



**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN  
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A.C.**

**POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES**

**“Efecto de la disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje  
de la comunidad de plantas gipsófilas del Altiplano  
Potosino”**

Tesis que presenta

**Alexa Vargas Colin**

Para obtener el grado de

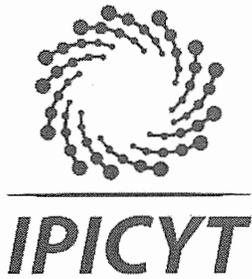
**Maestra en Ciencias Ambientales**

**Codirectores de la tesis:**

**Dra. Arantzazu L. Luzuriaga**

**Dr. Joel D. Flores Rivas**

San Luis Potosí, SLP., diciembre de 2018



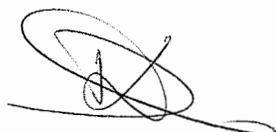
## Constancia de aprobación de la tesis

La tesis ***“Efecto de la disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje de la comunidad de plantas gipsófilas del Altiplano Potosino”*** presentada para obtener el Grado de Maestra en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Alexa Vargas Colin** y aprobada el catorce de diciembre del dos mil dieciocho por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

  
**Dr. Joel David Flores Rivas**  
Codirector de la tesis

\_\_\_\_\_  
**Dra. Aranzazu López de Luzuriaga**  
Codirectora de la tesis

  
\_\_\_\_\_  
**Dra. Laura Yáñez Espinosa**  
Miembro del Comité Tutorial

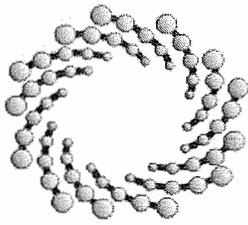
  
\_\_\_\_\_  
**Dr. David Douterlungne Rotsaert**  
Miembro del Comité Tutorial



## **Créditos Institucionales**

Esta tesis fue elaborada en el Laboratorio de Ecología Experimental de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la codirección de la Dra. Arantazu L. Luzuriaga y el Dr. Joel D. Flores Rivas.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (No. de registro 611247) y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C.



**IPICYT**

# Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

## Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 063 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 14 días del mes de diciembre del año 2018, se reunió a las 16:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

<b>Dr. Laura Yáñez Espinosa</b>	<b>Presidente</b>	<b>UASLP</b>
<b>Dr. David Douterlungne Rotsaert</b>	<b>Secretario</b>	<b>IPICYT</b>
<b>Dr. Felipe Barragán Torres</b>	<b>Sinodal</b>	<b>IPICYT</b>
<b>Dr. Joel David Flores Rivas</b>	<b>Sinodal</b>	<b>IPICYT</b>

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS AMBIENTALES**

sustentó la C.

**Alexa Vargas Colin**

sobre la Tesis intitulada:

*Efecto de la disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje de la comunidad de plantas gipsófilas del Altiplano Potosino*

que se desarrolló bajo la dirección de

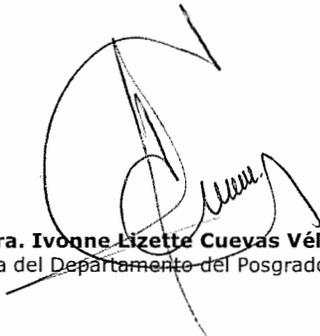
**Dr. Joel David Flores Rivas**  
**Dra. Aranzazu López de Luzuriaga (URJC)**

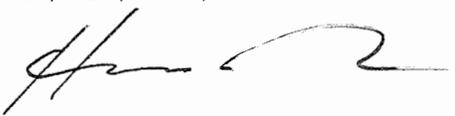
El Jurado, después de deliberar, determinó

**APROBARLA**

Dándose por terminado el acto a las 17:43 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición de la interesada y para los fines que a la misma convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 14 días del mes de diciembre de 2018.

  
**Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez**  
Jefa del Departamento del Posgrado

  
**Dr. Horacio Flores Zúñiga**  
Secretario Académico



De manera especial, esta tesis está dedicada a mis padres por todo su apoyo y amor durante estos 24 años. Gracias por el apoyo financiero que no dudaron en darme cuando lo necesité y sobre todo, gracias por el apoyo emocional, sin los cuales me hubiera sido prácticamente imposible llegar hasta aquí. Gracias con todo mi corazón.

A mi familia, gracias por estar cerquita a pesar de los kilómetros que nos separan. A mi pequeño Leonardo.

A Sergio, qué fortuna haber ido de tu mano durante todo este proceso, gracias enormes.

A mis amigos y compañeros, gracias por su paciencia y apoyo a quienes tomaron el papel de profesores y de quienes aprendí tanto. Gracias también por el apoyo emocional a quienes fungieron como mi familia foránea.

A mis codirectores, (Dra.) Aran y el Dr. Joel, por el apoyo incondicional, todas las oportunidades que me otorgaron, y su paciencia y confianza para realizar mi proyecto. Son el ejemplo de la investigadora que aspiro ser en un futuro.

“Nunca olvides quién te ayudó, quién estuvo contigo, quién te enseñó...”

## Agradecimientos

Al Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica y a la División de Ciencias Ambientales por permitirme realizar mi proyecto de maestría en sus instalaciones, además de las facilidades otorgadas para el desarrollo del mismo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada durante el periodo de maestría.

A la Universidad Rey Juan Carlos (España) y al proyecto AGORA, por el financiamiento otorgado para las salidas al campo y los materiales necesarios para la implementación de los experimentos.

Al Centro de Investigación, Innovación y Desarrollo para las Zonas Áridas (CIIDZA), por el financiamiento otorgado para las salidas a campo mediante el proyecto FORDECYT-CONACYT 296354.

Al programa de investigación e innovación de la “European Union’s Horizon 2020” el cual a través del GYPWORLD, me otorgaron la beca “Marie Slodowska-Curie Grant Agreement No. 777803”, para poder asistir al congreso “1st GERCC” en Ankara, Turquía.

Al Herbario Isidro Palacios-SLPM-UASLP, al Dr. Arturo de Nova Vázquez, al Taxónomo José García Pérez y a Ana Kareem Gudiño Cano, por su colaboración en la identificación de especies.

A los técnicos M.C. Juan Pablo Rodas por su apoyo para colocar el experimento en invernadero y M.C. Alejandra Colunga por el apoyo brindado para realizar las actividades de laboratorio.

A la Dra. Rosa Romo y a Juan Pablo Ortíz Brunel, por su valiosa y fundamental colaboración en el trabajo de campo.

Al Dr. Felipe Barragán por tener siempre la disposición de apoyarme con sus acertados comentarios hacia mi trabajo.

A los integrantes de mi comité, Dra. Laura Yáñez Espinosa y Dr. David Douterlungne, por sus amables y valiosos comentarios además del apoyo otorgado durante el desarrollo de mi proyecto de tesis.

A mis codirectores, la Dra. Arantzazu L. Luzuriaga y el Dr. Joel Flores Rivas, por la oportunidad otorgada para desarrollar este proyecto, además de su apoyo constante, enseñanzas y comentarios acertados durante su desarrollo.

A mis compañeros de maestría y doctorado de la DCA por su apoyo con mis experimentos y sus importantes comentarios con respecto a mi trabajo.

# Índice

Constancia de aprobación de la tesis	ii
Créditos institucionales	iii
Acta de examen	iv
Dedicatorias	v
Agradecimientos	vi
Lista de tablas	x
Lista de figuras	xi
Resumen	xiii
Abstract	xiv
1.Introducción	15
1.1.Ecosistemas yesosos en el mundo	15
1.1.1.Características de los suelos yesosos	17
1.1.2.Costras biológicas del suelo (CBS)	18
1.1.2.1.Presencia de costras biológicas del suelo en ecosistemas yesosos	18
1.1.2.2.Costras biológicas del suelo y su relación con el banco de semillas	19
1.1.2.3.Costras biológicas del suelo y su efecto en la germinación y establecimiento de plantas	20
1.1.3.Vegetación de los ecosistemas yesosos en el mundo	21
1.1.3.1.Vegetación de los ecosistemas yesosos en México	21
1.1.3.1.1.Plantas gipsófilas y rasgos funcionales	22
1.2.Ensamblaje de comunidades vegetales	23
1.2.1.Ensamblaje de comunidades en ecosistemas yesosos	24
Hipótesis	26
Objetivo general	26
Objetivos específicos	26
2.Materiales y métodos	27
2.1.Sitio de estudio	27
2.2.Caracterización de la cobertura vegetal	29
2.3.Colecta de ejemplares en campo para la medición de rasgos morfológicos funcionales	29
2.4.Rasgos funcionales de ejemplares de campo	30
2.5.Experimento 1-Evaluación de tres escenarios (tratamientos) de disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje final de una comunidad de gipsófilas del Altiplano Potosino	35
2.5.1.Diseño experimental	35
2.5.2.VARIABLES DE RESPUESTA	38
2.5.3.Análisis estadísticos	38

2.5.4. Análisis de abundancia	38
2.5.4.1. Curvas rango-abundancia	38
2.5.4.2. Análisis de varianza (ANOVA)	39
2.5.5. Análisis de riqueza	39
2.5.6. Análisis de diversidad	40
2.5.6.1. Índice inverso de Simpson (1/D)	40
2.5.7. Análisis multivariantes	40
2.5.7.1. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS)	40
2.5.7.2. Análisis de varianza multivariante permutacional (PERMANOVA)	41
2.5.7.3. Análisis de redundancia (RDA)	41
2.5.7.4. Análisis de porcentaje de similitud (SIMPER)	42
2.5.7.5. Análisis de agrupamiento (Cluster analysis)	42
2.6. Experimento 2-Evaluación del efecto de la presencia de CBS sobre la formación del banco de semillas germinable de la comunidad de plantas gipsófilas del Altiplano Potosino	44
2.6.1. Diseño experimental	44
2.6.2. Variables de respuesta	45
2.6.3. Análisis estadísticos	45
3. Resultados	47
3.1. Caracterización de la cobertura vegetal en la zona de estudio	47
3.2. Rasgos funcionales de ejemplares de campo	49
3.3. Experimento 1-Evaluación del efecto de tres escenarios (tratamientos) de disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje final de una comunidad de gipsófilas del Altiplano Potosino	51
3.3.1. Identificación de especies	51
3.3.2. Análisis de abundancia de especies	52
3.3.3. Análisis de riqueza	53
3.3.4. Análisis de diversidad	54
3.3.5. Análisis multivariantes	54
3.3.5.1. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS)	54
3.3.5.2. Análisis de varianza multivariante permutacional (PERMANOVA)	55
3.3.5.3. Análisis de porcentaje de similitud (SIMPER)	56
3.3.5.4. Análisis de redundancia (RDA)	56
3.3.5.5. Análisis de agrupamiento (Cluster analysis)	58
3.4. Experimento 2-Evaluación del efecto de la presencia de CBS sobre la formación del banco de semillas germinable de la comunidad de plantas gipsófilas del Altiplano Potosino	60
3.4.1. Análisis estadísticos	60
4. Discusión	61

4.1.Caracterización de la cobertura vegetal	61
4.2.Rasgos funcionales de ejemplares de campo	63
4.3.Experimento 1- Evaluación del efecto de tres escenarios (tratamientos)de disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje final de una comunidad de gipsófilas del Altiplano Potosino	65
4.3.1.Efecto de la disponibilidad hídrica sobre la estructura de la comunidad	65
4.3.2.Efecto de la disponibilidad hídrica sobre la composición de la comunidad	67
4.3.3.Comportamiento de las especies	70
4.4.Experimento 2- Evaluación del efecto de la presencia de CBS sobre la formación del banco de semillas germinable de la comunidad de plantas gipsófilas del Altiplano Potosino	76
Conclusiones	77
Referencias	79

