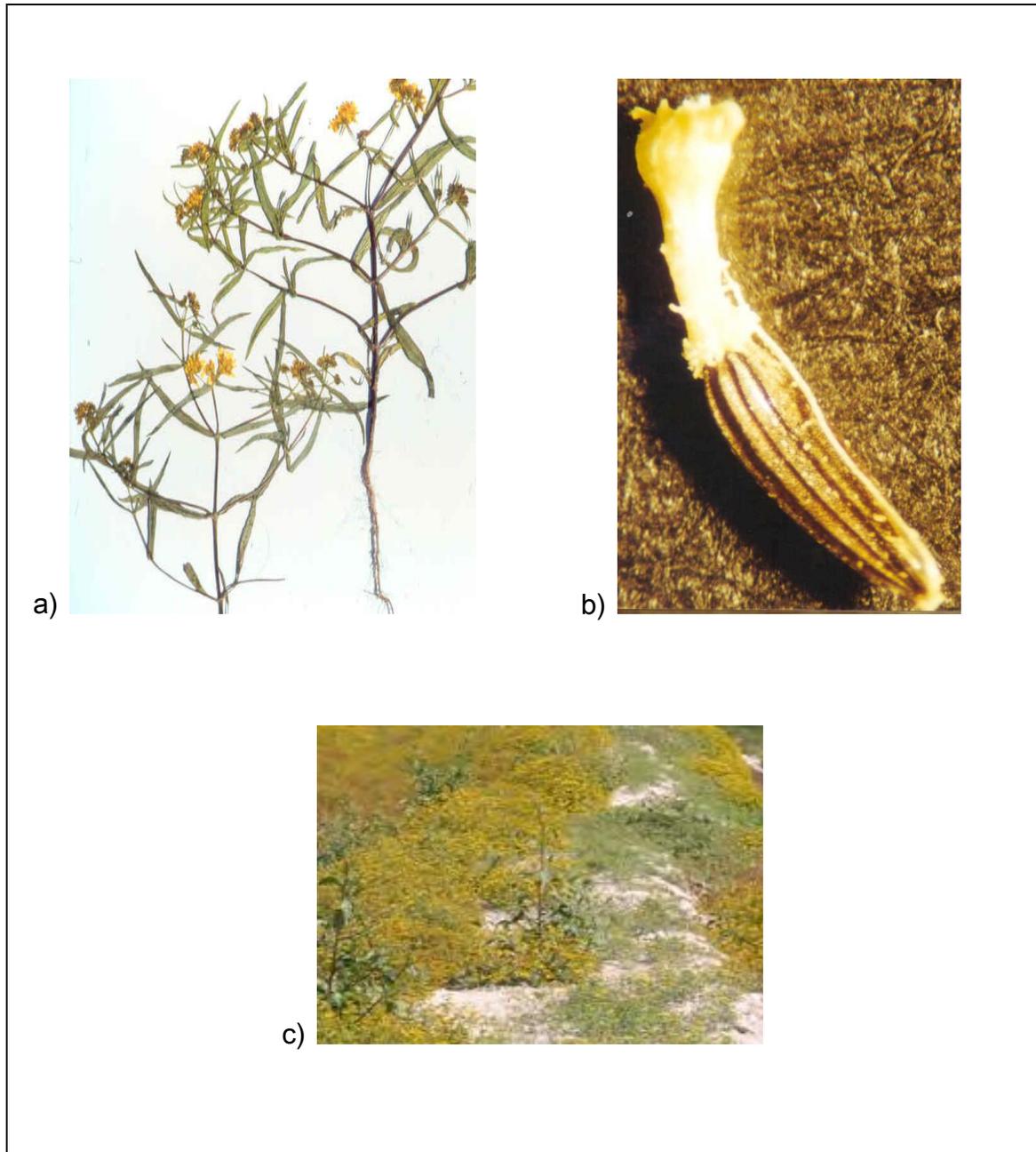


Figura 2. *Flaveria ramosissima* a) Ejemplar de herbario, puede observarse su morfología. b) Aquenio con estambres y pistilo (observado a 4 X en un microscopio estereoscópico). c) Aspecto de una población ubicada cerca de una carretera en Zapotitlán Salinas, Puebla.

6.3.2. *Atriplex pueblensis* Standl.

Atriplex pueblensis es una hierba anual, monoica o dioica, con tallos blanquecinos o grisáceos, hojas triangulares y dentadas opuestas o alternas, con pelos vesiculosos, sin estípula y pequeñas (Figura 3a). Las flores son solitarias, hermafroditas o unisexuales y se producen en glomérulos axilares o terminales, conformando espigas o panículas (Figura 3b). El fruto es un utrículo envuelto por las brácteas (Figura 3c). Las semillas son pequeñas, sin ornamentación y de color rojizo (Sánchez, 1979; Rzedowski y Rzedowski, 1985, Flores 2003).

Son plantas pertenecientes a la Familia Chenopodiaceae, sección Obione. El género *Atriplex* se diferencia por las hojas, que son planas y farinosas y por sus flores unisexuales. La mayoría de las flores femeninas carecen de envoltura externa, pero tienen bracteolas libres o soldadas sólo en la parte inferior, que crecen y envuelven al fruto, el ovario de las flores femeninas es súpero. Cuenta con 100-200 especies, muy variables en su morfología e historia de vida y ampliamente distribuidas; pueden ser arbustivas o herbáceas, perennes o anuales. Son plantas tolerantes a suelos salinos, por lo que son usadas en la repoblación de terrenos salinos, como en las zonas costeras y desiertos, e incluso zonas pantanosas. Muchas especies son comestibles, siendo la más usual *A. hortensis*; también son utilizadas para alimentar larvas de insectos del orden lepidóptera. También es usada como planta ornamental en jardines.

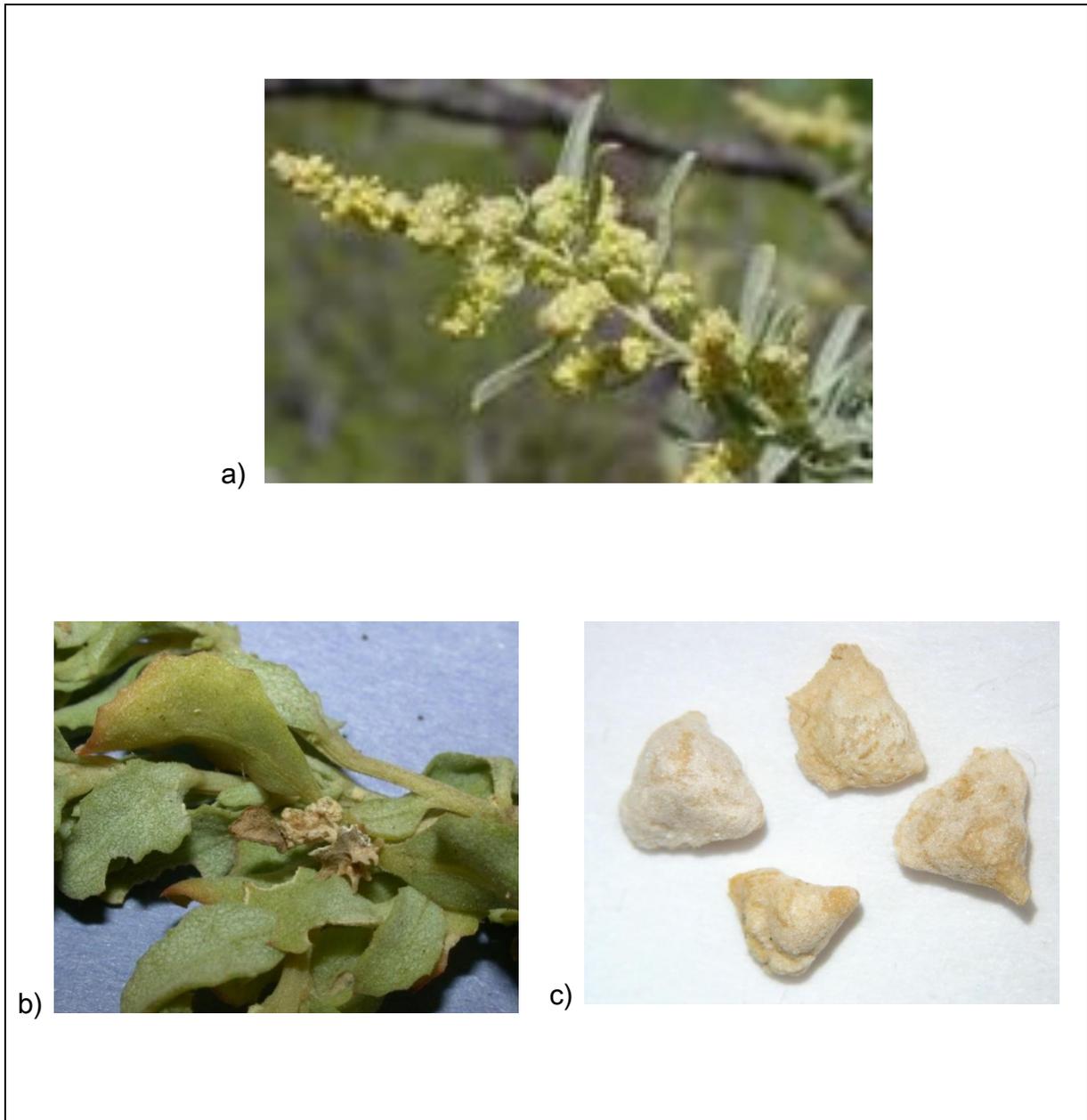


Figura 3. *Atriplex pueblensis* a) Porción axilar de la planta; se observan las inflorescencias y la disposición de las hojas. b) Hojas e inflorescencias c) Frutos con una semilla rojiza dentro (observado en microscopio estereoscópico a 4 X).

6.4. *Diseño experimental*

Para la realización de este trabajo se llevó a cabo un experimento en condiciones controladas, en el que el objetivo crucial fue la comparación de la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de las dos especies elegidas, influenciado por los factores densidad y patrón de distribución espacial, cuando se sembraron cada especie por separado y en coexistencia. Este enfoque tiene la ventaja de que las variables de crecimiento medidas son relativamente fáciles de comparar entre especies y entre tratamientos, pero tienen dos desventajas importantes: la primera es que los individuos crecieron en ambientes que son diferentes de los que ocupan naturalmente; la segunda es la simplicidad del ambiente, que también difiere mucho de sus condiciones naturales. A pesar de ello y de acuerdo con Begon et al. (1996), estos experimentos pueden proveer información útil sobre los efectos de la competencia en la naturaleza.

El experimento fue factorial y completamente al azar; los factores experimentales fueron los siguientes:

- **Distribución** (azar y agregada)
- **Densidad** (alta y baja)
- **Composición de especies** (*Flaveria ramossissima* en monocultivo, *Atriplex pueblensis* en monocultivo y dicultivo)

La combinación de factores dio como resultado 12 tratamientos (Tabla 1) y se hicieron tres repeticiones para cada uno. Para evaluar el crecimiento de las plantas se utilizó un muestreo no destructivo, es decir, se midió cada planta varias veces en un periodo de tiempo determinado.

Especie	Distribución	Densidad	Tratamiento
<i>Flaveria ramossissima</i>	Agregada	Alta	1
		Baja	2
	Al azar	Alta	3
		Baja	4
<i>Atriplex pueblensis</i>	Agregada	Alta	5
		Baja	6
	Al azar	Alta	7
		Baja	8
<i>Flaveria ramossissima y Atriplex pueblensis</i>	Agregada	Alta	9
		Baja	10
	Al azar	Alta	11
		Baja	12

Tabla 1. Combinación de factores para la conformación de los 12 tratamientos.

6.5. Obtención del Material Vegetal

- En febrero del 2005 se pusieron a germinar las semillas de las dos especies en cajas de Petri con agar al 1% en una cámara de germinación con una temperatura de 25°C y con un fotoperiodo de 12/12 hrs.
- Una vez que las semillas germinaron y las plántulas tenían por lo menos dos hojas y 1 cm de longitud (seis días después de la germinación) (Figura 4), se trasladaron a los lotes experimentales, cuyas características se detallan a continuación.