## Lista de tablas

Tabla 2.1. Escenarios de disponibilidad hídrica aplicados en el experimento 1.	35
Tabla 3.1. Caracterización de la cobertura vegetal en el sitio de muestreo mediante la estimación de porcentajes de cobertura en 10 cuadrantes de 1 m x 1 m. CBS=Costras biológicas del suelo.	47
Tabla 3.2. Valores de rasgos funcionales morfológicos promedio de 10 individuos por cada especie colectada en campo. Mediciones realizadas con base en el protocolo de Cornelissen <i>et al.</i> , 2003.	50
Tabla 3.3. Registro de plantas totales y la media correspondiente a cada tratamiento. Para conocer las diferencias entre grupos se realizó una prueba de Tukey con base en un ANOVA.	51
Tabla 3.4. Especies registradas en los diferentes tratamientos de riego y su frecuencia de aparición con respecto al número de macetas en cada tratamiento.	52
Tabla 3.5. Riqueza de especies promedio por maceta para cada tratamiento.	53
Tabla 3.6. Diversidad promedio para cada tratamiento, obtenida mediante el índice inverso de Simpson (1/D).	54
Tabla 3.7. PERMANOVA con base en los datos de composición de las comunidades en donde se registró la presencia de más de una especie.	56
Tabla 3.8. Análisis SIMPER para las comunidades del tratamiento de alta disponibilidad hídrica y tratamiento de disponibilidad media.	56
Tabla 3.9. Diferencias entre las plántulas emergidas en cada escenario evaluadas mediante una prueba de tStudent.	60

## Lista de figuras

Figura 1.1. Zonas que abarca el Desierto Chihuahuense. Fuente: Moore (2015).	17
Figura 1.2. Diagrama del proceso de ensamblaje y los filtros que actúan en el filtrado de especies, adaptado de Götzenberger <i>et al.</i> (2012).	25
Figura 2.1. Sitio de estudio y vegetación gipsófila en Vanegas, San Luis Potosí, México.	28
Figura 2.2. Superficie rugosa de la CBS en el sitio de estudio (A), en comparación con zonas de suelo desnudo (B). Panorama general de la matriz de suelo que contiene parches de CBS y áreas de suelo desnudo (C).	29
Figura 2.3. Colecta de especies en campo.	31
Figura 2.4. Rasgos funcionales a medir en individuos maduros colectados en campo.	30
Figura 2.5. Muestra de la especie <i>Euphorbia mendezi</i> antes del proceso de limpieza de raíces.	33
Figura 2.6. Escaneo de hojas de <i>Dicranocarpus parviflorus</i> para medición de área foliar.	34
Figura 2.7. Semillas de <i>D. parviflorus</i> con estructura dispersora presente (A) y removida (B).	35
Figura 2.8. Diagrama ombrotérmico de Vanegas, SLP, que comprende datos climáticos del periodo 1981-2010. La estación meteorológica No. 000240994 es la más cercana al sitio de muestreo. La línea azul representa la precipitación y la línea marrón la temperatura. Entre líneas punteadas verdes se presenta el promedio de precipitación histórica acumulada en campo durante el periodo de implementación del experimento, que corresponde a 86 mm de lluvia.	37
Figura 2.9. Experimento 1 implementado en invernadero.	38
Figura 2.10. Muestras colocadas en cajas Petri y puestas sobre charolas de manera aleatoria (A). Riego de muestras con aspersor manual (B).	47
Figura 3.1. Curvas rango-abundancia en donde se señalan las especies registradas en los tratamientos donde se presentó germinación. Tratamiento 1 (alta disponibilidad)	54

en azul, Tratamiento 2 (disponibilidad media) en rojo. El tratamiento 3 (baja disponibilidad) no se presenta en la figura debido a que no tuvo plántulas emergidas.

- Figura 3.2. NMDS para el análisis de composición de los tratamientos 1 y 2. Cuadros en color azul indican las muestras del tratamiento de alta disponibilidad, en color rojo las muestras del tratamiento de disponibilidad media. *Estrés = 0.141* 56
- Figura 3.3. Análisis RDA. Longitud del eje=2.54. *N\_camp=Nerysirenia camporum*; *D\_lyr=Drymaria lyropetala*; *O\_pub=Oenothera pubescens*; *N\_stv>Nama stevensii*; *S\_mex=Sartwellia mexicana*; *N\_can>Nama canescens*. *tratamientotrat1=tratamiento de alta disponibilidad hídrica*; *tratamientotrat2=tratamiento de disponibilidad media*. 58
- Figura 3.4. Análisis de agrupamiento de muestras de acuerdo a la composición de las comunidades en cada tratamiento. “complete”= Complete linkage, que se refiere al agrupamiento realizado por método aglomerativo del vecino más lejano. *distan=distancia Manhattan*. *T1=tratamiento de alta disponibilidad*; *T2=tratamiento de disponibilidad media*. *M=número de maceta*. 60
- Figura 3.5. Plántulas emergidas en el Experimento 2. A – Observación de cotiledones; B – observación de hoja primordial con una lupa 20x. 61
- Figura 4.2. Mapa de incidencia de la especie *Bouteloua chasei*. Los triángulos rojos indican la región de endemismo que abarca los estados de Nuevo León (1), Coahuila (2), Zacatecas (3) y San Luis Potosí (4) (Herrera Arrieta, 1997). 63
- Figura 4.3. Observación de tricomas en las hojas de la especie *Nama canescens*. 72
- Figura 4.4. Incidencia del género *Nama* a lo largo del Desierto Chihuahuense (Moore *et al.*, 2014). 70
- Figura 4.5. Mapa de incidencia de la especie *Nama canescens*, dirigida hacia el sureste del Desierto Chihuahuense. Fuente: Taylor, 2012. 74

**Vargas Colin Alexa. (2018). Efecto de la disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje de la comunidad de plantas gipsófilas del Altiplano Potosino. Tesis de Maestría. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica. México.**

### **Resumen**

El ensamblaje de comunidades de plantas es un conjunto de procesos mediante los cuales diferentes factores ejercen un filtrado del grupo de especies regional para determinar la comunidad que actualmente se establece en determinado sitio. El factor hídrico ha demostrado ser un determinante para el desarrollo de las comunidades en las zonas áridas y semiáridas y, de manera particular, para los ecosistemas yesosos. Además, se sabe que las costras biológicas del suelo son un factor biótico que puede intervenir en la formación del banco de semillas, así como en el establecimiento de las especies, teniendo un efecto también en el ensamblaje de la comunidad. México cuenta con áreas con sustrato yesoso en las que se encuentran diferentes especies endémicas, sin embargo, no existen reportes sobre el proceso de ensamblaje de las comunidades que se establecen en esos ecosistemas.

Por lo anterior, este estudio tuvo el objetivo de evaluar de manera experimental el efecto de la disponibilidad hídrica así como el efecto de la presencia de costras biológicas del suelo sobre el ensamblaje de una comunidad de gipsófilas del Altiplano Potosino, al sur del Desierto Chihuahuense. El primer experimento se desarrolló en un invernadero y consistió en la evaluación del ensamblaje de la comunidad bajo tres escenarios de disponibilidad de agua (300 %-alta disponibilidad; 150 %-disponibilidad media; 75 %- disponibilidad baja, todos con respecto a la precipitación promedio histórico de 30 años de datos climatológicos). Este experimento se desarrolló en un invernadero a partir de la colecta de muestras de suelo de yeso provenientes del municipio de Vanegas, SLP, las cuales mantuvieron al banco de semillas de la comunidad de gipsófilas del sitio y fueron depositadas en macetas, manteniendo la estructura del suelo lo más intacta posible. El segundo experimento se desarrolló en una cámara de germinación con el banco de semillas contenido en muestras de suelo con cobertura de costra biológica del suelo (CBS) y con suelo desnudo, obtenidas en el mismo sitio de estudio que en el experimento 1. Las muestras fueron disgregadas y depositadas en cajas de Petri y la germinación de semillas del banco se estimuló con giberelinas.

En el experimento 1 se observó que la baja disponibilidad de agua ejerció un efecto de filtrado sobre las especies presentes en el banco, restringiendo su germinación totalmente en el tratamiento de baja disponibilidad. En los tratamientos de disponibilidad alta y media moduló el establecimiento de especies, presentando mayor riqueza y diversidad el tratamiento de alta disponibilidad en comparación con el tratamiento de disponibilidad media. En cuanto a la riqueza total, la diferencia entre estos dos tratamientos sólo fue de una especie. Además, se observó que al tener mayor disponibilidad de agua la distribución de las especies en las comunidades es más uniforme que cuando se tiene una disponibilidad media. En cuanto al experimento 2, se encontró mayor emergencia de plántulas en las CBS que en el suelo desnudo. Consideramos que la cantidad de semillas captadas en zonas donde hay presencia de esta costra sea mayor en comparación con zonas de suelo desnudo, y que las CBS tengan un efecto sobre la formación del banco de semillas. Este resultado sugiere que las CBS pueden estar involucradas en el proceso de ensamblaje de las comunidades al intervenir en la abundancia de semillas en el banco de las mismas.

Este estudio es clave para el conocimiento de los ecosistemas yesosos en México y representa la base para el estudio de ensamblaje de estas comunidades, así como para la implementación de medidas para su conservación y desarrollo sostenible.

### **Palabras clave**

Banco de semillas, Desierto Chihuahuense, ecosistemas yesosos, gipsófitas, gipsóvagas.

**Vargas Colin Alexa. (2018). Effect of water availability in gypsophilous plant community assemblage in the Potosinian Highland. M. Sc. Degree Thesis. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, Mexico.**

### **Abstract**

Plant community assemblage is the set of processes through which different factors filter the regional species pool. Water is paramount for the development of communities in arid and semiarid zones and particularly for gypsum ecosystems. Furthermore, it is known that biological soil crusts are a biotic factor which intervenes in seed bank formation, as well as in seedling establishment, also affecting community assemblage. Mexico has several areas with gypsum soils with endemic species, but their community assemblage processes are unknown.

The aim of this study is to evaluate the effects of water availability and presence of biological soil crust on assemblage of gypsophilous community from the Potosinian Highland, at the extreme Southern proportion of the Chihuahuan Desert. A first experiment was carried out in a greenhouse, which consisted in evaluating three scenarios of water availability (300 %-high availability; 150 %-medium availability; 75 %- low availability, all with respect to the average precipitation based upon 30 years of historical climatologic data from a period of 30 years from the region). The experiment was developed with a set of soil samples collected in Vanegas, SLP, which contained the seed bank of the gypsum community of the site. This soil was deposited in large containers while maintaining their structure as intact as possible. A second experiment took place in a germination chamber, with soil samples covered with biological soil crust (BSC) and samples with bare soil, obtained in the same study site as in experiment 1. The soil samples were moistened and deposited in Petri dishes, and seed germination was stimulated with gibberellins.

In experiment 1, low water availability exerted a total filtering effect on species from the seed bank as no seedlings emerged. Higher richness and diversity were found in the high water availability treatment than in medium water availability treatment. In addition, species distribution was more uniform in high water availability than in medium water availability treatment.

For experiment 2, higher seedling emergence was registered in gypsum soil with BSC than in bare soil zones. Thus, it is possible that the amount of seeds captured in zones with BSC is higher than in bare soil zones, and that BSC have an effect on seed bank formation. This result suggests that BSC is involved in the community assemblage processes by influencing seed bank abundances.

This study expands the knowledge about gypsum ecosystems in Mexico, and represents a base for other assemblage studies of these communities, as well as guide to design actions for their conservation and sustainable development.

### **Key words**

Seed bank, Chihuahuan Desert, gypsum ecosystems, gypsophite, gypsovag.

## INTRODUCCIÓN

### 1.1. Ecosistemas yesosos en el mundo

Los ecosistemas yesosos son sistemas que se caracterizan por albergar sustratos con contenido de  $\text{CaSO}_4$  mayor al 15 % (FAO, 1998). Dichos sustratos se encuentran distribuidos en todos los continentes en alrededor de 112 países (Pérez-García *et al.*, 2017, 2018). De acuerdo con Casby-Horton *et al.* (2015) con base en la *Harmonized World Soil Database* (HWSD), los ecosistemas con sustrato yesoso cubren un área global aproximada de 1, 421,692  $\text{km}^2$ .