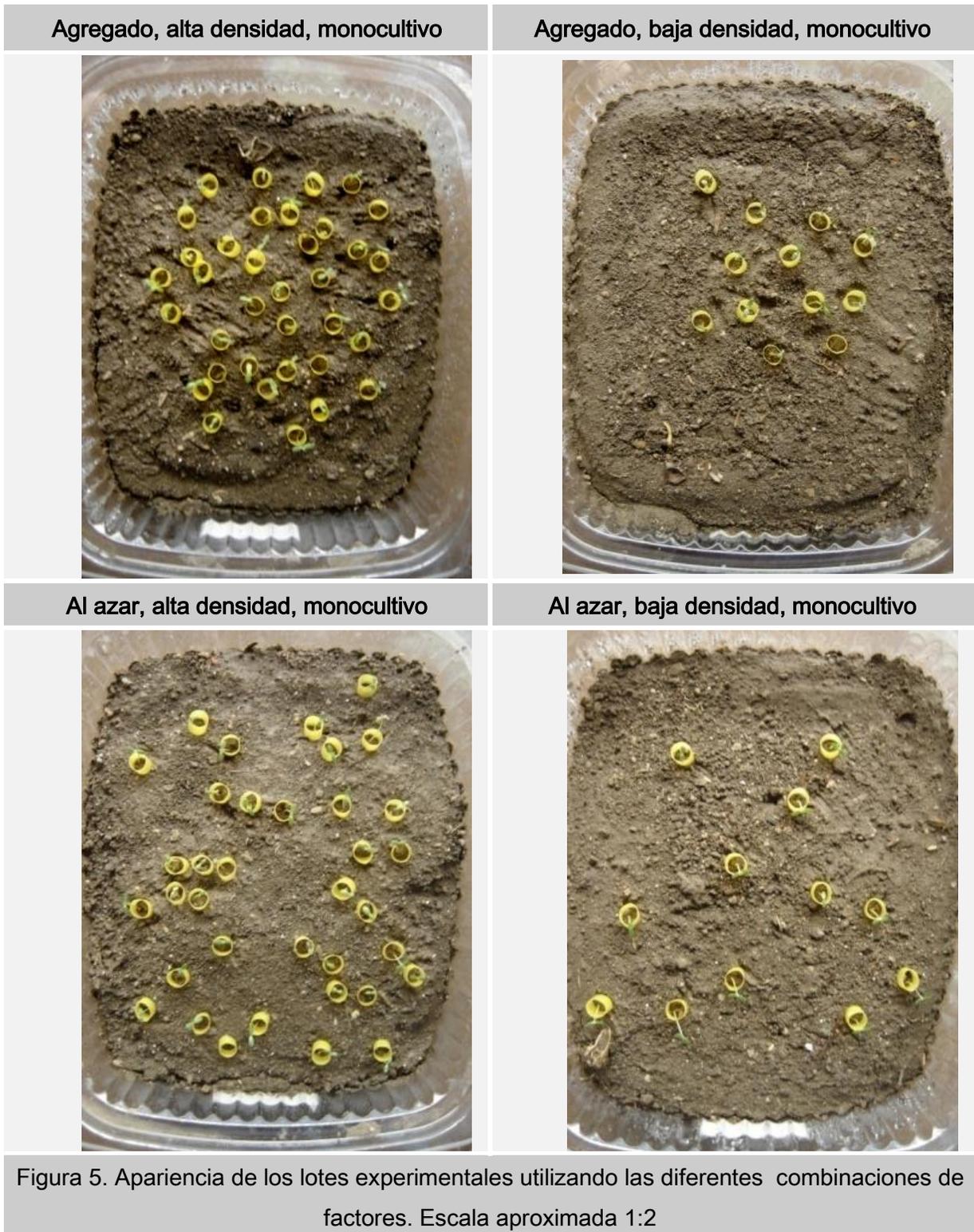


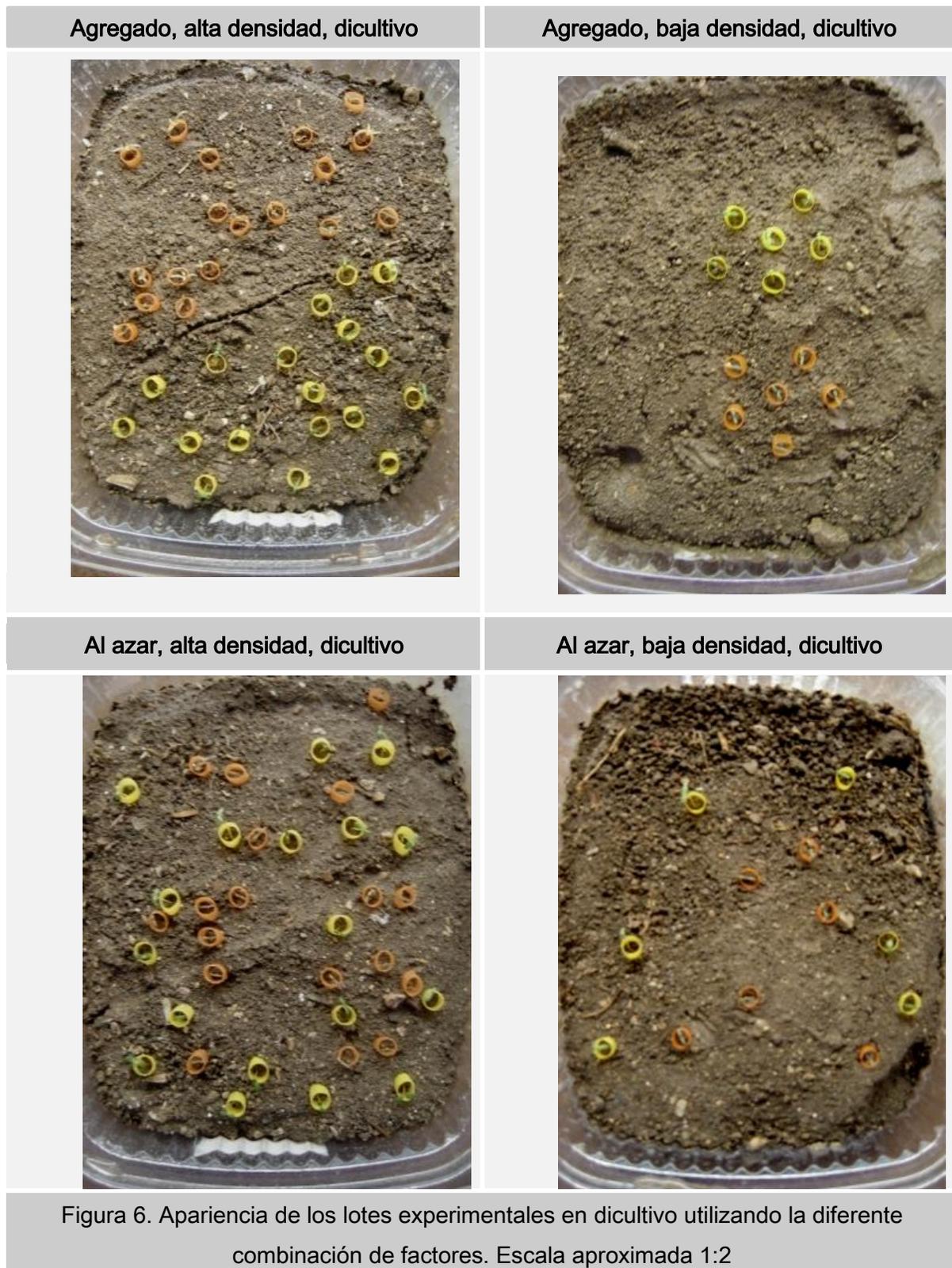
Figura 4. Germinación de semillas en cajas de Petri. A la izquierda, plántulas de *Flaveria ramossissima* y a la derecha, plántulas de *Atriplex pueblensis*.

6.6. Montaje de los Lotes Experimentales

- Los lotes experimentales se montaron en charolas de plástico transparente de 17 cm de largo por 13 cm de ancho y 7 cm de profundidad (Figuras 5 y 6).
- Una vez que se trasplantaron las plántulas a las charolas, éstas se colocaron dentro de una habitación amplia y ventilada, sobre un anaquel que se iluminó con lámparas de luz blanca protegidas; para evitar que el calor producido por las mismas quemara las hojas de las plántulas.
- Como sustrato se usó suelo del Valle de Zapotitlán sin esterilizar, el suficiente para cubrir 6 cm de profundidad en cada charola.
- Se mantuvo constante el fotoperiodo (12/12 hrs) y la humedad.
- Las charolas se regaron cada tercer día, utilizando 100 ml de agua corriente para cada una. Éstas se mantuvieron tapadas con sus tapas correspondientes.
- Las fluctuaciones de la temperatura (mínimas y máximas) se registraron diariamente con un termómetro ambiental y con un HOBO.
- Se utilizaron anillos de popotes de colores para señalar a las plántulas y poder ubicarlas a lo largo del experimento: amarillo para *Flaveria ramossissima* y naranja para *Atriplex pueblensis*.

- Los niveles del factor densidad fueron 12 plántulas en los tratamientos de baja densidad y 36 en los de alta (Figura 5 y 6).
- Las plántulas sembradas se distribuyeron en un rectángulo de 13 x 9 cm para minimizar el efecto de borde (Figura 5 y 6).
- La distribución agregada en monocultivo, tanto para alta como para baja densidad, se obtuvo colocando a las plántulas a una distancia de por lo menos 0.5 cm entre ellas (Figura 5).
- Usando como referencia un plano cartesiano en el área disponible para sembrar (de - 4 a + 4 cm en el eje de las x , y de - 7 a + 7 en el eje de las y), se obtuvieron aleatoriamente las coordenadas donde se sembrarían las plántulas, para los tratamientos con una distribución al azar (Figura 5).
- En dicultivo, la distribución en el espacio de las plántulas se realizó de la siguiente manera: para establecer el patrón agregado, se dividieron las charolas en dos segmentos y se colocaron de un lado a las plántulas de *Flaveria ramosissima* y del otro a las de *Atriplex pueblensis*, así se aseguró que tuvieran más vecinos de su misma especie que de la otra y, para la distribución al azar, se acomodaron las plántulas mezcladas aleatoriamente, respetando con ello el fundamento de este tipo de distribución, es decir, que la probabilidad de una planta de tener un vecino de su misma especie o de la otra es la misma (Figura 6).





6.7. Obtención de los Datos de Crecimiento y Supervivencia

- Se siguió el crecimiento y la supervivencia de las plántulas sembradas durante dos meses.
- De cada plántula, se midió la longitud con un vernier, la supervivencia y el número de hojas cada 15 días, con el fin de obtener las dinámicas de supervivencia y crecimiento.
- Al finalizar el experimento se cosecharon los individuos sobrevivientes en sobres de papel estraza (Figura 7) y se secaron durante 48 hrs. a una temperatura de 80 °C.
- Se cuantificó el peso seco final de cada plántula usando una balanza analítica, separando cada plántula en dos partes: aérea (tallos y hojas) y subterránea (raíces), para medir la biomasa seca.



Figura 7. Plántulas experimentales tras la cosecha; a la izquierda, una plántula de *Flaveria ramosissima* y a la derecha una de *Atriplex pueblensis*. (Tamaño real).

6.8. Análisis Estadístico

Para llevar a cabo el análisis estadístico no fue necesario aplicar ninguna transformación a las variables obtenidas, ya que los datos poseen una distribución normal. Se usaron solamente los datos de las plántulas sobrevivientes al final del experimento.

- Se realizaron pruebas de t-student pareadas para comparar los índices de supervivencia entre los diferentes tratamientos.
- Para identificar la influencia de la densidad y de los patrones de distribución, se compararon con ANOVAS factoriales las medias de crecimiento, las producciones de biomasa aérea, subterránea y total.
- Para cuantificar la competencia intraespecífica, se calcularon los valores k propuestos por Begon et al., (1996): $k = \log(\text{densidad inicial}/\text{densidad final})$, para cada tratamiento.
- Se utilizó el paquete estadístico SPSS (Statistical Package of Social Sciences), versión 10 para PC.

Los datos registrados con el HOBO, exhiben que la temperatura mínima promedio fue de 23°C y la temperatura máxima promedio fue de 36°C.

7. Resultados

Se sembraron en total 864 plántulas en los diferentes tratamientos con sus tres repeticiones, de éstas, sobrevivieron 284 plántulas, es decir, el 33%.

Se realizó la estadística descriptiva de las variables supervivencia (%), número de hojas al final del experimento, longitud promedio de las plántulas (cm), biomasa promedio total, biomasa promedio aérea y biomasa promedio subterránea (g) (Tablas 2, 3, 5 y 6). Además, con el objetivo de observar la dinámica de la supervivencia, se graficaron los porcentajes de supervivencia registrados a lo largo del experimento para cada una de las especies bajo los diferentes tratamientos, tanto en monocultivo como en dicultivo (Figuras 8-11).

7.1. Supervivencia

En las Tablas 2 y 3 se muestran los resultados para los tratamientos de monocultivo y dicultivo respectivamente. Tal y como se había previsto, a altas densidades la mortandad fue mayor comparada con los tratamientos a densidades bajas. Además, contrario a lo que se esperaba, tanto *F. ramossisima* como *A. pueblensis* tuvieron una mayor mortandad cuando crecieron en monocultivo comparada con los tratamientos de dicultivo, siendo *A. pueblensis* la más afectada, ya que presentó en todos los casos índices de supervivencia por debajo del 20% (Figuras 8 y 9).

Tabla 2. Promedios de supervivencia, tamaño y número de hojas de los tratamientos en monocultivo. Entre paréntesis se reporta la desviación estándar

Trat.	Variables	Supervivencia			Longitud promedio (cm)			Hojas al Final		
		Día 30	Día 45	Día 60	Día 30	Día 45	Día 60	Min.	Prom.	Máx.
<i>Flaveria ramosissima</i>										
1	Agregada alta densidad	63 %	32 %	4 %	1.7 (±0.42)	2.1 (±0.50)	2.6 (±0.60)	4	5	6
	Agregada baja densidad	72 %	72 %	44 %	1.9 (±0.45)	2.1 (±0.47)	2.5 (±0.53)	4	5	6
3	Al azar y alta densidad	73 %	39 %	23 %	1.7 (±0.39)	2.2 (±0.47)	2.5 (±0.48)	4	6	8
4	Al azar y baja densidad	100 %	78 %	36 %	1.8 (±0.32)	2.3 (±0.37)	2.5 (±0.32)	4	5	6
<i>Atriplex pueblensis</i>										
5	Agregada alta densidad	67 %	36 %	3 %	1.1 (±0.12)	1.3 (±0.23)	1.5 (±0.15)	6	7	8
6	Agregada baja densidad	53 %	31 %	8 %	1.1 (±0.17)	1.5 (±0.40)	1.6 (±0.32)	6	7	10
7	Al azar y alta densidad	80 %	62 %	8 %	1.2 (±0.15)	1.6 (±0.31)	1.8 (±0.29)	6	8	10
8	Al azar y baja densidad	69 %	56 %	19 %	1.1 (±0.15)	1.7 (±0.39)	1.8 (±0.56)	6	8	12

Tabla 3. Promedios de supervivencia, tamaño y número de hojas de los tratamientos en dicultivo (la especie Fr es *Flaveria ramosissima* y la Ap es *Atriplex pueblensis*). Entre paréntesis se reporta la desviación estándar.

S	variables	Supervivencia			Longitud promedio (cm)			Hojas al Final			
		Día 30	Día 45	Día 60	Día 30	Día 45	Día 60	Mín.	Prom.	Max.	
9	Fr	Agregada	76 %	65 %	59 %	1.4 (±0.25)	1.9 (±0.31)	2.2 (±0.38)	4	6	8
	Ap	alta densidad	74 %	61 %	54 %	1.06 (±0.09)	1.8 (±0.48)	2.4 (±0.68)	6	8	12
10	Fr	Agregada	72 %	67 %	61 %	1.5 (±0.31)	1.8 (±0.35)	2.1 (±0.42)	4	6	8
	Ap	baja densidad	100 %	100 %	100 %	1.06 (±0.09)	1.6 (±0.30)	3.2 (±0.73)	6	8	9
11	Fr	Al azar y	83 %	69 %	63 %	1.4 (±0.31)	1.8 (±0.29)	2.2 (±0.46)	4	6	8
	Ap	alta densidad	91 %	80 %	63 %	1.2 (±0.16)	2.4 (±0.49)	2.5 (±0.58)	6	7	8
12	Fr	Al azar y	89 %	89 %	83 %	1.7 (±0.27)	2.2 (±0.57)	2.6 (±0.55)	6	7	8
	Ap	baja densidad	100 %	100 %	100 %	1.3 (±0.23)	2.7 (±0.57)	3.7 (±0.82)	6	9	12

En monocultivo, el mayor índice de supervivencia final para *F. ramosissima* fue del 44% en el tratamiento con una distribución agregada y a baja densidad. Y para *A. pueblensis* fue del 19% en el tratamiento con una distribución al azar y a baja densidad. En dicultivo, ambas especies registraron índices de supervivencia por arriba del 50%. *A. pueblensis* sobrevivió al 100% a densidades bajas independientemente de la distribución y *F. ramosissima* tuvo el mayor índice de supervivencia (83%) en el tratamiento con una distribución al azar y baja densidad.

Esto nos dice que no hay una incidencia uniforme y clara del patrón de distribución espacial en los porcentajes de supervivencia de ambas especies, aunque sí puede observarse que la disminución del índice de supervivencia fue menos drástica en los tratamientos con una distribución al azar.

Es evidente que la mayor mortandad registrada para ambas especies, tanto en monocultivo como en dicultivo, fue con una distribución agregada y a alta densidad, por lo que se consideró que esta combinación de factores fue la más desfavorable para el crecimiento de las plántulas.

En la figura 8 podemos observar claramente el efecto de la densidad en la supervivencia de *F. ramosissima*. Por el contrario, en la figura 9, no se nota esta diferencia, debido a que *A. pueblensis* tuvo altos índices de mortandad en todos los tratamientos.

En las figuras 10 y 11 se presentan los porcentajes de supervivencia en los tratamientos de dicultivo y puede observarse que la supervivencia en tres de los cuatro tratamientos fue similar para *F. ramosissima* (entre 50 y 60%), mientras que para *A. pueblensis* hubo una mayor variación. La supervivencia fue mayor en ambas especies cuando estaban distribuidas al azar. En los tratamientos a bajas densidades, la disminución de la supervivencia fue más lenta, permaneciendo en valores por encima del 80%.

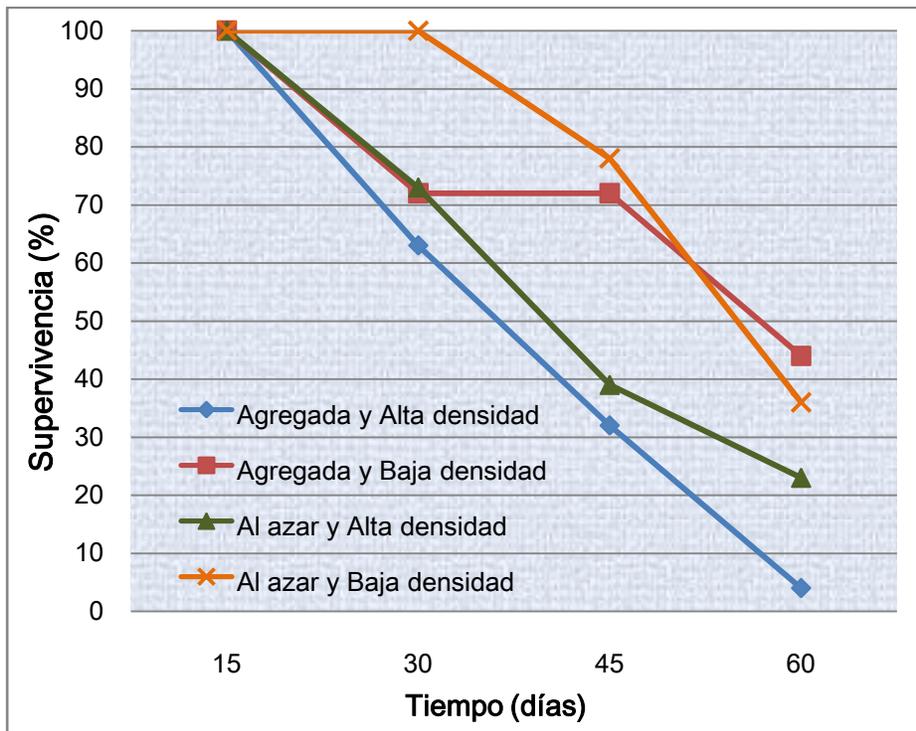


Figura 8. Porcentajes de supervivencia de *F. ramossissima* creciendo en monocultivo.

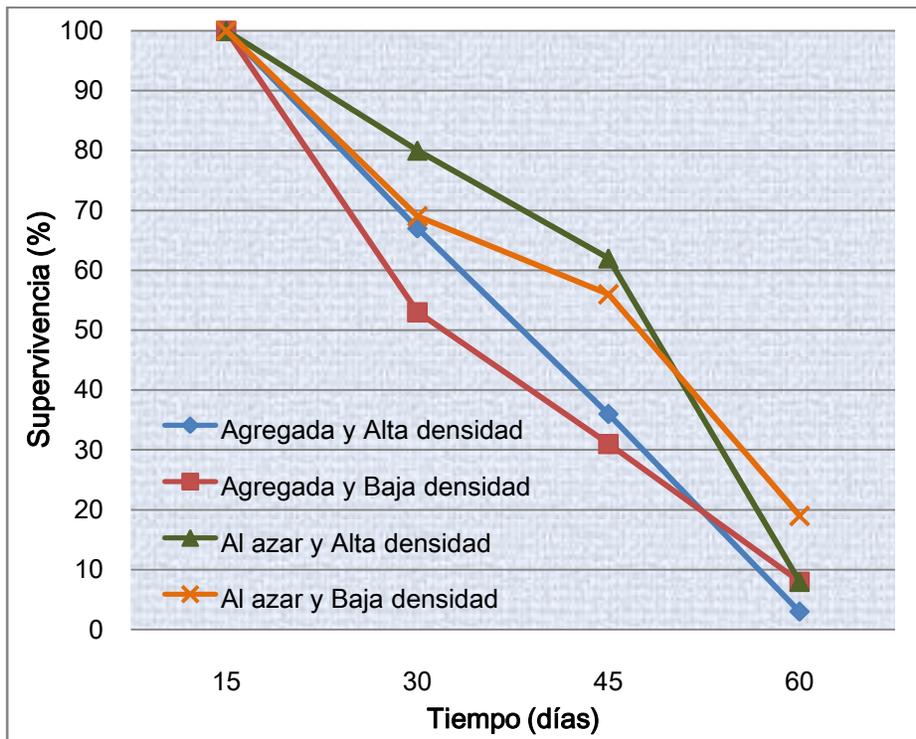


Figura 9. Porcentajes de supervivencia de *A. pueblensis* creciendo en monocultivo

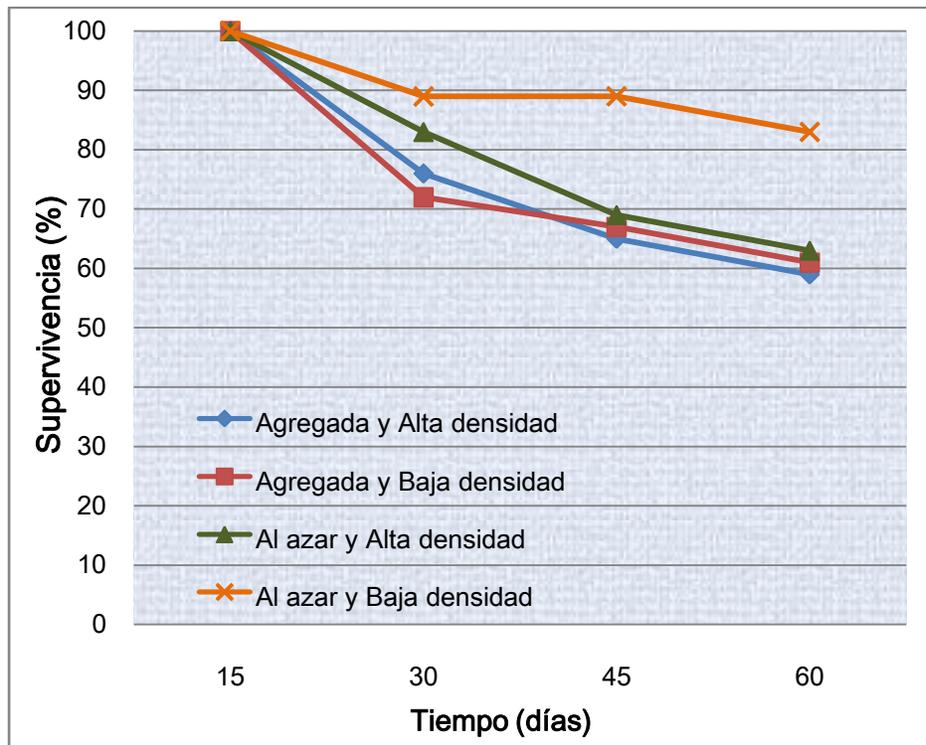


Figura 10. Porcentajes de supervivencia de *F. ramossissima* creciendo en dicultivo.

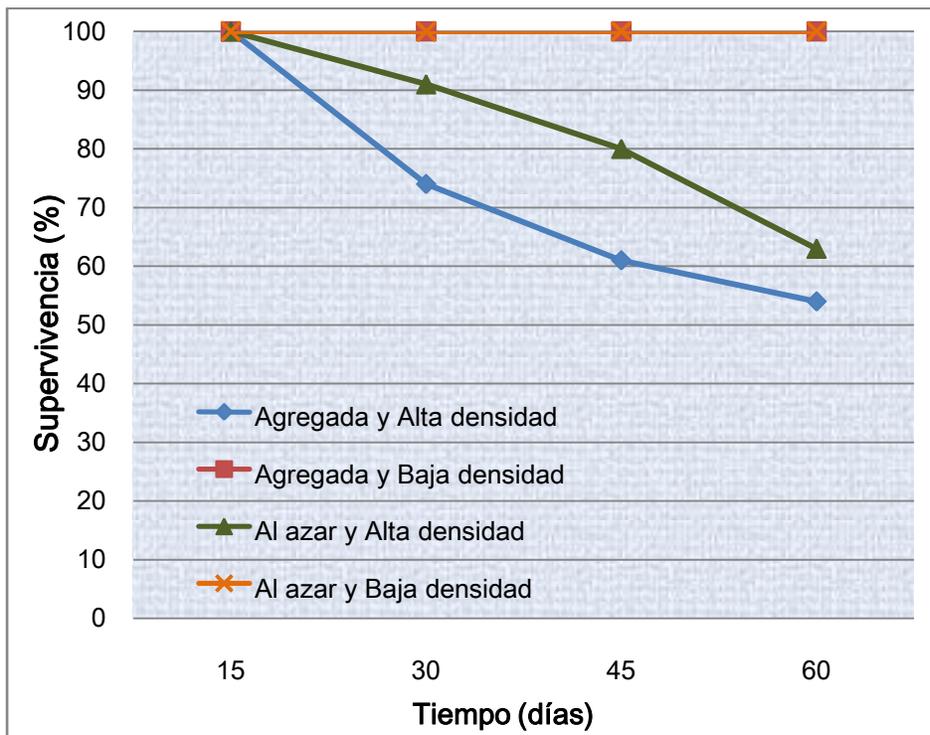


Figura 11. Porcentajes de supervivencia de *A. pueblensis* creciendo en dicultivo

Las pruebas de t-student muestran diferencias significativas para la supervivencia de las plántulas de ambas especies cuando se comparan los tratamientos en monocultivo y en dicultivo bajo la misma combinación de factores en diez de los doce tratamientos ($p < 0.05$) (Tabla 4).

Los tratamientos en los que no se observan diferencias significativas es cuando se compara la supervivencia de las plántulas de *Flaveria ramossissima* en monocultivo y dicultivo cuando están bajo la combinación de factores con una distribución agregada y en baja densidad así como al azar y alta densidad (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados de las comparaciones de los índices de supervivencia en los tratamientos de monocultivo contra los de dicultivo bajo la misma combinación de factores. Se muestran los valores de significancia (valores de p) resultantes de las pruebas de t-student.

NS=no significativo; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.000$**

	<i>F. ramossissima</i>		<i>A. pueblensis</i>	
Agregada y Alta densidad	0.005	**	0.002	**
Agregada y Baja densidad	0.439	NS	0.000	***
Al azar y Alta densidad	0.086	NS	0.049	*
Al azar y Baja densidad	0.018	**	0.014	*

7.2. Crecimiento

El crecimiento se calculó como longitud final – longitud inicial, partiendo de la base de que la longitud inicial era 1 cm, ya que era el tamaño que tenían las plántulas al momento del trasplante a los lotes experimentales (tabla 5).