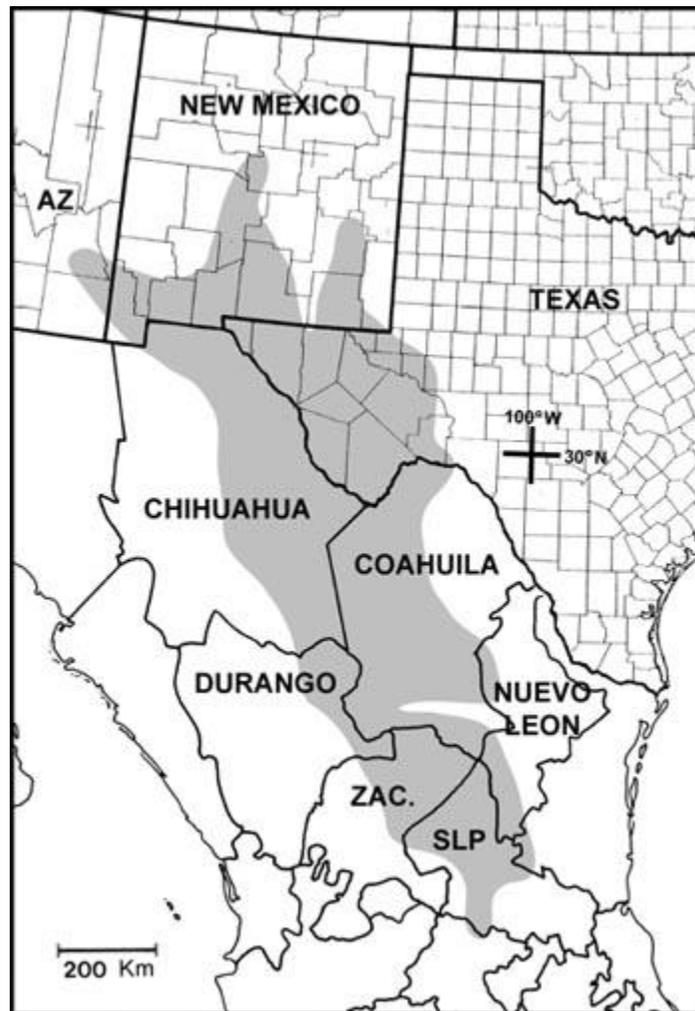
El conocimiento de los ecosistemas que se desarrollan en los sustratos yesosos, es muy relevante para países como Siria, Somalia o Kuwait, cuya extensión de sustratos yesosos ocupa altas proporciones de su superficie, en comparación con el resto de los países donde se ha reportado su presencia (Casby-Horton *et al.*, 2015; Pérez-García *et al.*, 2017) y donde su estudio puede contribuir a su conservación y manejo sostenible.

De manera general, los ambientes yesosos son importantes, debido a que son el hábitat de múltiples especies que se establecen exclusivamente en este sustrato ya que han desarrollado adaptaciones de carácter fisiológico, fenológico y morfológico (Escudero *et al.*, 2015; Pérez-García *et al.*, 2017) que les permiten establecerse y enfrentar las condiciones restrictivas del sustrato. Estas adaptaciones incluyen la tolerancia a los bajos niveles de nutrientes, capas de mucílago en las semillas, la habilidad de sobrepasar las costras físicas, la acumulación de compuestos de azufre, o la secreción de compuestos a través de sus hojas (Lambers *et al.*, 2008; Escudero *et al.*, 2015).

Los ecosistemas yesosos de las regiones estudiadas alrededor del mundo coinciden en la presencia de una alta diversidad de especies, por lo que se les considera *hotspots* de biodiversidad (Escudero *et al.*, 2015). Además, debido a las características restrictivas del suelo, en numerosas ocasiones las especies que albergan son endémicas, por lo que es importante su conocimiento y conservación (Muller *et al.*, 2017).

En el caso del continente Americano, diferentes zonas yesosas han sido identificadas a lo largo del Desierto Chihuahuense (DC) (Fig. 1.1), las cuales se extienden abarcando regiones de Coahuila, Chihuahua, Durango, Nuevo León y San Luis Potosí en México;

Arizona, Nuevo México y Texas en Estados Unidos (Johnston, 1941; Turner y Powell 1979; Muller *et al.*, 2017; Pérez-García *et al.*, 2017).



**Figura 6.1.** Zonas que abarca el Desierto Chihuahuense. Fuente: Moore (2015).

De manera particular, para el Estado de San Luis Potosí, en México, se han realizado aproximaciones para el área que abarcan los sustratos yesosos. Martínez-Montoya *et al.* (2012) han reportado una recopilación de datos en las que aproximan el área que cubren, señalando un total de 397,258 ha.

### **1.1.1. Características de los suelos yesosos**

Los suelos yesosos se encuentran ampliamente distribuidos alrededor del mundo (Casby-Horton *et al.*, 2015; Pérez-García *et al.*, 2017) sin embargo, muestran una estrecha relación con las zonas áridas y semiáridas (Pérez-García *et al.*, 2017).

Esta relación se debe a que en las zonas áridas y semiáridas el yeso tiende a acumularse en los horizontes superficiales del suelo y crea una costra física en la superficie, debido a que la tasa de evaporación es alta (Herrero 2009; Pérez-García *et al.*, 2017), lo que no ocurre en las zonas donde la prevalencia de humedad y flujos de agua no permiten la formación de los horizontes gípsicos. Además, esta condición de humedad conduce a la presencia de suelos relativamente fértiles (Escudero *et al.*, 2015).

Los suelos ricos en yeso, de manera general, presentan una baja capacidad de retención de agua a causa de su bajo contenido de arcillas de silicato. Estudios han demostrado que la infiltración de agua en el sustrato disminuye conforme el contenido de yeso aumenta (Casby-Horton *et al.*, 2015). Además, en suelos con altos contenidos de yeso, la capacidad de intercambio catiónico puede verse disminuida a causa del desbalance en la concentración de iones, debido a un exceso de azufre y calcio y poca retención de fósforo, potasio y nitrógeno; en consecuencia, la disponibilidad de nutrientes en estos suelos es limitada (Escudero *et al.*, 2015).

Por otra parte, las costras físicas que se forman en las capas superficiales de los suelos yesosos, en ocasiones pueden constituir barreras para el establecimiento de semillas y el desarrollo de raíces (Michaud *et al.*, 2013; Escudero *et al.*, 2015). Con respecto a esto, autores han reportado que el contenido de yeso en el sustrato está positivamente correlacionado con la resistencia a la penetración de las raíces y a su vez, esta resistencia incrementa con una baja disponibilidad de agua (Poch y Verplancke, 1997).

Por estas razones, los suelos yesosos se encuentran catalogados como suelos restrictivos, y por consecuencia, en el caso de vegetación, sólo las plantas adaptadas a las características de este sustrato son capaces de establecerse y desarrollar sus ciclos de vida completamente (Mota *et al.*, 2016).

### **1.1.2. Costras biológicas del suelo (CBS)**

Las costras biológicas del suelo son comunidades de organismos que pueden encontrarse en los suelos de las zonas áridas y semiáridas y en algunas pueden representar el principal componente vivo en su cobertura (Belnap y Lange, 2003). Estas comunidades están conformadas por cianobacterias, algas verdes, microhongos, bacterias, líquenes y briofitas que crecen sobre la superficie del suelo o entre sus diferentes capas (Pando-Moreno *et al.*, 2014).

Se ha observado que las CBS tienen influencia sobre el ciclo hidrológico local, la porosidad, rugosidad, estabilidad y textura del suelo, además de contribuir en la retención de agua y acumulación de nutrientes (DeFalco *et al.*, 2001; Belnap y Lange, 2003; Jafari *et al.*, 2004). Debido a ello, están relacionadas con la distribución de recursos en el suelo, y pueden llegar a influir en los patrones de agrupamiento de la vegetación (Su *et al.* 2009).

#### **1.1.2.1. Presencia de costras biológicas del suelo en ecosistemas yesosos**

Las CBS son organismos que han sido reportados en los suelos y subsuelos yesosos alrededor del mundo (Michaud *et al.*, 2013), aunado a esto, se han registrado sus descripciones y diferentes estudios sobre sus interacciones con plantas.

En los suelos de yeso de España, se han realizado diferentes estudios ecológicos y descriptivos (Escudero *et al.*, 2007; Bowker *et al.*, 2011) donde se han identificado especies de líquenes como *Diploschistes diacapis* y *Squamarina lentigera* (Romão y Escudero, 2005; Escudero *et al.*, 2007), que componen a las CBS de esa región.

En el caso de México, las CBS presentes en sustratos yesosos han sido escasamente estudiadas, sin embargo, se han reportado estudios para algunas zonas áridas y semiáridas. Por ejemplo, Pando-Moreno *et al.* (2014) y Molina-Guerra (2013) han reportado la composición de comunidades de CBS en pastizales halófilos-gipsófilos, donde se identifica la dominancia de líquenes (*Endocarpum pusillum*, *Placidium sp.*, *Psora cerebriformis*, *Psora decipiens*, *Psora crenata* y *Xantopharmelia chlorochroa*), así como la presencia de cianobacterias (*Nostoc commune*) y hepáticas (*Oxymitra sp.*), en regiones que abarcan los estados de Nuevo León, San Luis Potosí y Coahuila, en la parte sur del DC.

Por otra parte, los estudios de Concostrina-Zubiri *et al.* (2013, 2014) identificaron CBS conformadas por líquenes (*Acarospora nicolai*, *A. obpallens*, *A. Scabrida*, *A. schleicheri*, *A. socialis*, *A. thelococcoides*, *Cladonia coniocraea*, *Diploschistes diacapsis*, *Endocarpon pusillum*, *Heterodermia tropica*, *Heteroplacidium* aff. *Podolepsis*, *Lecania* sp., *Lecidella* sp., *Peltula michocanensis*, *Placidium lacinulatum*, *Placopyrenium* sp., *Psora ictérica* y *Trapelia* aff. *coarctata*), briófitas (*Aloina* sp., *Bryum* sp., *B. argenteum* y *Riccia* sp.) y cianobacterias en una zona semiárida con sustrato calcáreo en el Estado de Jalisco (región centro de México).

En este sentido, estudios en zonas áridas en San Luis Potosí también se han realizado por Jiménez-Aguilar *et al.*, (2009), donde se identificaron comunidades dominadas por líquenes de los géneros *Acarospora*, *Lecidea*, *Endocarpon*, *Lecidella* y *Diploschistes*, además del género *Calothrix* de cianobacterias, sin embargo, el sustrato que se reporta no es yesoso, al igual que las caracterizaciones realizadas en el Valle de Tehuacán por Rivera-Aguilar *et al.* (2006). En esta zona se identificaron las cianobacterias *Scytonema javanicum*, *Microcoleus paludosus* y *Chroococcidiopsis* sp.; musgos de las familias Pottiaceae y Bryaceae, así como los líquenes *Placydium squamulosum* y *Lepraria* spp.

#### **1.1.2.2. Costras biológicas del suelo y su relación con el banco de semillas**

Como se mencionó anteriormente, las CBS pueden ejercer un efecto sobre la vegetación que se desarrolla sobre los sustratos yesosos (Su *et al.* 2009; Escudero *et al.*, 2015). De esta manera pueden tener una influencia indirecta sobre el banco de semillas, debido a que las especies presentes en la superficie producen las semillas que pueden entrar al banco (Caballero *et al.*, 2008; Luzuriaga *et al.*, 2012).

Sin embargo, su efecto de forma directa se da por su influencia sobre las semillas de las especies que entran al banco, al ejercer el papel de trampas o captadores o por el contrario, funcionar como barreras físicas para su entrada (Prasse y Bornkamm, 2000; Belnap y Lange, 2003; Li *et al.*, 2005). Esta característica puede atribuirse a su morfología externa, ya que se ha observado que las costras rugosas tienen la capacidad de captar más semillas que las costras con superficies más lisas (Rivera-Aguilar *et al.*, 2005).

Las semillas por su parte, tienen características que pueden influir también en la interacción con la CBS, por ejemplo, la presencia de capas mucilaginosas que sirven para anclar las semillas al suelo (Romão y Escudero, 2005).

Todos estos factores en conjunto pueden determinar la estructura final del banco de semillas. Por ejemplo, Peralta *et al.* (2016) observaron el efecto que tiene la CBS sobre la disminución de la riqueza y abundancia del banco de semillas en una comunidad de gipsófilas en España, detectando este efecto a una escala espacial fina.