Tabla 5. Crecimiento Promedio de las plántulas de ambas especies en los diferentes tratamientos.		
Tratamiento	Crecimiento Promedio en (cm)	
	Monocultivo	Dicultivo
<i>Flaveria ramosissima</i>		
Agregada y alta densidad	1.3 (± 0.5)	1.2 (± 0.4)
Agregada y baja densidad	1.4 (± 0.5)	1.1 (± 0.4)
Al azar y alta densidad	1.5 (± 0.5)	1.2 (± 0.5)
Al azar y baja densidad	1.5 (± 0.3)	1.6 (± 0.6)
<i>Atriplex pueblensis</i>		
Agregada y alta densidad	0.4 (± 0.1)	1.4 (± 0.6)
Agregada y baja densidad	0.6 (± 0.3)	2.2 (± 0.7)
Al azar y alta densidad	0.8 (± 0.3)	1.5 (± 0.6)
Al azar y baja densidad	0.8 (± 0.6)	2.7 (± 0.8)

En los tratamientos de monocultivo fueron las plántulas de *F. ramosissima* las que crecieron más (Figura 12) y en dicultivo, las plántulas que alcanzaron longitudes mayores fueron las de *A. pueblensis* (Figura 13); también fue notable que ambas especies crecieron más en los tratamientos en dicultivo; no obstante, tras realizar pruebas de t-Student para comparar las medias de crecimiento entre los tratamientos, no todas estas diferencias resultaron significativas ($P < 0.05$) (Tabla 6).

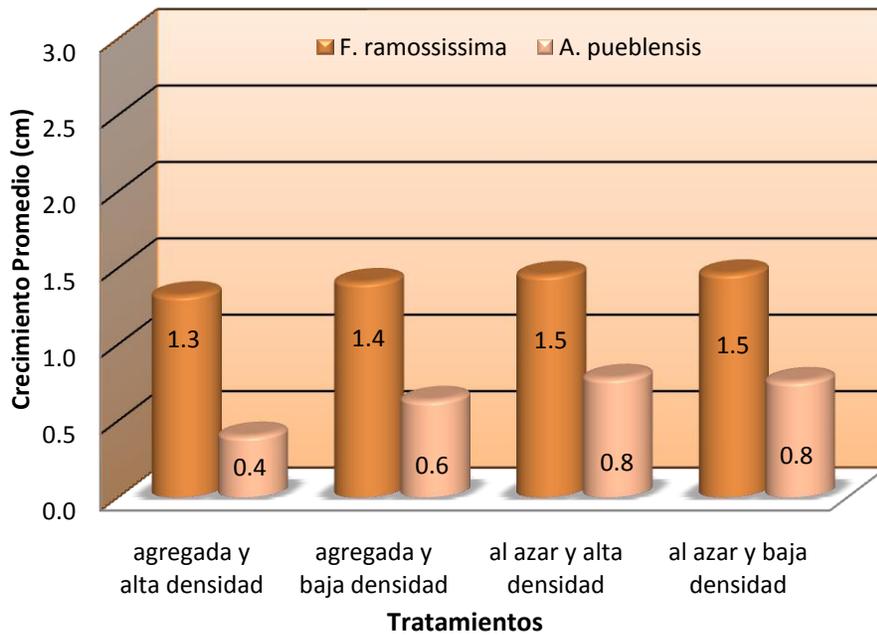


Figura 12. Crecimiento promedio de los tratamientos en monocultivo. Los datos para cada especie se muestran en series diferentes.

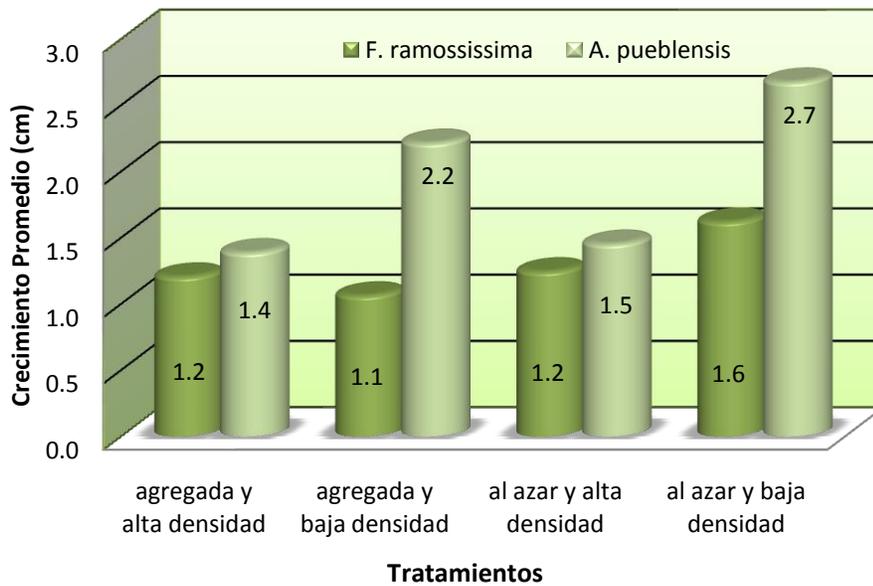


Figura 13. Crecimiento promedio de los tratamientos en dicultivo. Los datos para cada especie se muestran en series diferentes.

No hubo diferencias significativas en el crecimiento para ninguna de las especies en los tratamientos de monocultivo, así, se puede decir que ninguno de los factores influyeron determinadamente en el crecimiento de las plántulas.

Al comparar los datos de crecimiento promedio con pruebas pareadas de t-student tenemos que, en los tratamientos de dicultivo, para *F. ramossissima* el patrón de distribución sí resultó importante, pues en los tratamientos de baja densidad (10 y 12) las plántulas de esta especie crecieron mejor cuando la distribución era al azar y esta diferencia es significativa ($p=0.011$) (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados de las comparaciones del crecimiento entre las plántulas de ambas especies cuando crecieron bajo la misma combinación de factores. Se muestran los valores de significancia (valores de p) resultantes de las pruebas de t-student.

NS=no significativo; * $p<0.05$; ** $p<0.01$; * $p<0.000$**

	Monocultivo		Dicultivo	
Agregada y Alta densidad	0.002	**	0.188	NS
Agregada y Baja densidad	0.026	*	0.000	***
Al azar y Alta densidad	0.000	***	0.112	NS
Al azar y Baja densidad	0.014	*	0.000	***

La influencia de la densidad en los tratamientos de dicultivo fue más clara para *A. pueblensis*, cuyas plántulas crecieron mucho más a bajas que a altas densidades, independientemente de la distribución, resultado que se respalda estadísticamente pues las medias del crecimiento promedio de las plántulas en los tratamientos con una distribución agregada (9 y 10) y al azar (11 y 12) difirieron significativamente en ambos casos ($p=0.008$ y $p=0.000$ respectivamente).

Comparando nuevamente la influencia de la densidad en el crecimiento promedio de las plántulas en los tratamientos con distribución al azar (11 y 12), las diferencias resultaron significativas también para las plántulas de *F. ramossissima* ($p=0.000$), las cuales crecieron mejor en bajas densidades. Esta comparación nos confirma que el patrón de distribución al azar es el que beneficia en mayor medida al crecimiento de las plántulas de esta especie.

Al comparar el crecimiento de ambas especies bajo la misma combinación de factores, las diferencias resultaron significativas en la mayoría de los tratamientos, aunque es conveniente aclarar que esto puede ser solamente resultado del bagaje genético de las mismas; así, se observa que *F. ramossissima* creció significativamente más que *A. pueblensis* en todos los tratamientos en monocultivo ($p<0.005$). Por el contrario, en los tratamientos de dicultivo, las diferencias solamente resultaron significativas en los tratamientos de bajas densidades ($p=0.000$), siendo en este caso, como ya se había mencionado, las plántulas de *A. pueblensis* las que crecieron más (Figura 14).

En el Anexo 1 se encuentran imágenes de los lotes experimentales resaltando la apariencia de las plántulas en la primera y segunda medición.



a)



b)



c)



d)

Figura 14. Longitud de algunas de las plántulas al final del experimento. Las fotos a y b corresponden a los tratamientos en monocultivo, las fotos c y d a los de dicultivo. Se muestran plántulas de *Flaveria ramossissima* (a y c) y de *Atriplex pueblensis* (b y d).

7.3. Biomasa

Al comparar los tratamientos de monocultivo resultó evidente que, de las dos especies la que produjo una mayor biomasa total fue *F. ramossissima* (similar en tres de los 4 tratamientos) (Figura 15). En todos los casos ambas especies produjeron una mayor biomasa aérea que subterránea, por lo que la biomasa aérea determina en mayor medida la producción de biomasa total. Se encontró una cierta homogeneidad en la producción de biomasa subterránea.

Se graficó la biomasa total producida por las plántulas, subdividida en sus dos componentes, la biomasa aérea y subterránea, donde puede observarse cuál es la que determina en mayor medida la cantidad total de biomasa (Figuras 15-18).

Fue notable la diferencia en la producción de biomasa, entre las plántulas de ambas especies cuando crecieron en dicultivo. *F. ramossissima* produjo mayor biomasa que *A. pueblensis*, conservando una mayor producción de biomasa aérea que de biomasa subterránea. Contrario a esto, las plántulas de *A. pueblensis* incrementaron la producción de biomasa subterránea. Ambas especies produjeron una mayor biomasa en el tratamiento a baja densidades y con una distribución al azar.

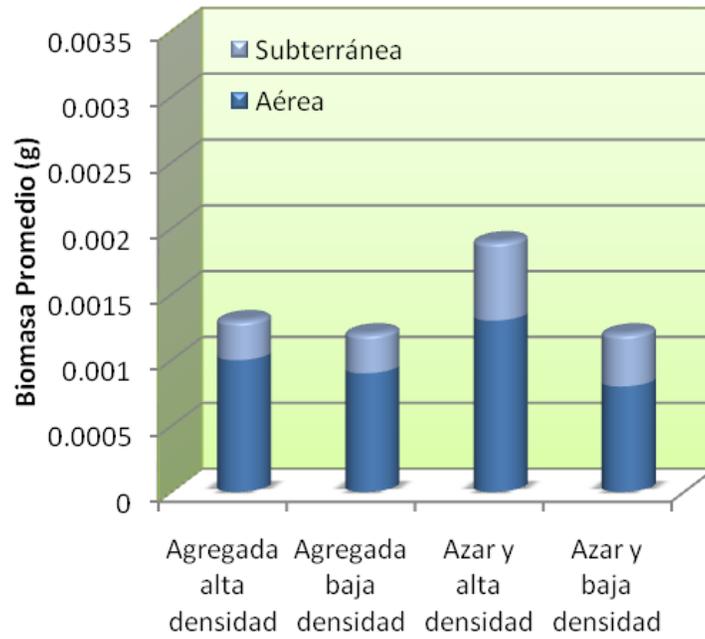


Figura 15. Producción de biomasa por parte de las plántulas de *F. ramossissima* en monocultivo.

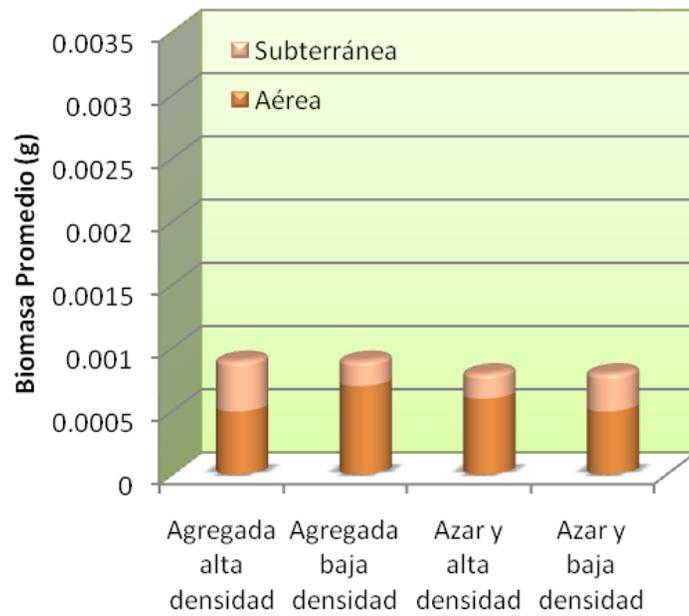


Figura 16. Producción de biomasa por parte de las plántulas de *A. pueblensis* en monocultivo.

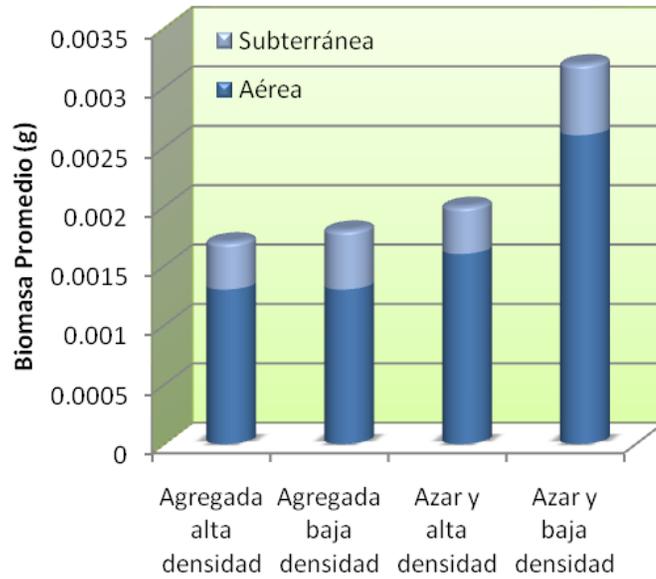


Figura 17. Producción de biomasa por parte de las plántulas de *F. ramosissima* en dicultivo.

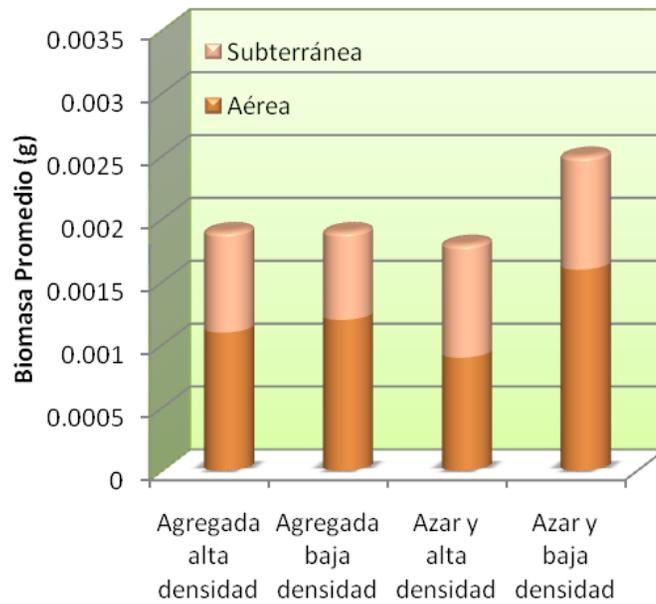


Figura 18. Producción de biomasa por parte de las plántulas de *A. pueblensis* en dicultivo.

El índice R/S (root/shoot por sus siglas en inglés) se obtiene dividiendo la biomasa subterránea (raíz) entre la biomasa aérea (tallos y hojas) y nos dice la relación entre los dos componentes de la biomasa total; en el caso de este experimento, el valor máximo podrá ser 1 pues en ningún tratamiento la producción de biomasa subterránea fue mayor que la biomasa aérea, sin embargo las proporciones si son diferentes. Este índice se interpreta de la siguiente manera: los valores más altos (cerca de 1) demuestran que la biomasa aérea y la subterránea son proporcionales, es decir, que son muy similares; mientras que, los valores pequeños (cerca de 0) indican que la asignación de recursos es diferente y por consiguiente que la producción de biomasa aérea fue mayor que la subterránea.

De manera general puede observarse que tanto en monocultivo como en dicultivo las plántulas de *F. ramossissima* poseen valores más cercanos a cero, que indican que destinan más recursos para producir una mayor biomasa aérea; en contraste, las plántulas de *A. pueblensis*, no muestran una clara tendencia cuando están en monocultivo, sin embargo, el tener valores más cercanos a 1 nos dice que la asignación de recursos es más equitativa (Tabla 7).

Las diferencias entre los índices de las plántulas que crecieron en dicultivo resultaron significativas al compararlas con la prueba de t-Student ($p=0.007$), lo que confirma lo antes dicho, *F. ramossissima* destina mayores recursos a la creación de biomasa aérea mientras que *A. pueblensis* los reparte de una manera más equitativa.

a) Monocultivo

La mayor diferencia en la producción de biomasa de las plántulas de *F. ramossissima*, se encontró entre los tratamientos 1 y 3, es decir, cuando se compararon las dos distribuciones a altas densidades (Tabla 7), Tanto la biomasa aérea como la subterránea y la total difirieron significativamente ($p=0.018$, $p=0.009$ y $p=0.039$ respectivamente), encontrándose una mayor producción de biomasa en la distribución al azar. Además, se encontraron diferencias significativas en la producción de biomasa aérea y total entre los tratamientos 3 y 4, es decir, entre las dos densidades cuando las plántulas poseen una distribución al azar ($p=0.002$ y $p=0.012$ respectivamente); se observó una mayor producción de biomasa a densidades altas (Tabla 7). En contraste, no se encontraron diferencias significativas en la producción de biomasa aérea y total para las plántulas de *A. pueblensis* cuando crecieron en monocultivo. Sin embargo, sí hubo diferencias significativas para la biomasa subterránea entre los tratamientos 7 y 8, es decir, entre la alta y la baja densidad cuando las plántulas se distribuyeron al azar ($p=0.007$), la producción de biomasa subterránea fue mayor a bajas densidades.

Al comparar la producción de biomasa de ambas especies cuando crecieron en los tratamientos 3 y 7, es decir, cuando crecían con una distribución al azar y una alta densidad, encontramos diferencias significativas para la producción de biomasa aérea, subterránea y total, (en todos los casos con una $p=0.000$), siendo

F. ramossissima la especie que produjo una mayor biomasa. Además, se encontraron diferencias significativas entre especies en la producción de biomasa aérea en los tratamientos 2 y 6 en los que las plántulas de ambas especies crecieron a bajas densidades y con distribución agregada ($p=0.026$), así como en los tratamientos 4 y 8 con distribución al azar (con una $p= 0.013$), en ambos casos, fue *F. ramossissima* la que produjo una mayor biomasa aérea (Tabla 7).

Tabla 7. Promedios de producción de biomasa aérea, subterránea y total en los tratamientos de monocultivo. Entre paréntesis se reporta la desviación estándar.

Trat.	Variables	Biomasa (g)			R/S
		Aérea	Subterránea	Total	
<i>Flaveria ramossissima</i>					
1	Agregada alta densidad	0.0010 (±0.0005)	0.0003 (±0.0002)	0.0013 (±0.0006)	0.30
2	Agregada baja densidad	0.0009 (±0.0003)	0.0003 (±0.0002)	0.0012 (±0.0004)	0.33
3	Azar y alta densidad	0.0013 (±0.0006)	0.0006 (±0.0004)	0.0019 (±0.0009)	0.46
4	Azar y baja densidad	0.0008 (±0.0003)	0.0004 (±0.0003)	0.0012 (±0.0005)	0.50
<i>Atriplex pueblensis</i>					
5	Agregada alta densidad	0.0005 (±0.0001)	0.0004 (±0.0001)	0.0009 (±0.0003)	0.80
6	Agregada baja densidad	0.0007 (±0.0001)	0.0002 (±0.0002)	0.0009 (±0.0002)	0.29
7	Azar y alta densidad	0.0006 (±0.0002)	0.0002 (±0.0001)	0.0008 (±0.0002)	0.33
8	Azar y baja densidad	0.0005 (±0.0003)	0.0003 (±0.0001)	0.0008 (±0.0003)	0.60

a) Dicultivo

En el único tratamiento en el que no existen diferencias significativas entre las especies, fue en el de distribución agregada y baja densidad (Tabla 8). En contraste, en los otros tres tratamientos fue clara la tendencia de las plántulas de *F. ramossissima* a producir una mayor biomasa aérea, mientras que las de *A. pueblensis* produjeron una mayor biomasa subterránea, siendo siempre significativas las diferencias ($p=0.001$ para el tratamiento 9, $p=0.000$ para el tratamiento 11 y $p=0.022$ en el tratamiento 12).

Con una distribución agregada, las plántulas de *A. pueblensis* produjeron en promedio mayor biomasa total que las de *F. ramossissima* y, cuando la distribución era al azar, fueron las de *F. ramossissima* las que lo hicieron (Tabla 8).

Para determinar la influencia de la combinación de factores en la producción de biomasa, se utilizaron ANOVA's multifactoriales y se encontraron diferencias significativas en la producción de biomasa entre todos los tratamientos para cada una de las especies ($p<0.001$), lo que evidencia que la combinación de factores utilizados para la realización de este experimento si determinan la producción de biomasa final.

Tabla 8. Promedios de producción de biomasa aérea, subterránea y total en los tratamientos de dicultivo. Entre paréntesis se reporta la desviación estándar.

Trat.	Variables	Especie	Biomasa (g)			R/S
			Aérea	Subterránea	Total	
9	Agregada alta Densidad	<i>Flaveria ramossissima</i>	0.0013 (±0.0006)	0.0004 (±0.0002)	0.0017 (±0.0007)	0.31
		<i>Atriplex pueblensis</i>	0.0011 (±0.0004)	0.0008 (±0.0006)	0.0019 (±0.0008)	0.73
10	Agregada baja Densidad	<i>Flaveria ramossissima</i>	0.0013 (±0.0005)	0.0005 (±0.0004)	0.0018 (±0.0009)	0.38
		<i>Atriplex pueblensis</i>	0.0012 (±0.0002)	0.0007 (±0.0005)	0.0019 (±0.0006)	0.58
11	Azar y alta Densidad	<i>Flaveria ramossissima</i>	0.0016 (±0.0010)	0.0004 (±0.0003)	0.0020 (±0.0011)	0.25
		<i>Atriplex pueblensis</i>	0.0009 (±0.0003)	0.0009 (±0.0005)	0.0018 (±0.0007)	1.00
12	Azar y baja Densidad	<i>Flaveria ramossissima</i>	0.0026 (±0.0014)	0.0006 (±0.0003)	0.0032 (±0.0016)	0.23
		<i>Atriplex pueblensis</i>	0.0016 (±0.0007)	0.0009 (±0.0004)	0.0025 (±0.0009)	0.56

7.4. Competencia

La intensidad de la competencia se infirió a partir de los valores k , que cuando son altos sugieren que la competencia fue de mayor intensidad, mientras que cuando son bajos (ceranos a cero) indican que la competencia no fue tan intensa (Begon et al. 1996).

Cuando *F. ramossissima* creció en monocultivo, los valores de k mostraron que la mayor competencia se dio a altas densidades, factor que, aunado a una distribución agregada la lleva a su máximo (0.8293) (Tabla 9). A bajas densidades la relación se modifica: la intensidad de la competencia intraespecífica es mayor con una distribución al azar (0.4424) (Tabla 9). El índice más bajo de competencia se encontró en la distribución agregada y a baja densidad.

En los tratamientos en los que *A. pueblensis* estuvo en monocultivo se observaron mayores índices de competencia que en *F. ramossissima*, encontrándose el valor más alto (1.7324) (Tabla 9) en el tratamiento con distribución agregada y a altas densidades. Esto es evidencia directa de que existe una fuerte competencia intraespecífica entre las plántulas de esta especie, a diferencia de lo que ocurre con las plántulas de *F. ramossissima*. El tratamiento en el que la competencia intraespecífica fue menor se presentó con la distribución al azar y a bajas densidades, situación lógica si pensamos que en estas condiciones hay un mayor espacio disponible y existe poca interferencia entre las plántulas. Resulta importante

destacar que las plántulas de esta especie mostraron la misma intensidad en la competencia aún cuando la distribución fue agregada y estuvieron a baja densidad; así como con una distribución al azar y alta densidad, al ser el valor de k alto (1.0792), confirma la idea de que la competencia intraespecífica es mayor en esta especie.

Tabla 9. Valores de k que estiman la intensidad de la competencia en cada tratamiento de monocultivo. Do=Densidad inicial; Df=Densidad final.									
Tratamiento		<i>Flaveria ramossissima</i>				<i>Atriplex pueblensis</i>			
		Do	Df	Do/Df	valores k	Do	Df	Do/Df	valores k
1	Agregada y alta densidad	108	16	6.75	0.8293	108	2	54	1.7324
2	Agregada y baja densidad	36	21	1.7143	0.2341	36	3	12	1.0792
3	Al azar y alta densidad	108	25	4.32	0.6355	108	9	12	1.0792
4	Al azar y baja densidad	36	13	2.7692	0.4424	36	7	5.1429	0.7112

Para analizar los tratamientos de dicultivo, se calcularon estos valores de manera independiente para cada especie y fue claro que, de manera general, la competencia intraespecífica disminuyó notablemente para las plántulas de ambas especies cuando crecieron en dicultivo, siendo esta disminución muy grande en las plántulas de *A. pueblensis* cuando crecieron a baja densidad, ya que la intensidad de la competencia fue nula. Es interesante observar que las plántulas de ambas especies tuvieron valores de k muy similares en los distintos tratamientos cuando

crecieron en dicultivo, lo que indica que la intensidad de la competencia intraespecífica fue similar. Esto fue especialmente evidente en el tratamiento 11, es decir, cuando las plántulas de ambas especies crecieron en dicultivo con una distribución al azar y en alta densidad (0.2139) (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de k que estiman la intensidad de la competencia en cada tratamiento de dicultivo. Do=Densidad inicial; Df=Densidad final.						
Tratamientos		Especie	Do	Df	Do/Df	Valores k
9	Agregada alta Densidad	<i>Flaveria ramosissima</i>	54	32	1.6875	0.2272
		<i>Atriplex pueblensis</i>	54	29	1.8621	0.2700
10	Agregada baja Densidad	<i>Flaveria ramosissima</i>	18	11	1.6364	0.2139
		<i>Atriplex pueblensis</i>	18	18	1	0
11	Azar y alta Densidad	<i>Flaveria ramosissima</i>	54	33	1.6364	0.2139
		<i>Atriplex pueblensis</i>	54	33	1.6364	0.2139
12	Azar y baja Densidad	<i>Flaveria ramosissima</i>	18	14	1.2857	0.1092
		<i>Atriplex pueblensis</i>	18	18	1	0

Con fines comparativos se realizó la tabla 11, donde pueden observarse los valores k para cada tratamiento (tanto en monocultivo como en dicultivo).

Tabla 11. Valores k obtenidos en los diferentes tratamientos tanto en monocultivo como en dicultivo para cada una de las especies.

Tratamiento	<i>F. ramosissima</i>		<i>A. pueblensis</i>	
	Monocultivo	Dicultivo	Monocultivo	Dicultivo
Agregado y alta densidad	0.8293	0.2272	1.7324	0.2700
Agregado y baja densidad	0.2341	0.2139	1.0792	0
Azar y alta densidad	0.6355	0.2139	1.0792	0.2139
Azar y baja densidad	0.4424	0.1092	0.7112	0

8. Discusión

Para esta etapa he decidido analizar los resultados factor por factor y al final dar conclusiones integradas.

8.1. Distribución

Si es cierto que las plantas son capaces de llenar cualquier espacio disponible y que crecen mejor cuando tienen una distribución al azar, ¿por qué no es ésta la más común en la naturaleza? Porque es innegable que en las zonas semiáridas hay bastante espacio disponible y muy probablemente si estos espacios están en zonas abiertas, tienen las mismas condiciones, con agua y nutrientes suficientes para el establecimiento de nuevas plantas. Es bien sabido que como tan acertadamente lo expresaron Flores & Yeaton (2000), que las relaciones espaciales entre las especies de comunidades vegetales de regiones áridas, no son mezclas inconexas de plantas; hay patrones de asociación entre ellas que no coinciden con una distribución espacial aleatoria, de acuerdo a Phillips & MacMahon (1981) las plantas a lo largo de su ciclo de vida muestran cambios en su distribución, cuando son plantas pequeñas tienden a estar agregadas, cuando son de tamaño mediano, generalmente tienen una distribución al azar y cuando son plantas adultas existe una tendencia a que la distribución sea uniforme.