### **1.1.2.3. Costras biológicas del suelo y su efecto en la germinación y establecimiento de plantas**

El efecto que tienen las CBS sobre la germinación y establecimiento de plantas es altamente variable y dependiente de diferentes factores (Escudero *et al.*, 2015). En este sentido, se ha observado que la presencia de CBS puede tener un efecto positivo sobre la producción de biomasa vegetal que se desarrolla sobre ella (DeFalco *et al.*, 2001). Aunado a ello, en un estudio reportado por Tye *et al.* (2017), en donde la CBS fue perturbada, se observaron efectos positivos sobre la germinación y supervivencia, en contraste con la presencia de CBS no perturbada (control).

En ocasiones, los efectos de la CBS sobre la germinación no son significativos (Mendoza Aguilar *et al.*, 2014), o pueden ser negativos (Deines *et al.*, 2007) al presentarse disminución de riqueza y diversidad de plantas, como en el estudio reportado por Luzuriaga *et al.* (2012) para una comunidad de plantas anuales en presencia de condiciones de disponibilidad hídrica alta y presencia de CBS.

El efecto de las CBS puede estar determinado por la identidad de las especies que componen a las comunidades de la costra, con énfasis en las especies dominantes, como se ha observado por Escudero *et al.* (2007) y Serpe *et al.* (2008).

En cuanto a los estudios realizados en México, Pando-Moreno *et al.* (2014) evaluaron la presencia de la CBS sobre la germinación de plantas endémicas de los suelos de yeso del Altiplano Potosino, demostrando que para las especies herbáceas *Frankenia gypsophila*, *Muhlenbergia arenicola* y *Sartwellia mexicana* las CBS no ejercen un efecto significativo sobre la germinación.

Por su parte, Rivera-Aguilar *et al.* (2005), evaluaron las comunidades que conforman la costra del Valle de Tehuacán, una zona semiárida de la región centro de México, sobre la germinación de plantas vasculares, obteniendo resultados positivos ante la presencia de CBS.

### **1.1.3. Vegetación de los ecosistemas yesosos en el mundo**

En cuanto al nombre que reciben las plantas presentes en los suelos yesosos, la etimología de la palabra nos dirige al término “gipsófitos”, que se deriva del griego gipso- “yeso” y fito- “planta” (mencionado en Mota *et al.*, 2016). En este sentido, existen una clasificación para los gipsófitos de acuerdo a su comportamiento en el sustrato, siendo gipsófitas estrictas aquellas plantas que crecen exclusivamente en suelos yesosos, y gipsóvagas aquellas que se presentan en sustratos yesosos pero que también tienen una distribución en sustratos menos restrictivos (Mota *et al.*, 2009; Pérez-García *et al.*, 2017). Aunado a esto, el término “gipsófila” se ha usado para describir a las plantas que se presentan en sustratos yesosos de manera general (Mota *et al.*, 2016), por lo que en este estudio, nos referiremos como gipsófitos a aquellas especies que tienen una presencia estricta en los sustratos yesosos, mientras que gipsófilas serán aquellas plantas que están adaptadas a los suelos yesosos pero que no son exclusivas de él.

#### **1.1.3.1. Vegetación de los ecosistemas yesosos en México**

En México, se ha reportado que los ecosistemas yesosos se distribuyen dentro del Desierto Chihuahuense donde albergan alrededor de 200 especies de gipsófilas contenidas en alrededor de 35 familias (Alexander *et al.*, 2014). En ellos se han realizado diferentes listados florísticos, al igual que estudios ecológicos que se mencionan a continuación.

Un listado florístico relevante debido a que es el primero del que se tiene registro sobre los ecosistemas yesosos a lo largo del DC, es el realizado por Johnston (1941), donde catalogó 38 especies como plantas gipsófilas.

Adicionalmente, se han reportado listados florísticos para zonas áridas y semiáridas del Norte de México, aledañas a suelos yesosos o suelos con presencia de yeso pero que no están catalogados como yesosos por la presencia y/o dominancia de otros compuestos, (Rzedowski, 1957; Hinton y Hinton, 1995; Villarreal-Quintanilla, 2001; González *et al.*, 2007; Estrada-Castillón *et al.*, 2010), y un estudio general del Desierto Chihuahuense

(Villarreal-Quintanilla *et al.*, 2017), donde menciona algunas especies que se observaron en sustratos yesosos.

Posterior a Johnston, Meyer *et al.* (1992), desarrollaron un estudio en México donde determinan que la composición y profundidad de los suelos influye sobre el establecimiento de las plantas gipsófilas.

En Norteamérica, Moore *et al.* (2014) han estudiado la estructura filogenética de especies gipsófitas y gipsóvagas que se desarrollan en sustratos yesosos. Entre esos estudios se ha incluido al género *Tiquilia* subg. *eddyi* (Boraginaceae) (Moore *et al.*, 2006, 2007).

Sin embargo, de manera general, estos estudios han consistido en evaluar condiciones en campo y ninguno se ha llevado a nivel laboratorio o invernadero, además de que la mayoría están enfocados sólo en una o ciertas especies y no en toda la comunidad. Por este motivo, no hay reportes en donde se manipulen experimentalmente factores bióticos o abióticos de interés que podrían influir sobre las comunidades de gipsófilas. Esto es importante ya que con base en el IPCC (2008), se proyectan escenarios de cambio climático global donde factores como la precipitación en las zonas áridas y semiáridas, se verán afectados con su disminución. Por esta razón, conocer los efectos de la variación de la disponibilidad de agua sobre el desarrollo de estas comunidades de plantas, mediante su manipulación *ex situ*, resulta fundamental.

#### **1.1.3.1.1. Plantas gipsófilas y rasgos funcionales**

Los rasgos funcionales son características que presentan las especies que determinan la probabilidad de supervivencia y/o reproducción de las plantas en diferentes condiciones ambientales (Hodgson *et al.*, 1994; Escudero *et al.*, 2015), y pueden otorgar información sobre la capacidad de una especie o incluso de una población para responder ante cambios ambientales (Hunter y Gibbs, 2007).

Estos rasgos pueden ser altura, peso de la semilla, tamaño de la hoja, área foliar específica, succulencia, número de semillas y capas mucilaginosas en ellas, y/o profundidad de las raíces (Agami, 1987; Parsons, 1976; Frankham *et al.* 2002). La plasticidad que presentan estos rasgos puede otorgar a la planta la capacidad de adaptarse a los cambios ambientales, lo que se refleja en un mejor desempeño y ayuda a la prevalencia de sus

poblaciones (Jump *et al.*, 2009; Matesanz *et al.*, 2010). Determinar rasgos funcionales generales para las plantas gipsófilas es complicado debido a su diversidad, sin embargo, sus características xerofíticas podrían ser un factor común (Escudero *et al.*, 2015).

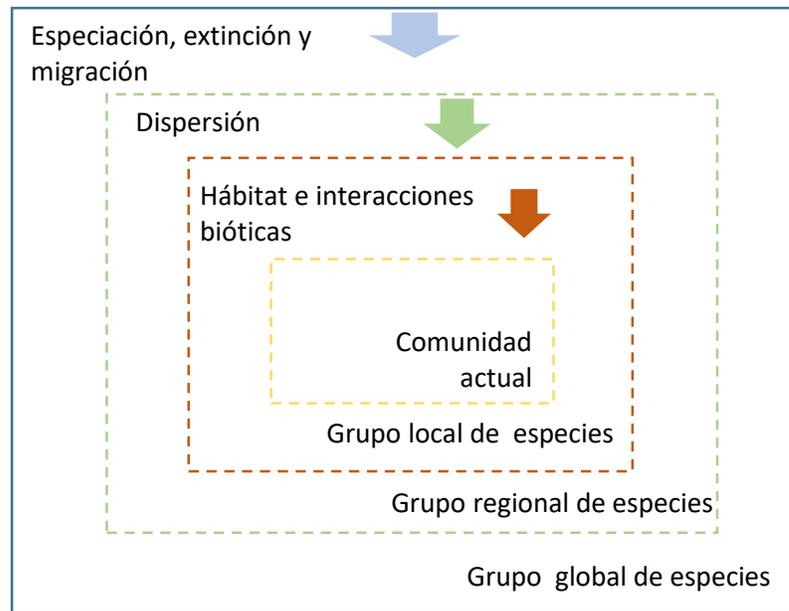
## **1.2. Ensamblaje de comunidades vegetales**

El ensamblaje de comunidades vegetales ha sido definido por diferentes autores que, de manera general, se refieren a él como un conjunto de procesos de selección de ciertas especies del grupo regional de especies con base en su tolerancia a un ambiente físico y a la presencia de otros organismos (interacción biótica), para dar lugar a la composición y abundancia de especies dentro de la comunidad (Bastow-Wilson, 2004; Kraft y Ackerly, 2014).

Esto se deriva a partir de un grupo de especies que son potenciales colonizadoras de la comunidad (Ricklefs, 1987; Kraft y Ackerly, 2014). A su vez, este grupo ha sido determinado por interacciones ecológicas y procesos evolutivos y biogeográficos que contribuyeron a la variación de su diversidad y composición (Kraft y Ackerly, 2014).

A partir del grupo de especies se da lugar un proceso jerárquico modulado por “reglas de ensamblaje” (Götzeberg *et al.*, 2012), definidas como un proceso ecológico y de selección de especies a partir de un grupo regional, que permiten a fenotipos particulares establecerse y persistir, lo cual determina la configuración de la comunidad (Keddy, 1992; Bastow-Wilson, 2004). Adicionalmente, el término “reglas de ensamblaje” ha sido equiparado con el concepto de “filtros” (Götzeberg *et al.*, 2012).

El proceso de ensamblaje de comunidades se ha propuesto de manera general como se observa en la Fig. 1.2.



**Figura 1.2.** Diagrama del proceso de ensamblaje y los filtros que actúan en el filtrado de especies, adaptado de Götzenberger *et al.* (2012).

### 1.2.1. Ensamblaje de comunidades en ecosistemas yesosos

El ensamblaje de comunidades en ecosistemas yesosos alrededor del mundo ha sido escasamente estudiado, a pesar de la representativa extensión superficial (1, 421,692 km<sup>2</sup>) que ocupan estos ambientes (Casby-Horton *et al.*, 2015).

Se han reportado diversos estudios donde se aborda el ensamblaje de comunidades de plantas en zonas áridas (Chacón-Labela *et al.*, 2016; Molina-Venegas *et al.*, 2016; Raafat *et al.*, 2016), sin embargo, los muy pocos que se han desarrollado en ecosistemas yesosos han tenido lugar en comunidades gipsófilas de España (Luzuriaga *et al.*, 2012; 2015; 2018; Peralta *et al.*, 2016; Pescador *et al.*, 2018). En esos estudios se aborda el ensamblaje de comunidades al evaluar los procesos o filtros que determinan la configuración de la comunidad. De esta forma se ha identificado que existen factores bióticos (*e.g.* presencia de competidores potenciales, depredadores o parásitos, interacciones con otras plantas y con CBS) y abióticos (*e.g.* abundancia de recursos, tipo de suelo y disponibilidad de agua) (Fox, 1987; Luzuriaga *et al.*, 2015) que ejercen un efecto de filtrado durante el proceso de ensamblaje para las comunidades de plantas anuales gipsófilas del Mediterráneo (Luzuriaga

*et al.*, 2012), lo cual se ve reflejado en la composición de especies y en la estructura de la comunidad (Bastow-Wilson, 2004; Götzenberger *et al.*, 2012).

En este sentido, los estudios realizados en ecosistemas yesosos han comprobado que el agua actúa como un filtro que determina la riqueza y diversidad de la comunidad vegetal (Luzuriaga *et al.*, 2012). Con respecto a esto, un estudio reciente de jardín común que evaluó las respuestas de las comunidades de plantas anuales en ecosistemas yesosos del centro de la Península Ibérica, demostró que ante la disminución de disponibilidad hídrica en torno al 25 % y 33 %, las comunidades muestran una gran resiliencia, y que sólo en condiciones de sequía extrema comienzan a observarse diferencias significativas en la disminución de riqueza y abundancia (Peralta *et al.*, en prensa).