Los resultados de este experimento muestran que las plántulas sobreviven más cuando están distribuidas al azar y que la producción de biomasa en tallos y hojas es mayor en este tipo de distribución, también, que las diferencias entre las medias de producción de biomasa aérea y total entre los dos tipos de distribución (al azar y agregada) son significativas, además se demostró que las plántulas que inicialmente estaban con una distribución agregada, conforme crecieron, desarrollaron una distribución al azar, tal y como lo sugieren los trabajos de Phillips & MacMahon (1981), Anderson et al. (1976) y Greig-Smith & Chadwick (1965).

Una de las principales formas de interacción entre las plántulas es la competencia y en este experimento se demostró que la intensidad de esta interacción fue mayor cuando las plantas estaban distribuidas en conglomerados, comparada con aquella aleatoria. Por ejemplo, las plántulas de *Flaveria ramosissima* que crecieron con una distribución al azar no incrementaron su biomasa subterránea, tanto como aquellas que lo hicieron con una distribución agregada. La competencia fue mayor para las plántulas que estaban agregadas y al final del experimento las más competitivas eliminaron a las menos competitivas, logrando con esto crear una distribución al azar. En el caso de las plántulas de *Atriplex pueblensis* las tasas de mortandad fueron muy elevadas cuando estaban

agregadas y presentaron su mayor tasa de supervivencia y crecimiento cuando estaban distribuidas al azar y en bajas densidades.

Indudablemente la teoría y los experimentos realizados sugieren que la distribución en verdad es un factor que modifica las comunidades vegetales, pero desde mi punto de vista no es una condición o factor que actúe solo y mucho menos en escalas de tiempo cortas, pues de ser así, lo que sucede en los laboratorios se extrapolaría fácilmente a la naturaleza. De antemano, considero difícil realizar una generalización ya que al parecer, la distribución en la naturaleza, a diferencia de su comprensión en modelos teóricos y experimentales, es mucho más compleja de lo que se considera. Al estar determinada por razones no tan evidentes y a su vez, al determinar mucho más cosas que la supervivencia o el crecimiento de las plántulas, indica que debe estudiarse con bastante cuidado tanto su influencia en la estructuración de las comunidades, como las razones que la determinan.

8.2. Densidad

Trabajos como los de Inouye (1980) y Pianka (1970) nos habían anticipado ya que conforme incrementa la densidad, la mortandad también lo hace y al parecer esta era la única influencia comprobable que podía tener la densidad sobre el crecimiento de las plántulas, sin embargo, también se mencionó con anterioridad que las plántulas que crecen en altas densidades son más pequeñas que aquellas que lo hacen en bajas densidades (Klikoff, 1966). Todo esto lo pudimos comprobar con la realización de este experimento, es cierto que en densidades altas hubo mayores mortandades, pero también se encontró que una de las especies *Flaveria ramosissima*, tuvo su mayor producción de biomasa cuando estaba en altas densidades, con una distribución al azar y en monocultivo, cosa que es contraria a lo que presupone la teoría, pero esto puede ser solamente resultado de una estrategia de supervivencia; de igual manera, se comprobó que la producción de biomasa aérea determina mejor la producción de biomasa total en bajas densidades.

Cuando las plantas crecieron en altas densidades, donde la producción de raíces fue mayor en ambas especies y aunque estas diferencias no resultan significativas, muestran gran parte de una estrategia de supervivencia. Podría considerarse parte de los efectos de la competencia. Hasta es lógica la analogía, en los lotes experimentales donde hay menos plantas, la probabilidad de que sus raíces

interfieran y acaparen los recursos de los micrositos es baja comparada con aquellos en los que existen más plantas; por lo tanto no es necesario crear raíces más largas o más gruesas para captar agua y nutrientes, hacerlo, sería un gasto de energía innecesario; entonces, al tener suficiente agua y nutrientes, interesaría más incrementar el número de hojas o aumentar superficie foliar para captar una mayor cantidad de luz, fuente principal de energía para que la planta se mantenga viva y siga creciendo.

En el caso de las altas densidades, donde la probabilidad de que las raíces de una planta interfieran con la de otra u otras es mucho mayor, interesa por supuesto crear raíces más largas o gruesas o ramificadas, para captar más agua y nutrientes; factor importante es también el espacio, que en el caso de altas densidades se vuelve el principal recurso limitante, subsecuentemente se anexa a la lista el agua y los micronutrientes. Esta condición por supuesto afecta a la supervivencia, ya que aquellas plantas que sean incapaces de crear una mayor biomasa en raíces, o bien, tarden en crearlas, difícilmente sobrevivirán. De esta manera, es posible apreciar que, tan importante es crear una mayor biomasa en raíces, como la rapidez con que la planta lo haga. Obviamente esta capacidad de responder ante los estímulos del medio, tiene mucho que ver con su bagaje genético, siendo las plantas que obtienen

los recursos de una manera más eficaz las más aptas para sobrevivir y por lo tanto se les puede considerar como mejores competidoras en el ambiente determinado.

Al comparar las respuestas de las especies, ambas optaron por esta estrategia, crearon una mayor biomasa en raíces cuando estaban en altas densidades comparadas con las que estaban en bajas densidades. En el crecimiento total, *Flaveria ramosissima* fue la especie que respondió mejor a las altas densidades, además, lograron sobrevivir un mayor número de plantas, lo que indica que está habilitada para responder adecuadamente a este tipo de estrés. En el caso de *Atriplex pueblensis*, y debo decir, contrario a lo que se esperaba debido a que está catalogada como maleza en el Valle de Zapotitlán y esto presupone que tenga la capacidad de habituarse a condiciones estresantes, las tasas de mortandad fueron mucho mayores cuando estaba en monocultivo; de ambas condiciones, es decir densidad alta y densidad baja, logró resistir mejor las bajas densidades.

Entonces podemos concluir que la densidad afecta tanto a la supervivencia como a las tasas de crecimiento, en cantidad y tiempo; esto es, que las plantas que son sometidas a altas densidades podrían tener una estrategia dividida en dos para sobrevivir, primero debe asegurar que tiene el espacio suficiente para crecer y captar los recursos que necesita para hacerlo, para lo cual tendrá que aumentar la velocidad de crecimiento de sus raíces, incrementando con ello su biomasa; y

segundo, captar mayor cantidad de energía luminosa, que sería imposible si no creara mayor biomasa en tallo y hojas. En función de que tan eficaz sea realizada esta estrategia, estará determinado el número de plantas que sobrevivirán. No hay que perder de vista que en altas densidades son muchas plantas que llevan a cabo la estrategia y por supuesto, el azar no determina cuáles plantas sobrevivirán.

Así, tenemos que la densidad sí es un factor importante en la estructuración de las comunidades vegetales, ya que existe un efecto denso-dependiente en las poblaciones de las plantas, es decir, afecta la supervivencia de las mismas, elevando las tasas de mortandad en altas densidades y disminuyéndolas en bajas densidades. Se puede decir que hay una mayor eliminación de individuos cuando las densidades son altas. También, intensifica las interacciones intraespecíficas, en este caso la competencia. Además es posible que sea un factor que desencadene en las plantas la respuesta de aumentar las tasas de crecimiento. De igual manera afecta la diversidad de especies, ya sea que la reduzca o la incremente. Finalmente, es posible darse cuenta que existen estrategias diversas para enfrentarse a los estados de densidad, mismas que dependerán en gran medida de qué tan tolerantes sean las plantas a sus vecinos cercanos.

8.3. Competencia

Tras la realización de este experimento pudimos comprobar que la competencia intraespecífica sí existe entre estas dos especies de plantas anuales y que ésta competencia no fue asimétrica debido a que las plántulas poseen tasas de crecimiento similares (de acuerdo a Damgaard, 1999, la competencia asimétrica entre plantas se da cuando algunos individuos poseen tasas de crecimiento proporcionalmente más altas que los individuos más pequeños).

Si contemplamos que la fisiología y la anatomía de las plantas, desempeñan un papel importante en la competencia de las herbáceas, entonces ésta, determina no sólo la longitud, el área y el volumen de la raíz como lo contemplaron Goldberg & Fleetwood (1987) sino también el tamaño de la parte aérea de la planta (tallo y hojas); es decir, se refleja directamente en la cantidad de biomasa que producen las plantas.

Por ejemplo, cuando las plántulas de ambas especies crecieron con una distribución agregada y en altas densidades, la competencia intraespecífica fue mayor que cuando estaban con la misma distribución y en bajas densidades; así mismo, la competencia fue mayor en los lotes de *Atriplex pueblensis*, esto podría explicar bastante bien las tasas de mortandad que evidenció este tratamiento. Esto

puede deberse a que la competencia fue más intensa y solamente sobrevivieron las plántulas con mejores habilidades competitivas, tan sólo el 2 %. En el caso donde estaban agregadas y en bajas densidades, los valores k muestran nuevamente que la competencia intraespecífica fue mayor entre las plántulas de *Atriplex pueblensis*, tan sólo sobrevivió el 8%, por el contrario, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de *Flaveria ramossissima* dejan ver que tal vez esta especie no tiene la necesidad de competir con otros individuos cuando están en bajas densidades, ya que puede obtener lo necesario para vivir y crecer.

Tal y como lo mencionó Fowler (1986), la competencia se da en etapas tempranas de la coexistencia, pues existen “relativamente más individuos eliminados cuando están en altas densidades comparadas con las de bajas”. Además esta interacción es de suma importancia (Callaway & Walker, 1997)

Es interesante ver que en los lotes cuando *A. pueblensis* está creciendo bajo condiciones opuestas (una distribución agregada en baja densidad y cuando está distribuida al azar en alta densidad), los valores de competencia son los mismos, ¿esto qué quiere decir?, sencillamente que es una especie altamente competitiva cuando tiene vecinos de su misma especie y que no importa tanto su distribución ni las densidades a las que esté sometida. De todas las plántulas sembradas, serán tres o cuatro las que en cada lote sobrevivan a estas condiciones.

Para *Flaveria ramosissima*, la intensidad en la competencia sí está relacionada con la densidad y su distribución espacial, de tal manera que fue mayor la competencia en densidades altas cuando tenía una distribución agregada que cuando estaba distribuida al azar, esto explica por qué creó una mayor biomasa con la última distribución, pues no tuvo que competir fuertemente con plántulas de su misma especie.

Esto nos lleva a pensar que es cierto lo que encontraron en su trabajo Flores & Yeaton (2000), que en las comunidades áridas, los procesos de facilitación y competencia que se dan a escala espacial pequeña (individuo), actúan de manera simultánea con los factores físicos y pueden ser tanto o más importantes que éstos para explicar la estructura y composición de estas comunidades vegetales (Grace & Tilman, 1990).

Hasta aquí se han analizado los resultados cuando las plantas crecieron en monocultivo; demos lugar al análisis de los tratamientos donde crecieron las dos especies juntas, o lo que es lo mismo, el dicultivo.

8.4. Comparación entre Especies

De todos los resultados derivados de este experimento, éstos son los más sorprendentes, ya que son respuestas contrarias a lo que se ha encontrado en experimentos previos, por ejemplo el de Stoll & Prati (2001), en este experimento se comprobó que las plántulas sobrevivieron más cuando estaban las dos especies juntas comparadas con aquellos tratamientos en los que estaban las especies solas; ellos encontraron lo contrario, que les va mejor estando solas.

No sólo se demostró que la supervivencia se modificó favorablemente, además, existen evidencias confiables de que hubo una mayor producción de biomasa aérea, subterránea y total en dicultivo y las diferencias en esta producción de biomasa para ambas especies son significativas si comparamos las medias de monocultivo y dicultivo. Así que, después de todo, si hay disimilitudes entre crecer sola y hacerlo con otra especie y estas diferencias no necesariamente son negativas.

En los tratamientos de dicultivo es notable el incremento de la supervivencia de las plántulas de ambas especies, *Flaveria ramosissima* con un 62.5% del total sembrado y *Atriplex pueblensis*, con el 68%. La mayor mortandad se presentó en altas densidades tal y como se esperaba. Las plántulas de *A. pueblensis* respondieron muy bien a los tratamientos de baja densidad, en los que sobrevivieron

todas las plántulas sembradas; sin lugar a dudas esto hace referencia a la competencia intraespecífica, siendo en los tratamientos de altas densidades muy pareja, por esto mismo no podría decirse que hubo una mejor competidora, pues sus estrategias fueron opuestas y funcionales. La distribución que favoreció una mayor producción de biomasa para ambas especies fue al azar, cuyo efecto se vio incrementado cuando esta distribución se aunaba a una densidad baja.

Las estrategias competitivas de las especies muestran diferencias significativas; mientras que la estrategia de *F. ramosissima* consistió en crear en todos los tratamientos una mayor biomasa aérea cuando estaba en dicultivo, la de *A. pueblensis* fue incrementar su biomasa subterránea. Pero si lo que comparamos es la producción total de biomasa, no hay diferencias significativas entre ambas especies, simplemente evidencian la forma en cómo reparten los recursos en determinadas condiciones.

En bajas densidades la historia no cambia en su totalidad, pero sí presenta modificaciones, en este caso *Atriplex pueblensis* en términos de supervivencia demostró que es mejor competidora, pues eliminó eficientemente a algunas de las plántulas de *Flaveria ramosissima*, generalmente las que estaban más próximas a ellas, así que hubo también un cambio en la estrategia de esta especie, ya que cuando estaban en monocultivo se mostró como una feroz competidora

intraespecífica y cuando existían plántulas de otra especie, la competencia se tornó interespecífica.

Flaveria ramosissima es una especie que posee una amplia gama de respuestas ante diversos factores, fue la especie que tuvo una mayor supervivencia en los tratamientos y en algunos casos tuvo los valores más altos de biomasa total.

La producción de biomasa también sufrió modificaciones conforme se cambiaron los factores, en síntesis, la mayor producción de biomasa aérea, es decir tallos y hojas se dio en bajas densidades, cuando la distribución era aleatoria o en dicultivo; lógico es pensar que el efecto fue mayor para los tratamientos en los que dos de estas condiciones se juntaron y aún mayor en el tratamiento que coinciden estas tres condiciones. Como se mencionó en párrafos anteriores, de las dos especies, *Flaveria ramosissima* es la que produjo una mayor biomasa aérea y como esta biomasa está muy relacionada con la producción de biomasa total, fue también la especie que registró en promedio una mayor producción de biomasa total. Por el contrario, las plántulas de ambas especies crearon una mayor biomasa subterránea cuando estaban en altas densidades, estaban distribuidas al azar o cuando crecieron en dicultivo, la especie que produjo en promedio una mayor biomasa subterránea fue *Atriplex pueblensis*.

9. Conclusiones

Supervivencia

- En los tratamientos con una densidad alta hubo una mayor mortandad.
- Sobrevivieron más plántulas cuando la distribución era al azar.
- En general, en los tratamientos de monocultivo la mortandad fue mayor que en los de dicultivo.
- Las plántulas de *Flaveria ramossissima* tuvieron una mayor supervivencia en los tratamientos de monocultivo.
- Las plántulas de ambas especies sobrevivieron más cuando crecieron en dicultivo.
- La mayor mortandad registrada para ambas especies tanto en monocultivo como en dicultivo fue con una distribución agregada en una alta densidad.

Crecimiento

- Las plántulas de ambas especies crecieron más en bajas densidades.
- En los tratamientos de monocultivo las plántulas de *F. ramosissima* crecieron más y en dicultivo fueron las de *A. pueblensis*.
- El patrón de distribución al azar es el que beneficia en mayor medida al crecimiento de las plántulas de *F. ramosissima*.
- *F. ramosissima* creció más que *A. pueblensis* en todos los tratamientos en monocultivo.

Biomasa

- Ambas especies tanto en monocultivo como en dicultivo destinaron más recursos a la producción de biomasa aérea.
- *F. ramosissima* destina más recursos para producir una mayor biomasa aérea; mientras que las plántulas de *A. pueblensis*, asignan sus recursos de una manera más equitativa.
- Cuando la distribución era agregada, las plántulas de *A. pueblensis* produjeron en promedio mayor biomasa total y cuando la distribución era al azar, fueron las de *F. ramosissima* las que lo hicieron.

- Se produjo una mayor biomasa total en bajas densidades, con una distribución al azar, cuando crecen en dicultivo y de las dos especies, *Flaveria ramossissima* es la que produjo mayor biomasa total.
- Se produjo una mayor biomasa aérea (tallo y hojas) en: densidades bajas, con una distribución al azar, en dicultivo y también *Flaveria ramossissima* fue la especie que produjo una mayor biomasa aérea.
- Las plántulas crearon una mayor biomasa subterránea cuando estaban en altas densidades, estaban distribuidas al azar y cuando crecieron en dicultivo, la especie que produjo una mayor biomasa subterránea fue *Atriplex pueblensis*.

Competencia

- Existe una mayor competencia en altas densidades.
- Las plántulas de *A. pueblensis* poseen una relativamente alta competencia intraespecífica cuando crecen en monocultivo
- La intensidad de la competencia intraespecífica disminuyó notablemente para las plántulas de ambas especies cuando crecieron en dicultivo.
- La intensidad de la competencia fue mayor en los tratamientos de densidades altas y con una distribución agregada

Concluyendo, este experimento deja ver que los patrones de distribución, la densidad, la combinación de especies y la competencia son factores que determinan la estructuración de las comunidades vegetales, que todos son importantes y pueden actuar en tiempos iguales o diferentes y en intensidades variadas. Debido a que el experimento está realizado bajo condiciones similares a las que existen en zonas semiáridas como lo es el Valle de Zapotitlán, puede extrapolarse a este tipo de comunidades. La competencia de la que se habló, afecta tanto a las tasas de supervivencia como a las de crecimiento y producción de biomasa. Las diferencias en crecimiento, pueden verse reflejadas en la velocidad de crecimiento o en la manera en la que las plantas distribuyen por sí solas los recursos que obtienen, ya sea para formar tallos y hojas o raíces.

Finalmente, que la mejor estrategia será indudablemente aquella que incremente la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los individuos, de las poblaciones o de las especies.

10. Bibliografía

- Aarssen, L.W. & Keogh, T. 2002. Conundrums of Competitive ability in plants: What to Measure? *OIKOS* 96(3):531-542.
- Bazzaz, F.A. y S.R. Morse. 1991. Annual plants: Potential Responses to Multiple Stresses. *In*: Moorey, H.A.; W.E. Winner and E.J. Pell (comps.) Response of Plants to Multiple Stresses. Academic Press. New York. Págs.283-305.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1996. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Bowers, M.A. 1987. Precipitation and the Relative Abundances of Desert Winter Annuals: a 6-Years Study in the Northern Mohave Desert. *Journal of Arid Environments*, 12:141-149.
- Callaway, R.M. & L. Walker. 1997. Competition and Facilitation: A Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities. *Journal of Ecology* 78(7): 1958-1963.
- Crawley, M.J. 1986. Chapter 8. Life History and Environment. Págs. 253-290. *In*: Crawley, M.J. (ed.) 1986. Plant Ecology. Blackwell Scientific Publication. California, USA. 496p.

- Damgaard, C. 1999. A test of asymmetric competition in plant monocultures using the maximum likelihood function of a simple growth model. *Ecological Modelling* 116: 285-292.
- Dávila P, Arizmendi MD, Valiente-Banuet A, Villaseñor JL, Casas A, Lira R. 2002. Biological diversity in the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico. *Biodiversity and conservation* 11: 421-442
- Dávila P, Villaseñor JL, Medina R, Ramírez R, Salinas A, Sánchez-Ken J, Tenorio P. 1993. Listado florístico. UNAM. México.
- Fitter, A.H. 1986. Chapter 12. Acquisition and Utilization of Resources. Págs. 375-405. *In*: Crawley, M.J.(ed.) 1986. *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publication. California, USA. 496p.
- Flores, O.H. 2003. Classification of the North American Species of *Atriplex* Section *Obione* (Chenopodiaceae) Based on Numerical Taxonomic Analysis. *Taxon*, Vol. 52, No. 2. pp. 247-260.
- Flores, J.L. & Yeaton, R.I. 2000. La importancia de la Competencia en la Organización de las Comunidades Vegetales en el Altiplano Mexicano. *Interciencia* 25(8):365-371.
- Fowler, N. 1986. The role of Competition in Plant Communities in Arid and Semiarid Regions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:89-110.

- Freas, K.E. & Paul R. Kemp. 1983. Some Relationships Between Environmental Reliability and Seed Dormancy in Desert Annual Plants. *Journal of Ecology* 71: 211-217.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). UNAM. México.
- Goreaud, F.; Loreau, M.; Millier C. 2002. Spatial structure and the survival of an inferior competitor: a theoretical model of neighbourhood competition in plants. *Ecological Modelling* 158:1-19.
- Grace, JB and Tilman, D. (eds.) 1990. *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press. 482p.
- Greig-Smith P. & Chadwick, M.J. 1965. Data on Pattern Within Plant Communities III. *Acacia-Capparis* semi-desert scrub in the Sudan *J. Ecol.* 53:465-474.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1174.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley Chichester.
- Grime, J.P.; & Campbell, B.D. 1991. Chapter 7. Growth Rate, Habitat Productivity, and Plant Strategy as Predictors of Stress Response. Pág. 143-159 *In*: Mooney, H.A.; Winner, W.E. and Pell, E. J. (eds.) 1991. *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press.

- Inouye, R.S., Byers, G.S., Brown, J.H. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.
- Inouye, R.S. 1991. Population Biology of Desert Annual Plants. *In: Polis, G.A.* (ed.) *The ecology of desert communities.* The University of Arizona Press, Tucson: 27-54.
- Kemp, P.R. 1989. Seed Banks and Vegetation Processes in Deserts *In: Leck, M.A., V.T. Parker y R.L.Simpson (comps), Ecology of Soil Seed Bank.* Academic Press. New York. Págs. 257-281.
- Lambers, H.; Chapin III, F.S.; Pons, T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology.* Springer-Verlag. New York, Berlin. 540p.
- McKown AD, Moncalvo JM, Dengler NG. 2005. Phylogeny of *Flaveria* (Asteraceae) and inference of C4 photosynthesis evolution. *American Journal of Botany* 92: 1911-1928
- Montoya, A. R., Gutiérrez, J. Y Padilla, R.J. 2001. Ordenación de los recursos naturales del Valle de Zapotitlán de las Salinas: Valoración de la calidad y fragilidad visual del paisaje. Disponible en la URL: <http://www.fundicot.org/grupo%25209//006.pdf+%22Zapotitl%C3%A9n+de+las+salinas%22&hl=es&ie=UTF-8>

- Pemadasa, M.A. & Lovell, P.H. 1974. Factors Affecting the Distribution of Some Annuals in the Dune System at Aberffraw, Anglesey. *Journal of Ecology* 62:403-416.
- Phillips, D.L. & MacMahon, J.A. 1981. Competition and spacing patterns of desert shrubs. *Journal of Ecology* 69:97-115.
- Pielou, E.C. 1960. A Single mechanism to account for regular, random, and aggregated populations. *Journal of Ecology* 48:575-584.
- Powell AM. 1978. Systematics of *Flaveria* (Flaveriinae-Asteraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 590-636
- Rivas, S.P., J.A. Zavala-Hurtado y C. Montaña. 2002. La permanencia de lo efímero: Las plantas anuales del desierto. *Ciencia* 53:70-78.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Rzedowski, J. y Rzedowski C., G. 1991. *Flora Fanerogámica de México*. Volumen I (Dicotyledoneae y Gimnospermae). Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN. 403pp.
- Rzedowski, J. y Rzedowski C., G. 1985. *Flora Fanerogámica de México*. Volumen II. Dicotyledoneae (Euphorbiaceae y Compositae) Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN. 674pp.
- Sánchez, O. 1979. "Flora del Valle de México" 5ª ed. Ed. Herrero. Pág. 149.
- Shreve, F. 1942. The Desert Vegetation of North America. *Bot. Rev.* 8:195-246.

- Silvertown, J. & J. Lovett. 1993. Introduction to Plant Population Biology. Third edition. Oxford Blackwell Scientific Publication. Britain. 210p
- Smith, S.D.; R.K. Monson y J.E. Anderson. 1997. Physiological Ecology of North American Desert Plants. Springer-Verlag. Berlín. Págs. 179-189.
- Smith R.L. y T.M. Smith. 2001. Ecología. 4a edición. Addison Wesley. Madrid, España. 642p.
- Stoll, P. & D. Prati. 2001. Intraspecific Aggregation Alters Competitive Interactions in Experimental Plant Communities. Ecology 82: 319-327.
- Sudderth, E.A. 2007. Plant Response to Global Change: The Role of Photosynthesis Physiology and Insect Herbivory. Doctoral Thesis from Harvard University. Cambridge, Massachusetts
- Valiente-Banuet A, Vite F, Zavala-Hurtado A. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. Journal of Vegetation. Science 2: 11-14
- Vera, A., C. Medrano, A. del Villar, V. Paz y A. Páez. 2006. Evaluación ecofisiológica de la competencia intraespecífica de *Cenchrus ciliaris* L. (Poaceae) en macetas. Rev. Fac. Agron. (LUZ). 23: 151-160
- Vidiella, P.E. & J.J. Armesto. 1989. Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. Revista Chilena de Historia Natural 62:99-107.

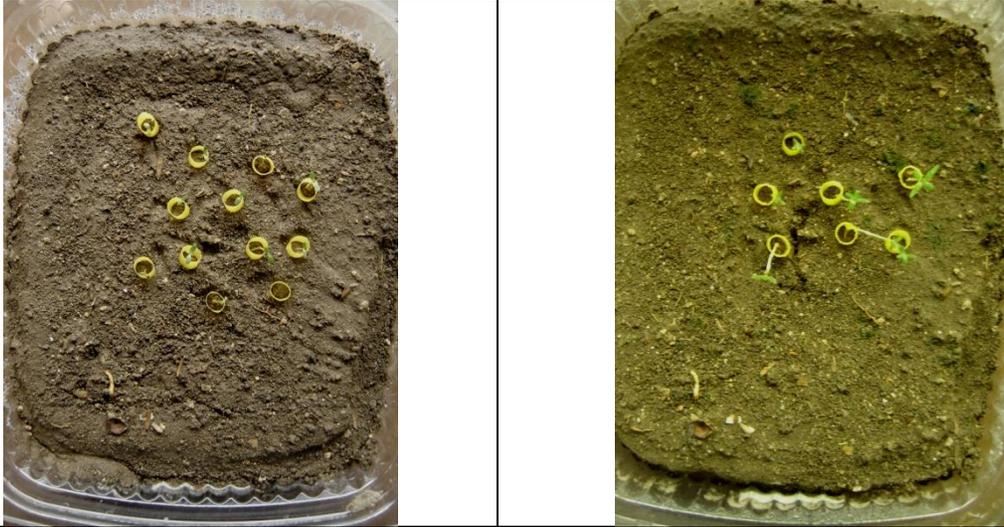
- Villaseñor JL, Dávila P, Chiang F. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Bol. Soc. Bot. México 50: 135-149
- Vite, F., J.A. Zavala Hurtado, M.A. Armella & M.D. García. 1992. Regionalización y caracterización macroclimática del Matorral Xerófilo. Superficies de respuesta a variables climáticas de once géneros de plantas característicos de este tipo de vegetación. Carta escala 1:8000000. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Went, F. W. 1942. The Dependence of Certain Annual Plants on Shrubs in Southern California Desert. Bulletin of the Torrey Botanical Club 69: 100-114.
- Went, F.W. 1955. The ecology of desert Plants. Scientific American 192:68-75
- Wilcott, J.C. 1973. A Seed Demography Model for Finding Optimal Strategies for Desert Annuals. Ph. D. Dissertation, Utah State University, Logan, 137 pp.