Con base en la información presentada anteriormente, este trabajo plantea la evaluación del filtro abiótico modulado por la disponibilidad hídrica, puesto que se ha demostrado que en el caso de comunidades de plantas en zonas áridas y semiáridas, el agua es un factor primordial que tiene efecto sobre la vegetación, ya sea sobre la germinación, el crecimiento, la supervivencia y/o la reproducción de las especies de plantas (Noy-Meir, 1973; Luzuriaga *et al.*, 2012; Peralta *et al.*, 2016). Esta evaluación se realizó mediante la variación de la disponibilidad hídrica; por encima del promedio (300%) con la intención de eliminar el filtrado que ejerce la disminución de la disponibilidad de agua y dar la oportunidad de que las especies germinen sin restricciones, y por debajo del promedio (75 %) para conocer los efectos de la disminución de esta disponibilidad sobre la comunidad.

## **HIPÓTESIS**

La variación de la disponibilidad hídrica en un 300 %, 150 % y 75 %, con respecto al promedio de precipitación durante el periodo de implementación del experimento, actuará como un determinante del establecimiento de especies a partir del grupo regional. Esto se traduciría en una reducción de la riqueza y la diversidad en el escenario de baja disponibilidad (75 %), en comparación con los tratamientos de media (150 %) y alta disponibilidad hídrica (300 %), así como en cambios en la composición de especies y, por lo tanto, en el ensamblaje final de las comunidades.

Las CBS tendrán un efecto positivo sobre la abundancia del banco de semillas, debido a su estructura exterior rugosa, dada por la presencia de líquenes, musgos y cianobacterias, que le permiten acumular mayor cantidad de semillas.

## **OBJETIVO GENERAL**

Evaluar el efecto de diferentes escenarios de disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje de la comunidad de plantas gipsófilas.

### **Objetivos específicos**

Estudiar el efecto de tres escenarios de disponibilidad hídrica sobre la estructura de la comunidad.

Evaluar el efecto de los tres escenarios de disponibilidad hídrica sobre la composición de la comunidad de plantas.

Evaluar la densidad del banco de semillas germinable que se forma en zonas con presencia de CBS en contraste con zonas de suelo desnudo.

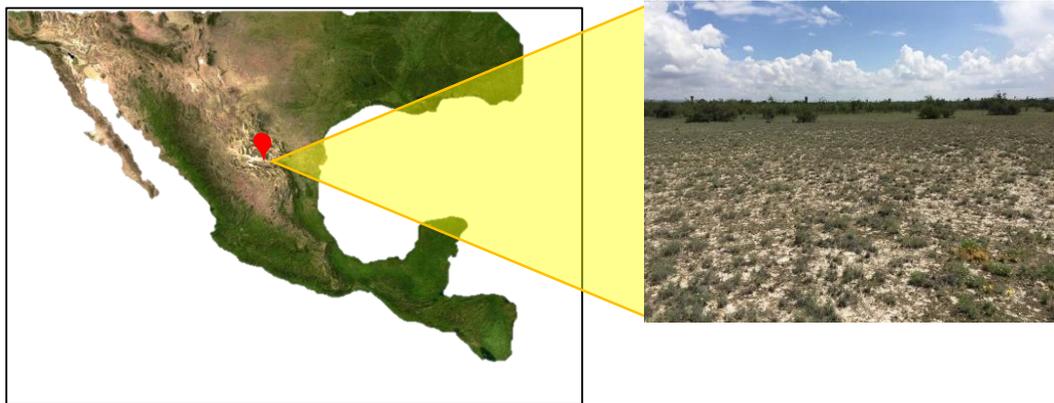
Identificar las especies que componen la vegetación en una zona de sustrato yesoso del Noroeste del Estado de San Luis Potosí.

Determinar los valores de los principales rasgos morfológicos de las especies del sitio.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. Sitio de estudio

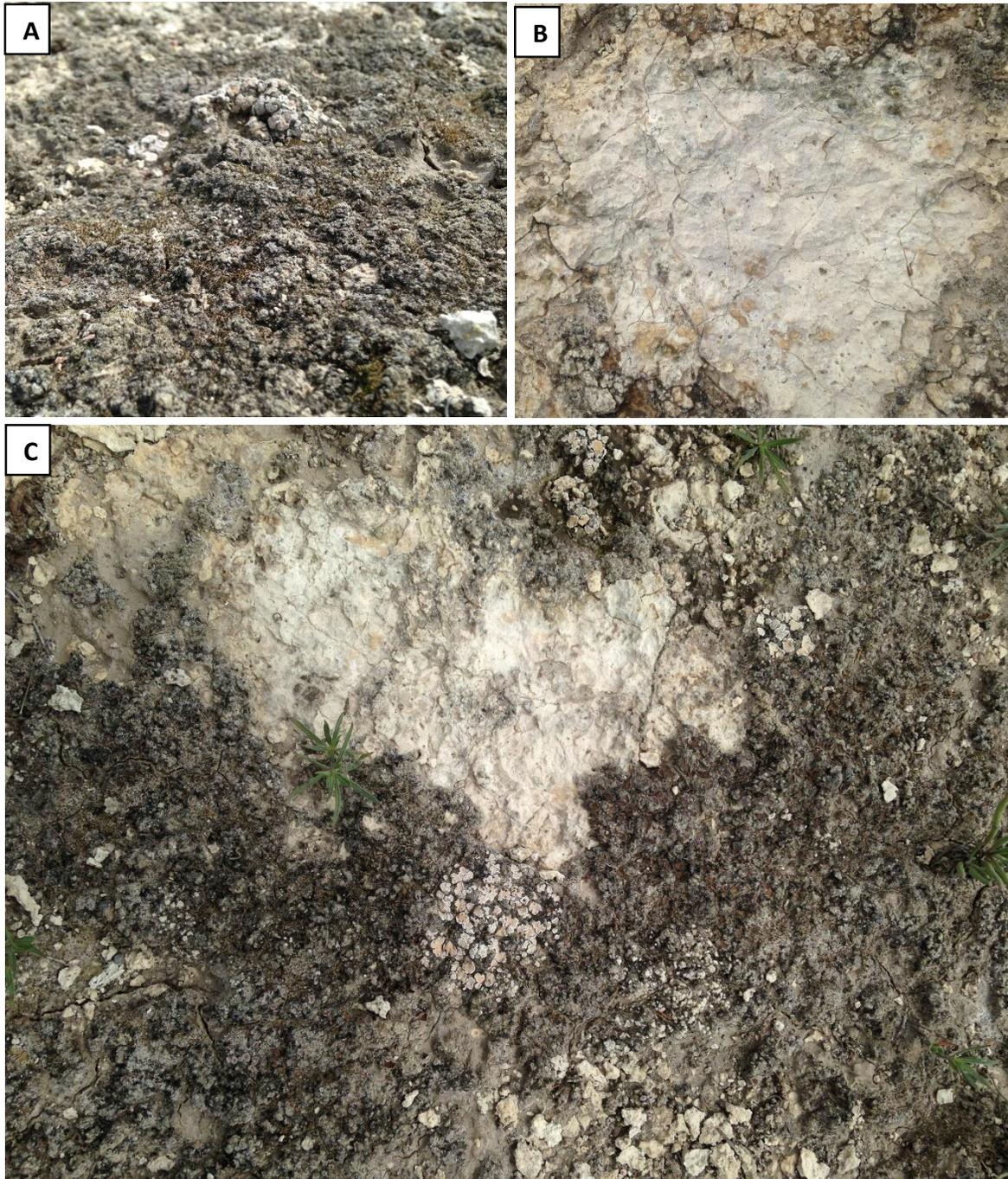
El sitio de estudio está localizado en ‘El Llano’, municipio de Vanegas, en el estado de San Luis Potosí, México (Fig. 2.1). Se ubica dentro de las coordenadas 24° 12’ 25” – 100° 54’ 31”, a una altitud de 1715 msnm. Tal sitio se encuentra a 1 km de la comunidad rural “El Gallo”, SLP, y aproximadamente a 3 km se encuentran campos de cultivos agrícolas.



**Figura 2.1.** Sitio de estudio y vegetación gipsófila en Vanegas, San Luis Potosí, México.

La temperatura media anual en el sitio es de 17.4 °C y la precipitación de 269.9 mm (Servicio Meteorológico Nacional, período 1981-2010).

El sitio de estudio cuenta con una matriz de suelo conformada por parches de vegetación, de CBS y de suelo desnudo. En cuanto a las CBS, no existen caracterizaciones reportadas en literatura, sin embargo, con base en observaciones del equipo de trabajo, se observó a grandes rasgos la morfología superior, la cual destaca por ser de apariencia más rugosa en comparación con el suelo desnudo (Fig. 2.2.).



**Figura 2.2.** Superficie rugosa de la CBS en el sitio de estudio (A), en comparación con zonas de suelo desnudo (B). Panorama general de la matriz de suelo que contiene parches de CBS y áreas de suelo desnudo (C).

Cabe destacar que en el sitio de estudio existe la presencia de *Cynomys mexicanus*, una especie de mamífero endémica considerada en peligro de extinción (NOM-059-SEMARNAT-2010), la cual es conocida como “perrito de la pradera” o “perrito llanero”. Esta especie tiene una distribución que abarca los estados de Nuevo León, Coahuila y San Luis Potosí, en colonias que cubren aproximadamente 25, 000 ha (Ruíz Ayma *et al.*, 2016). En el Estado de San Luis Potosí se han reportado colonias activas en la región “El Gallo”, zona aledaña a nuestro sitio de estudio, las cuales representan aproximadamente el 2% de las poblaciones activas totales registradas en México. Estas áreas, caracterizadas por presentar vegetación halófila y gipsófila, proporcionan un hábitat óptimo para que los perritos de la pradera se alimenten de pastos y otras herbáceas, teniendo como resultado una vegetación con baja altura (Treviño-Villarreal *et al.*, 1998), con la posibilidad de intervenir en los procesos de ensamblaje de la comunidad. Sin embargo, ese no fue objeto del presente estudio.

## **2.2.Caracterización de la cobertura vegetal**

Para caracterizar la cobertura vegetal del sitio se realizó la selección aleatoria de 10 cuadrantes con dimensiones de 1m x 1m, teniendo en cuenta que estuvieran separados con al menos dos metros de distancia de zonas con arbustos. En cada cuadrante se estimó de manera visual el porcentaje de cobertura vegetal para cada especie presente, así como los porcentajes de suelo desnudo, de CBS y de heces.

Con los promedios del porcentaje de cobertura de cada especie se calcularon los índices de riqueza ( $S$ ) y de diversidad de especies (Inverso de Simpson-  $1/D$ ) para cada cuadrante. Estos índices se explicarán con detalle más adelante.

## **2.3.Colecta de ejemplares en campo para la medición de rasgos morfológicos funcionales**

En el sitio de estudio se realizó la identificación de cinco especies anuales y siete especies perennes. Las cinco especies anuales fueron colectadas en dos visitas durante los meses de agosto y septiembre de 2017 (Fig. 2.3.), para la medición de rasgos funcionales morfológicos. Como soporte para la confirmación de la familia, género, especie y descriptor de cada especie, se consultaron las bases de datos contenidas en los sitios web “The Plant List y Tropicos” y también se consultó el Herbario Isidro Palacios de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

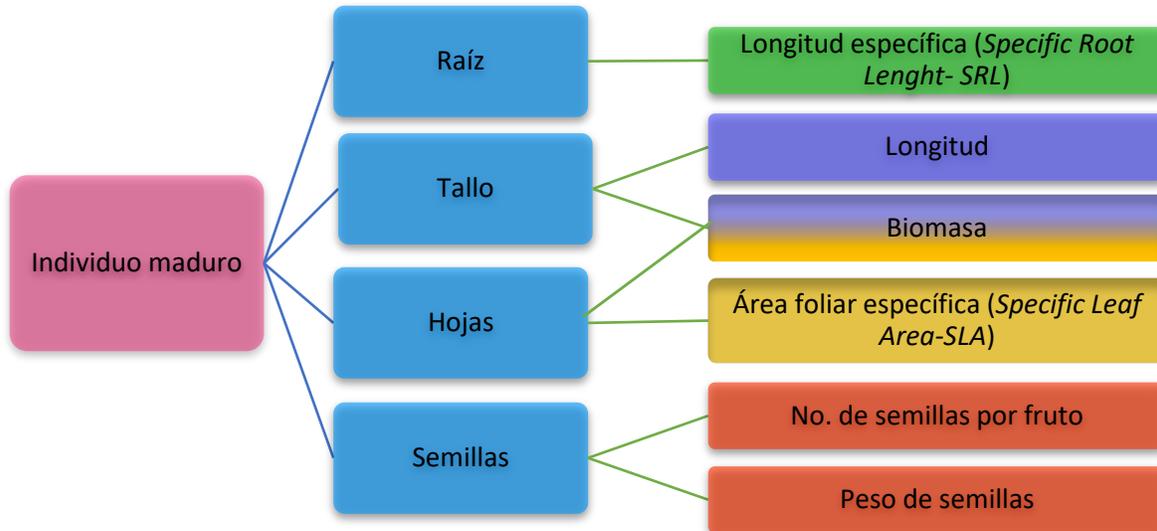


**Figura 2.3.** Colecta de especies en campo.

Para la medición de rasgos funcionales en el laboratorio se colectaron 10 individuos maduros de cada especie anual, con base en el protocolo de Cornelissen *et al.* (2003), dividiéndose en rasgos funcionales de raíz, de tallo, de hojas y de semillas (Fig. 2.4). Los ejemplares se obtuvieron de sitios abiertos a no menos de 2 m de distancia de las zonas arbustivas (con excepción de *Dicranocarpus parviflorus*, que sólo se encontró en zonas aledañas a arbustos). Los valores de los rasgos funcionales para cada especie correspondieron al promedio de los 10 individuos colectados.

#### **2.4. Rasgos funcionales de ejemplares de campo**

Se seleccionaron seis rasgos funcionales morfológicos a medir en los ejemplares de las especies de campo. Se determinaron estos rasgos debido a que abarcan a los cuatro órganos de la planta y ofrecen información sobre el uso de recursos y sus adaptaciones morfológicas para vivir en estos ambientes (Cornelissen *et al.*, 2003).



**Figura 2.4.** Rasgos funcionales por medir en individuos maduros colectados en campo.

A continuación se describe el proceso de medición de rasgos funcionales con base en el protocolo de Cornelissen *et al.* (2003).

Raíz:

*Longitud Específica de la Raíz (SRL, por sus siglas en inglés).* Para determinar la longitud específica de la raíz se midió la longitud de la raíz principal sana. Posteriormente se tomó la raíz libre de partículas de suelo o materia orgánica ajena a ella (Fig. 2.5.) y se puso a una temperatura de 60 °C durante 48 horas para obtener su peso seco constante. Finalmente se obtuvo la relación longitud/peso seco y se reportó en m/g.



**Figura 2.5.** Muestra de la especie *Euphorbia mendezi* antes del proceso de limpieza de raíces.

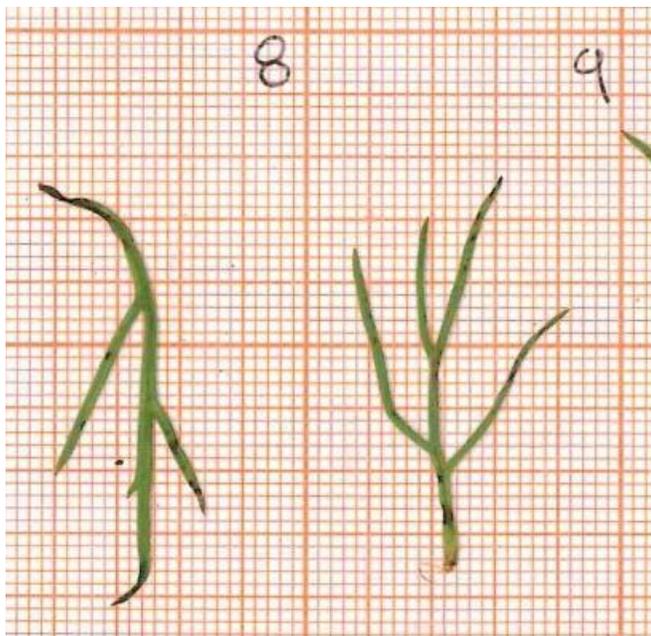
Tallo:

*Longitud aérea.* Se midió la longitud del tallo más largo con hojas sanas, desde la base de la planta. Este rasgo se reportó en metros.

*Biomasa.* Se tomaron los tallos y hojas sanas correspondientes a la parte aérea de la planta y se obtuvo su masa seca después de mantenerlas en condiciones de 60°C durante 48 horas. Se reportó en g.

### Hojas:

*Área foliar específica (SLA)*. Se tomaron 10 hojas de cada individuo del segundo tercio del tallo. Posterior a ello, se escanearon y su área fue calculada con el software ImageJ (Fig. 2.6.). Su peso seco se obtuvo después de exponerlas a 60°C durante 48 horas. Los valores extremos detectados en cada individuo fueron descartados para el análisis estadístico. Finalmente se obtuvo la relación área/peso seco la cual fue reportada en mm<sup>2</sup>/mg.

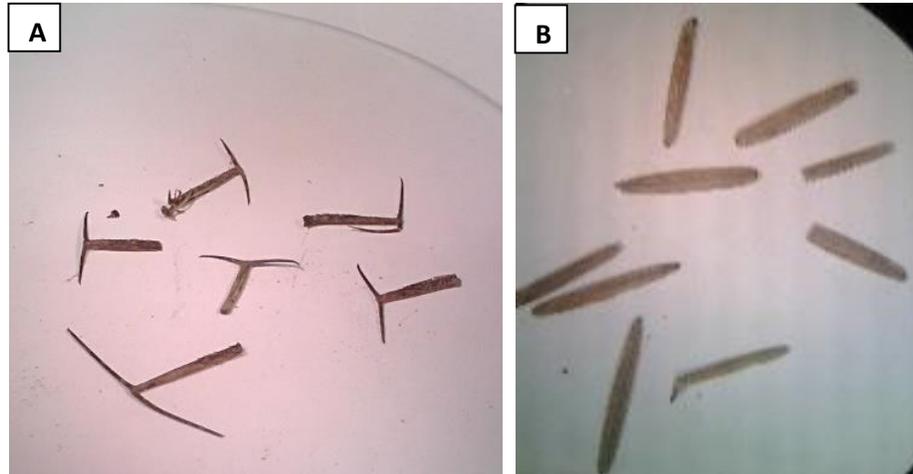


**Figura 2.6.** Escaneo de hojas de *Dicranocarpus parviflorus* para medición de área foliar.

### Semillas:

*Número de semillas por fruto*. El número de semillas por fruto se determinó tomando 10 frutos de cada individuo y contabilizando sus semillas, a partir de ello se obtuvo un promedio de los 10 frutos de cada individuo.

*Peso de semillas*. Dependiendo del tamaño de las semillas de cada especie, se formaron grupos de 10 o 100 semillas por individuo y se determinó su peso promedio tomando en cuenta a los 10 individuos de cada especie. Con base en esto, se reportó el peso de una semilla. Cabe destacar que en caso de existir estructura dispersora, esta fue eliminada exponiendo únicamente la semilla (Fig. 2.7).



**Figura 2.7.** Semillas de *D. parviflorus* con estructura dispersora presente (A) y removida (B).

A partir de la medición de rasgos funcionales se realizó una base de datos que describe morfológicamente a cada especie colectada en el sitio de muestreo y se procedió a realizar la comparación de las especies del sitio de estudio con las reportadas en literatura. Esta base de datos será de utilidad para contribuir a la descripción de especies presentes en ecosistemas yesosos a nivel regional y global, y se integrará en las bases de datos de los proyectos GYPWORLD y AGORA.

## 2.5. Experimento 1- Evaluación de tres escenarios (tratamientos) de disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje final de una comunidad gipsófila del Altiplano Potosino

### 2.5.1. Diseño experimental

Con base en los datos meteorológicos de la estación 00024094 VANEGAS (23°53'07" N - 100°57'05" W, Fig. 2.8), la cual es la más cercana al sitio de estudio (aproximadamente 36 km en línea recta), se determinaron tres tratamientos de riego tomando datos de los eventos de precipitación registrados en la zona en los últimos 30 años durante el periodo agosto-noviembre (periodo de implementación del experimento en invernadero).

A partir de ello, el tratamiento **1** consistió en 270 mm/m<sup>2</sup> de riego durante agosto-noviembre, lo que equivale aproximadamente a tres veces la cantidad de precipitación promedio presentada en el sitio durante el periodo del experimento (300 %). El tratamiento **2** consistió de 135 mm de riego, equivalente a la mitad del tratamiento 1 (150 %) y el tratamiento **3** consistió de 67.5 mm, cantidad equivalente a un cuarto del tratamiento 1 (75 %) (Tabla 2.1).

Además, a partir del histórico climatológico de 30 años, se obtuvieron los datos de los años en los cuales se presentó la precipitación aplicada en los tres tratamientos de riego, así como el promedio de precipitación en el sitio durante la temporada de lluvias, que abarca el periodo abril – noviembre (últimas dos columnas de la tabla 2.1).

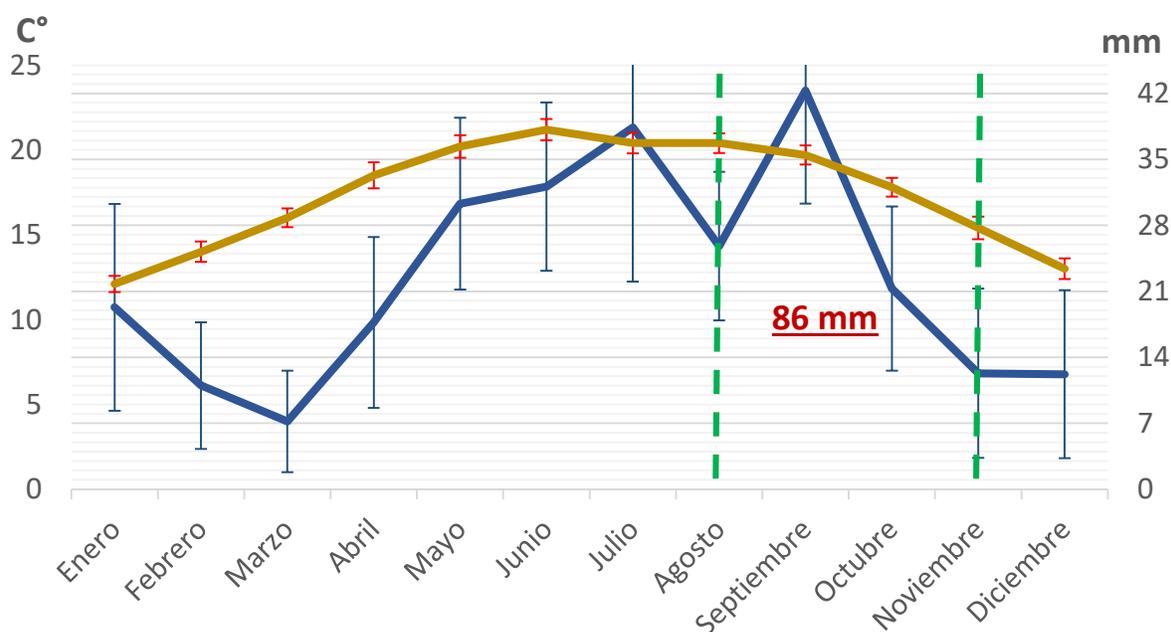
**Tabla 2.1.** Escenarios de disponibilidad hídrica aplicados en el experimento 1.

Tratamiento	Periodo de experimento: agosto - noviembre 2017		Número de años en que se presentó la precipitación aplicada (1981-2010)	Promedio de precipitación durante la temporada de lluvia (abr-nov, 1981-2010)
	Promedio en campo durante el periodo de experimento	Cantidad aplicada en experimento (x 3)		
1 (alta disponibilidad)	<u>86 mm</u>	270 mm	3	215.6 mm

2 (media disponibilidad)	43 mm	135 mm	3	
3 (baja disponibilidad)	21.5 mm	67.5 mm	2	

El 20 de marzo de 2017 se llevó a cabo la colecta de muestras de suelo. Esta se realizó con estructuras de metal, con características de 30 cm de diámetro y 5 cm de profundidad que se introdujeron en la superficie del sustrato y se sustrajeron con ayuda de una pala.