11. Anexo 1

Tratamiento 1. <i>Flaveria ramossissima</i> , agregada en alta densidad	
	
Primera medición	Segunda Medición
Sobrevivieron 16 plántulas de las 108 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 14%.	

Tratamiento 5. <i>Atriplex pueblensis</i> , agregada en alta densidad	
	
El análisis se hizo con 2 plántulas de las 108 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 2%.	

Tratamiento 2. *Flaveria ramossissima*, agregada en baja densidad



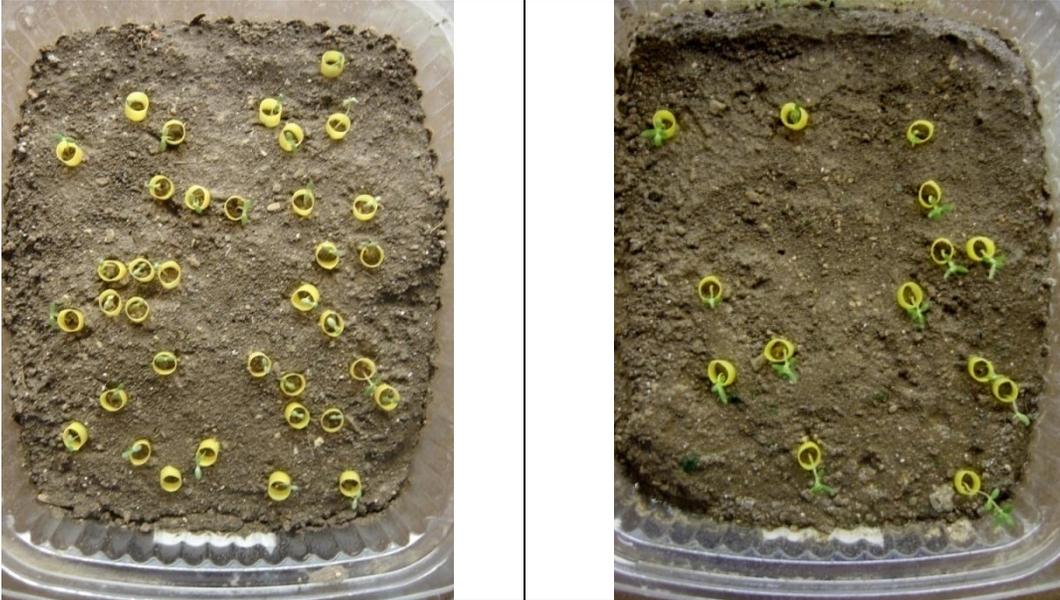
El análisis se hizo con las 21 plántulas que se cosecharon, de las 36 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 58%.

Tratamiento 6. *Atriplex pueblensis*, agregada en baja densidad



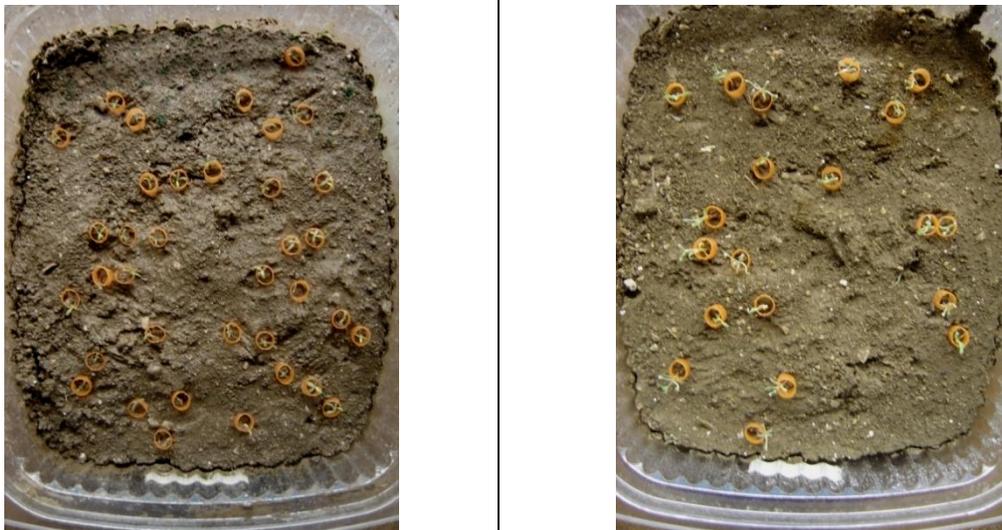
El análisis se hizo con 3 plántulas de las 36 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 8%.

Tratamiento 3. *Flaveria ramossissima*, distribución al azar en alta densidad



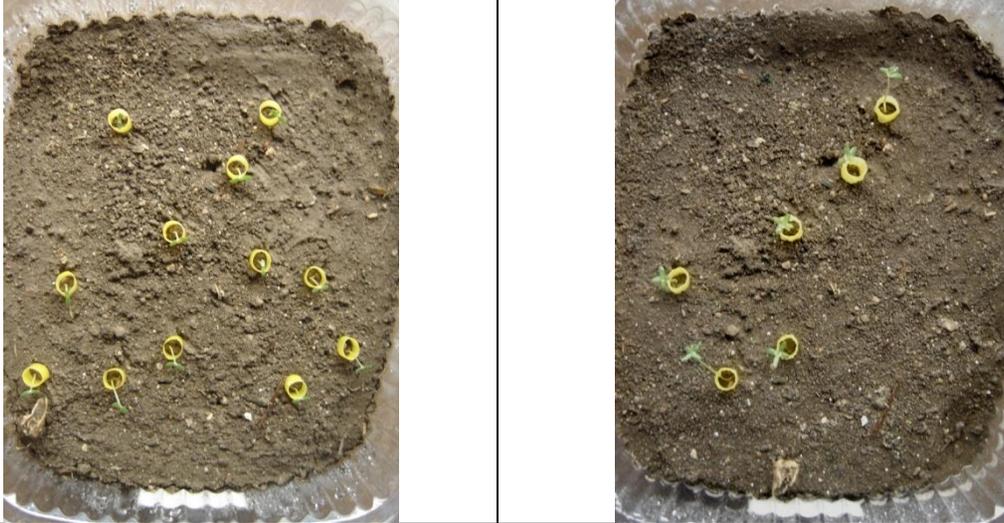
El análisis se hizo con las 25 plántulas de las 108 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 23%.

Tratamiento 7. *Atriplex pueblensis*, al azar en alta densidad



El análisis se hizo con 9 plántulas de las 108 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 8%.

Tratamiento 4. *Flaveria ramossissima*, distribución al azar en baja densidad



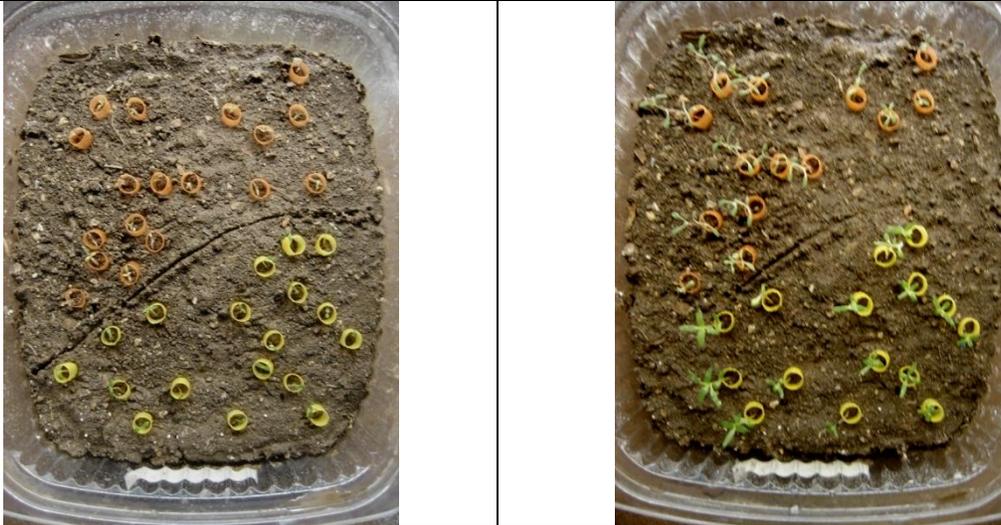
El análisis se hizo con las 13 plántulas sobrevivientes de las 36 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 36%.

Tratamiento 8. *Atriplex pueblensis*, al azar en baja densidad



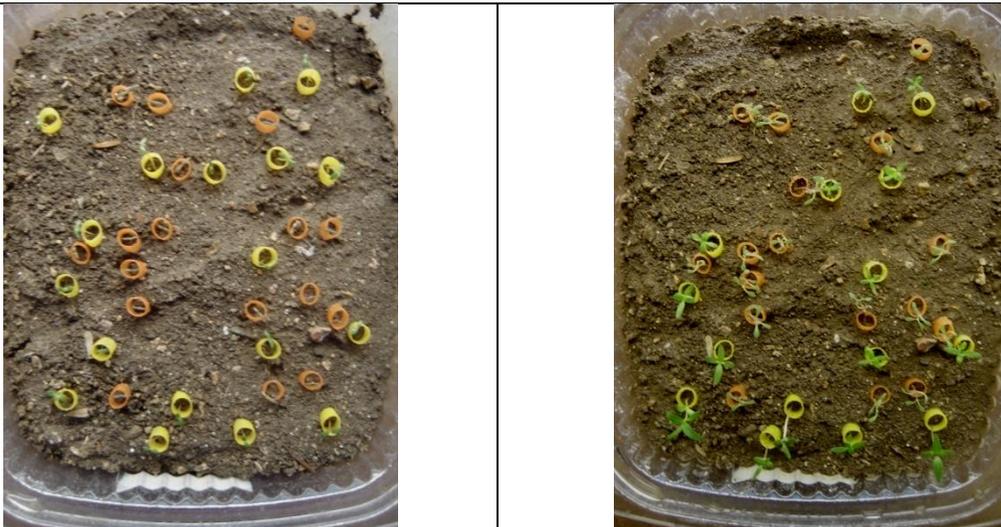
El análisis se hizo con 7 plántulas de las 36 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 19%.

Tratamiento 9. Dicultivo, agregado en alta densidad



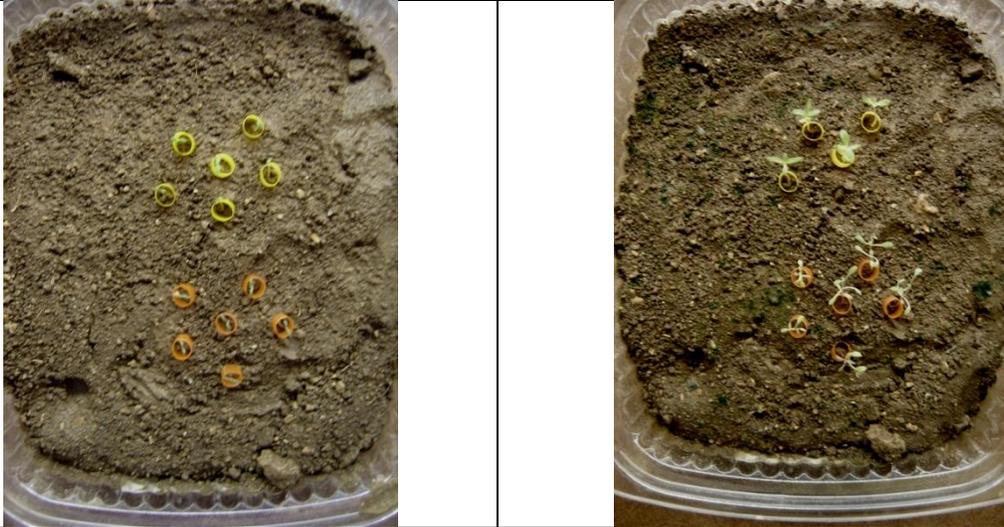
El análisis se hizo con 61 plántulas de las 108 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 57%.

Tratamiento 11. Dicultivo, distribuido al azar en alta densidad



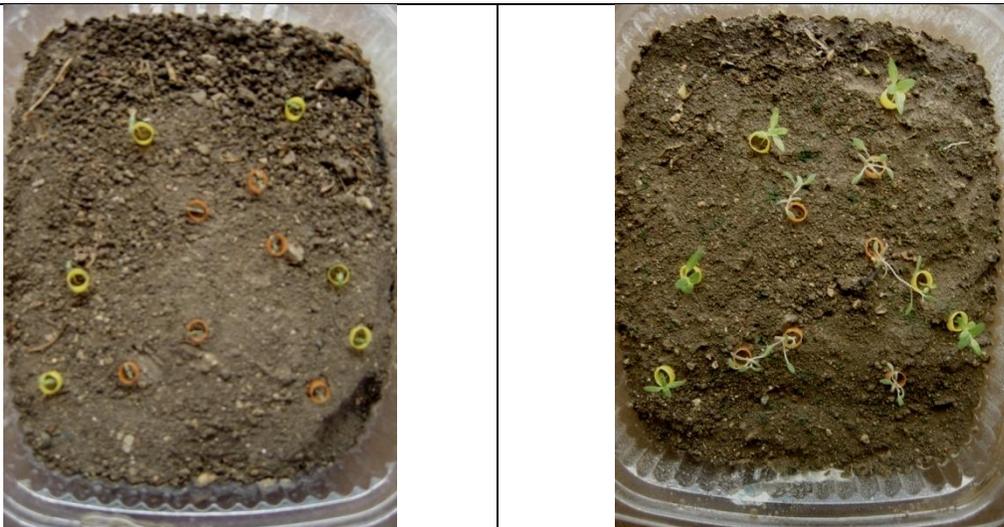
El análisis se hizo con 66 plántulas de las 108 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 61%.

Tratamiento 10. Dicultivo, agregado en baja densidad



El análisis se hizo con 29 plántulas de las 36 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 81%.

Tratamiento 12. Dicultivo, distribuido al azar en baja densidad



El análisis se hizo con 32 plántulas de las 36 que se sembraron para este tratamiento, es decir el 89%.