El muestreo se realizó de manera aleatoria y en él se colectaron un total de 90 muestras de suelo, las cuales contaron con parches de CBS y suelo desnudo. Fueron almacenadas en charolas y transportadas a un invernadero de la División de Ciencias Ambientales del IPICYT, en la ciudad de San Luis Potosí, SLP, México (Fig. 2.9). La estructura de las muestras se mantuvo íntegra en la medida de lo posible durante su almacenamiento, transporte y traspaso a las unidades experimentales (macetas).



**Figura 2.8.** Diagrama ombrotérmico de Vanegas, SLP del periodo 1981-2010. La estación meteorológica No. 000240994 es la más cercana al sitio de muestreo. La línea azul representa la precipitación y la línea marrón la temperatura. Entre líneas punteadas verdes se presenta el promedio de precipitación histórica acumulada en campo

durante el periodo de implementación del experimento, que corresponde a 86 mm de lluvia.

Para implementar el experimento 1, se utilizaron macetas de 30 cm de diámetro y 27 cm de profundidad, en las cuales se agregó una base de suelo yesoso comercial desprovisto de semillas hasta abarcar una profundidad de 20 cm aproximadamente. Sobre esta base se colocaron las muestras de suelo extraídas previamente, aleatorizando los tratamientos de riego y utilizando identificadores por colores para indicar cada uno de ellos. En total se colocaron treinta repeticiones por cada tratamiento, dando un total de 90 macetas colocadas de manera aleatoria.



**Figura 2.9.** Experimento 1 implementado en invernadero.

El riego se realizó semanalmente, de manera manual. El registro de la emergencia de plántulas se llevó a cabo cada dos días. El periodo de duración del experimento fue de tres meses, iniciando el 14 de agosto y finalizando con el último registro de emergencia el 24 de noviembre de 2017.

### **2.5.2. Variables de respuesta**

Las variables de respuesta registradas para este experimento fueron la riqueza y abundancia de especies. Estas se obtuvieron a partir de una primera clasificación por morfo especie, con ello se obtuvo una matriz de riqueza y abundancia preliminar.

Posteriormente, para realizar la identificación de las especies que se presentaron en las comunidades de los diferentes tratamientos se procedió a realizar una revisión bibliográfica. Se utilizaron listados florísticos y estudios ecológicos para corroborar las especies (Johnston, 1941; Meyer *et al.*, 1992; Villarreal-Quintanilla *et al.*, 2001; Huerta-Martínez *et al.*, 2004; Estrada-Castillón *et al.*, 2010; Villarreal-Quintanilla *et al.*, 2017). Además, se recurrió a la colaboración del “Herbario Isidro Palacios-SLPM-UASLP”, de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí para realizar las identificaciones.

El monitoreo de germinación y emergencia se realizó desde la segunda semana de riego hasta tres semanas después de haber finalizado los tratamientos, cuando ya no se presentó emergencia de ninguna plántula en ningún tratamiento.

La matriz de abundancias final presentó seis especies, y esta se utilizó para realizar los análisis estadísticos de las diferentes comunidades.

### **2.5.3. Análisis estadísticos**

Para la evaluación del efecto de la disponibilidad hídrica se realizaron diferentes análisis estadísticos para comparar las respuestas entre tratamientos y conocer estadísticamente si existe un efecto de los mismos sobre el ensamblaje final de la comunidad vegetal. Estos se describen a continuación.

### **2.5.4. Análisis de abundancia**

#### **2.5.4.1. Curvas rango-abundancia.**

En este tipo de análisis, las especies son graficadas a lo largo de un eje horizontal. De esta manera, se basan en el rango de especies en orden decreciente en cuanto a su abundancia. Estas curvas facilitan la comparación entre diferentes grupos de ensamblajes (Magurran, 2004). Aunado a esto, se pueden aplicar transformaciones logarítmicas al eje de abundancia para enfatizar las diferentes secciones de la curva y que las especies puedan ser visualizadas de mejor manera (Clarke y Warwick, 2001).

Se realizaron curvas rango-abundancia, con la finalidad de explorar la estructura de las comunidades en los diferentes tratamientos de manera gráfica mediante los patrones de abundancia, así como saber si existen especies dominantes o raras de acuerdo a su abundancia y su identidad.

#### **2.5.4.2. Análisis de varianza (ANOVA) para la comparación del total de plantas promedio presentes en cada tratamiento.**

Este análisis prueba la hipótesis de que las medias de dos o más conjuntos de datos son iguales. Un ANOVA evalúa la importancia de uno o más factores al comparar las medias de la variable de respuesta en los diferentes niveles de los factores. La hipótesis nula establece que todas las medias de los conjuntos de datos (medias de los niveles de los factores) son iguales mientras que la hipótesis alternativa establece que al menos una es diferente (Clarke y Warwick, 2001).

Se realizó un ANOVA para conocer la existencia de diferencias significativas entre las abundancias totales de todas las especies presentes en cada tratamiento, donde la variable dependiente fue la abundancia total promedio en cada uno de los tres tratamientos. Posterior a ello se realizó una prueba de Tukey para conocer las diferencias entre tratamientos.

#### **2.5.5. Análisis de riqueza**

La riqueza está dada por el número total de especies  $S$  (Clarke y Warwick, 2001). Para conocer la existencia de diferencias significativas entre la riqueza promedio presentada en cada tratamiento, se realizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM). Los GLM son una extensión de los modelos lineales, pero que permiten utilizar distribuciones no normales para la variable de respuesta (Martínez-Duro *et al.*, 2012). En este caso, como la riqueza es una variable con valores discretos utilizamos la función de enlace Poisson y el link = log. Posterior a ello se realizó una prueba de Tukey con base en el modelo GLM para conocer las diferencias entre grupos y una prueba de la razón de verosimilitudes o “Likelihood Ratio Test” para conocer la significancia del modelo.

## **2.5.6. Análisis de diversidad**

### **2.5.6.1. Índice inverso de Simpson (1/D)**

La comparación de la diversidad entre comunidades de cada tratamiento se realizó con base en el índice de diversidad de Simpson (1/D). Este índice funciona de acuerdo a proporciones como lo indica la Ec. 1.

$$1/D = \frac{1}{(\sum Pi^2)} \quad (\text{Ec. 1})$$

Donde  $P_i$  es la proporción de los individuos de la  $i$ -ésima especie con respecto al número total de individuos.

Se utilizó el inverso de Simpson para evaluar la diversidad de las comunidades ya que es uno de los índices de diversidad más significativos y robustos, debido a que no se ve tan afectado por el número total de especies en comparación con otros índices. Con este índice es posible evaluar la contribución relativa de las especies. Como resultado, entre más equitativas son las abundancias de las especies que componen a la comunidad, mayor es la diversidad, lo que se traduce en el incremento del valor de 1/D (Magurran, 2004).

Para la determinación estadística de diferencias entre tratamientos con respecto a su diversidad promedio se realizó una prueba Wilcoxon, que consiste en un análisis estadístico no paramétrico para datos no normales tales como los derivados de índices de diversidad.

Para realizar todos los análisis estadísticos anteriores, se utilizaron los Softwares EstimateS 910 y R 3.3.0 (2016-05-03) con los paquetes estadísticos Vegan y Agricolae.

## **2.5.7. Análisis multivariantes**

### **2.5.7.1. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS)**

El NMDS es un método descriptivo de ordenación de datos multivariantes (Escudero *et al.*, 1994). Tiene como objetivo representar los datos a lo largo de un número predeterminado de ejes mientras conserva las relaciones de ordenamiento entre ellos.

Para el análisis de los resultados de este estudio, esta ordenación puede describir la relación entre cada una de las muestras de acuerdo a su composición. Para el ordenamiento de las muestras se realiza una función de tensión de los ejes, la cual está escalada del 0 a 1. Esta tensión (estrés) mide las distancias en la configuración del espacio reducido y su ajuste

a las distancias originales. El ajuste continúa hasta que el valor de la tensión no puede reducirse más, o hasta que alcanza un valor predeterminado (Borcard *et al.*, 2011).

En otras palabras, el estrés es una forma estadística de reflejar cuan bien se ajusta la representación de distancias. De acuerdo a esto, una menor tensión indica que fue calculada una mejor ordenación (Kindt y Coe, 2005).

Se realizó un análisis multivariante NMDS, utilizando el índice de similitud de Bray Curtis como medida de distancia, para el análisis gráfico de los diferentes tratamientos, mediante el agrupamiento de muestras con respecto a su composición. Este se realizó con los datos de las muestras que presentaron más de una especie, y además fueron transformados mediante raíz cuadrada.

#### **2.5.7.2. Análisis de varianza multivariante permutacional (PERMANOVA)**

Es un modelo estadístico para el análisis de varianza con datos multivariantes. Este utiliza matrices de distancia, con valores de  $p$  obtenidos utilizando técnicas de permutación. (Anderson, 2001).

Se utilizó este método de ordenación para evaluar la variación en la composición de especies entre las muestras sometidas a diferentes tratamientos. Para este análisis los datos fueron transformados mediante raíz cuadrada.

#### **2.5.7.3. Análisis de redundancia (RDA)**

Consiste en una ordenación constreñida que está basada en distancias Euclidianas y desarrolla un mapeo lineal. Como parte del resultado, la inercia representa la proporción de varianza o correlación (Clarke y Warwick, 2001).

De acuerdo con los criterios de Legendre y Anderson (1999), es preciso realizar una prueba DCA (Detrended Correspondence Analysis) para determinar, mediante Desviaciones Estándar (SD), si se lleva a cabo un RDA o un CCA (Canonical Correspondence Analysis). El RDA se realiza cuando el valor de SD es menor a 3 unidades, mientras que el CCA cuando el valor es mayor a 3 unidades de SD.

Para realizar este análisis, previamente se transformaron los datos con raíz cuadrada. El resultado obtenido en el DCA fue de 2.54 SD, por lo que se procedió a realizar un análisis de redundancia.

El RDA se realizó con la finalidad de conocer la proporción de la varianza, en cuanto a la composición de las muestras, debida al tratamiento, y en complemento con el análisis NMDS, además de representar de manera gráfica la afinidad de cada especie por cada tratamiento.

#### **2.5.7.4. Análisis de porcentaje de similitudes (SIMPER)**

El análisis SIMPER compara dos grupos de muestras, identificando cuáles especies son principalmente responsables ya sea de un patrón de agrupamiento observado o de las diferencias entre los grupos de muestras que han sido definidos a priori. En dicha comparación, el análisis señala el porcentaje de la (di)similitud total a la que contribuye cada especie y la acumulación de esos porcentajes (Clarke y Warwick, 2001).

Se realizó un análisis SIMPER para conocer el porcentaje de contribución de cada especie a la ordenación realizada anteriormente en el análisis NMDS. Para este análisis los datos fueron transformados logarítmicamente.

#### **2.5.7.5. Análisis de agrupamiento (Cluster Analysis)**

Este análisis tiene como objetivo clasificar un conjunto de muestras en un número pequeño de grupos mutuamente excluyentes, basados en las similitudes entre muestras (Kindt y Coe, 2005). De ésta forma se realiza un arreglo de las muestras dentro de los grupos basándose en su composición. Las muestras que se encuentran agrupadas en el mismo clúster son más similares en cuanto a su composición de especies que las muestras que se agrupan en diferentes clústeres (Hair *et al.*, 1999).

El agrupamiento realizado se puede llevar a cabo mediante diferentes funciones: enlace de grupos por el vecino más cercano; enlace de grupos por el vecino más lejano o; agrupamiento por la unión media (Escudero *et al.*, 1994). El resultado está dado en un dendrograma el cual muestra el nivel en que los clústeres fueron formados o sitios de convergencia.

Se realizó un análisis clúster con datos transformados mediante raíz cuadrada, con el método aglomerativo del vecino más lejano y distancia Manhattan, para identificar si se presenta un agrupamiento de muestras de acuerdo al tratamiento.

Para realizar los análisis multivariantes, se utilizó el paquete estadístico vegan (Oksanen et al., 2017) en el Software R versión 3.3.0.

## **2.6. Experimento 2 – Evaluación del efecto de la presencia de CBS sobre la formación del banco de semillas germinable de la comunidad de plantas gipsófilas del Altiplano Potosino.**

### **2.6.1. Diseño experimental**

Se tomaron 45 muestras de suelo cubierto en su totalidad con CBS (CCBS de ahora en adelante) y 45 muestras de suelo desnudo (SCBS de ahora en adelante), con características de 5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad, procedentes del sitio de estudio en Vanegas, SLP y se conservó el banco de semillas contenido en ellas para su evaluación.

Las muestras fueron disgregadas con ayuda de un mortero y homogenizadas para permitir la germinación de las semillas que pudieran albergar. Se colocaron en cajas Petri de 10 cm de diámetro y 1 cm de profundidad (Fig. 2.9 – A). Finalmente se instalaron sobre charolas y se introdujeron en una cámara de germinación a temperatura constante de 25°C, con un fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad. Condiciones similares han sido reportadas para experimentos con sustrato yesoso y especies endémicas de esta zona (Pando-Moreno *et al.*, 2014).

Debido a que no se observó germinación durante los dos primeros meses, se realizó la inducción de germinación con giberelinas ('BIOGIB' AG-10%) en una concentración de 1000mg/L. El ácido giberélico (AG) o giberelinas, son una clase de fitohormonas que tienen un efecto promotor de la germinación de semillas que se encuentran en estado de latencia. Esto está dado por la inducción de la hidrólisis enzimática de carbohidratos en las paredes celulares del endospermo. La hidrólisis de la pared celular debilita la capa de endospermo, de forma que la radícula del embrión puede romper la testa de la semilla, lo que al final conduce al evento de germinación (Lambers *et al.*, 2008).

Cronología del experimento:

Colecta de muestras de suelo – La colecta de muestras se realizó en el mes de marzo de 2017. Desde ese momento y hasta su uso se mantuvieron almacenadas en invernadero y cubiertas para evitar la entrada de semillas ajenas al banco, así como cualquier entrada de agua.

13 noviembre 2017- Las muestras se instalaron de manera aleatoria en la cámara de germinación con las condiciones mencionadas anteriormente. A partir de este momento se mantuvo la humedad del sustrato mediante el riego con aspersor manual cada dos días (Fig. 2.10 – B).

12 de enero de 2018 – Primer riego con solución de giberelina hasta empapar el sustrato de todas las muestras en ambos escenarios. Posterior a este riego, el sustrato se mantuvo húmedo mediante riego con aspersor manual con agua común cada dos días.

27 de enero de 2018 – Segundo riego con solución de giberelina hasta empapar el sustrato de todas las muestras.

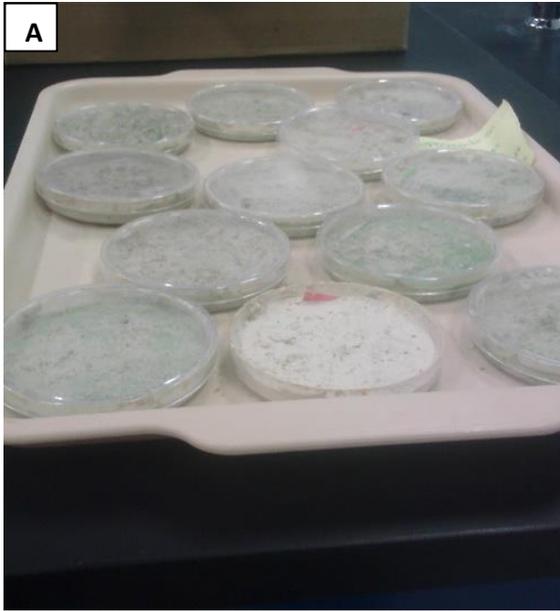
24 de marzo de 2018 – Último riego con agua común.

### **2.6.2. Variables de respuesta**

Como variables de respuesta en este experimento se obtuvieron las abundancias de plántulas por muestra en cada caja de Petri, y a partir de ello se construyó una matriz que se utilizó para la comparación estadística entre escenarios. La identificación de plántulas no fue posible debido a la alta mortalidad presentada posterior a la emergencia.

### **2.6.3. Análisis estadísticos**

Para el análisis del efecto de la presencia de CBS sobre la formación del banco de semillas, se analizaron las diferencias en el número de plántulas emergidas entre los dos escenarios experimentales, utilizándose la prueba t Student ya que permite realizar la comparación de las medias de dos tratamientos. Esta prueba se basa en los límites de confianza para el promedio “x” de “n” mediciones repetidas (Gómez-Biedma *et al.*, 2001).



**Figura 2.10.** Muestras colocadas en cajas Petri y puestas sobre charolas de manera aleatoria (A). Riego de muestras con aspersor manual (B).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Caracterización de la cobertura vegetal en la zona de estudio

Se registraron 11 especies, a las cuales se les evaluó su cobertura. También se determinó la cobertura del suelo desnudo, de las costras biológicas del suelo (no identificadas) y de las heces de liebres y conejos.

El suelo desnudo representó la mayor cobertura (51.8 %). Las especies de herbáceas dominantes fueron *Drymaria lyropetala* (8.4 %), *Dalea filiciformis* (6.5 %) y *Gymnosperma glutinosum* (6.5 %), además de CBS no identificadas (7 %; Tabla 3.1).

**Tabla 3.1.** Caracterización de la cobertura vegetal en el sitio de muestreo mediante la estimación de porcentajes de cobertura en 10 cuadrantes de 1 m x 1 m. CBS=Costras biológicas del suelo.

Especie	Colector y número de colecta	Familia	Ciclo de vida	Descriptor	PORCENTAJE DE COBERTURA EN CUADRANTES (%)										Promedio	DE
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
<i>Bouteloua chasei</i>	J. Rzedowski R. 8265	Poaceae	Perenne	Swallen	20	0	5	0	5	0	10	7	10	5	6.2 %	6.1
<i>Dalea filiciformis</i>	J. Rzedowski R. 8240	Fabaceae	Perenne	Robinson y Greenm.	5	0	0	10	0	5	0	20	0	25	6.5 %	9.1
<i>Drymaria lyropetala</i>	J. García-Pérez 139	Caryophyllaceae	Perenne	I.M.Johnst	5	7	20	20	10	10	5	5	2	0	8.4 %	6.9
<i>Dyssodia</i> sp.	-	Asteraceae	-	-	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5 %	1.6
<i>Hedyotis acerosa</i> var. <i>potosina</i>	-	Rubiaceae	Perenne	B.L.Turner	5	3	0	10	0	0	10	10	5	0	4.3 %	4.4

<i>Flaveria anomala</i>	J.Balleza C y M.Adame G. 6878	Asteraceae	Anual	B.L.Rob.	0	0	0	0	0	0	3	5	5	5	1.8 %	2.4
<i>Gymnosperma glutinosum</i>	F. Medellín L 932	Asteraceae	Anual	(Spreng.) Less.	0	10	35	0	10	10	0	0	0	0	6.5 %	11.1
<i>Nama canescens</i>	A. Vargas-Colin s/n	Namaceae	Perenne	C.L.Hitc.	0	0	0	0	0	5	0	0	3	10	1.8 %	3.4
<i>Nama stevensii</i>	A. Vargas-Colin s/n	Namaceae	Anual	C.L. Hitc.	0	0	5	0	5	5	0	0	0	0	1.5 %	2.4
<i>Oenothera lavandulifolia</i>	-	Onagraceae	Perenne	Torr. y A. Gray	0	0	0	5	0	5	0	0	0	0	1 %	2.1
-	-	-	-	CBS	0	0	0	0	0	0	20	10	20	20	7 %	9.5
				Suelo desnudo	65	60	35	55	70	50	50	43	55	35	51.8 %	11.7
				Heces	0	15	0	0	0	10	2	0	0	0	2.7 %	5.3
				Total	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10		
					0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
				Riqueza		4	4	4	4	4	6	4	5	4	4	4.3
Diversidad (1/D)		2.6	3.4	2.5	3.2	3.6	5.3	3.4	3.7	3.1	2.6	3.3	0.8			

### 3.2. Rasgos funcionales de ejemplares de campo

Se determinaron los rasgos funcionales de cinco especies (Tabla 3.2), destaca la especie *Dicranocarpus parviflorus* por su bajo valor de SRL (0.14 m/g) en comparación con las cuatro especies restantes, que presentaron valores entre 1.25 y 2.28 m/g.

Las especies de crecimiento rastrero coinciden con las alturas de menor valor, con excepción de *Gymnosperma glutinosum*, que es la planta de crecimiento erecto con menor altura, en contraste con *D. parviflorus*, que presenta el valor mayor en cuanto a altura y biomasa. Las tres especies restantes, dos rastreras (*Nama stevensii* y *Euphorbia mendezii*) y una con crecimiento erecto (*Flaveria anomala*), cuentan con alturas de no más de 15 cm y biomasa que oscila entre los 0.26 g y los 0.43 g.

Con respecto a los datos de SLA, se registraron valores entre 11 y 18 mm<sup>2</sup>/mg, siendo el valor más alto para *E. mendezii*.

En los datos obtenidos para las semillas, destacan *N. stevensii* (semillas esféricas) y *G. glutinosum* (semillas alargadas) con los valores más bajos de peso para una semilla. Además estas dos especies presentaron la mayor cantidad de semillas por fruto, así como un tamaño pequeño, en comparación con las tres especies restantes.

**Tabla 3.2.** Valores de rasgos funcionales morfológicos promedio de 10 individuos por cada especie colectada en campo. Mediciones realizadas con base en el protocolo de Cornelissen *et al.*, 2003.

Especie	Tipo de crecimiento	Raíz		Tallo				Hojas		Semillas			
		SRL m/g	DE	Altura m	DE	Biomasa g	DE	SLA mm <sup>2</sup> /mg	DE	Semillas x fruto	DE	Peso de una semilla mg	DE
<i>Nama stevensii</i>	Rastrero	1.69	0.74	0.07	0.02	0.43	0.24	15.73	2.17	38	6	0.009*	0.003
<i>Dicranocarpus parviflorus</i>	Erecto	0.14	0.10	0.27	0.01	1.37	0.19	13.59	2.93	1	-	0.580*	0.128
<i>Euphorbia mendezii</i>	Rastrero	1.64	1.22	0.09	0.04	0.41	0.33	17.75	3.95	3	-	0.056*	0.016
<i>Flaveria anomala</i>	Erecto	2.28	1.15	0.14	0.04	0.29	0.19	13.45	3.77	2	-	0.070*	0.023
<i>Gymnosperma glutinosum</i>	Erecto	1.25	0.42	0.09	0.03	0.26	0.15	11.94	2.86	21	5	0.016*	0.007

\*\* Indica que el peso de una semilla se calculó con base en el peso de 100 semillas; \* Indica que el peso de una semilla se calculó con base en el peso de 10 semillas. DE= Desviación Estándar; SRL=Longitud específica de la raíz; SLA=Área foliar específica.

### 3.3. Experimento 1- Evaluación de tres escenarios (tratamientos) de disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje final de una comunidad de gipsófilas del Altiplano Potosino

En primera instancia, en este experimento se observaron diferentes valores promedio de abundancias de plantas en cada tratamiento. En el tratamiento de alta disponibilidad de agua se encontró un promedio de 10.2 plantas por maceta; en el tratamiento de disponibilidad media hubo 1.7 plantas promedio y en el tratamiento de baja disponibilidad no se encontraron plantas (Tabla 3.3).

En este sentido, la cantidad de plantas promedio entre los tratamientos 1 y 2 fue significativamente distinta, con base en la prueba de Tukey realizada a partir de un análisis ANOVA, mientras que entre los tratamientos 2 y 3 no hubo diferencias.

**Tabla 3.3.** Registro de plantas totales y la media correspondiente a cada tratamiento. Para conocer las diferencias entre grupos se realizó una prueba de Tukey con base en un ANOVA.

Tratamiento	Macetas con emergencia	Plantas totales registradas	Plantas promedio por muestra	Diferencias significativas
1	30/30	307	10.2 ±1.31	a
2	19/30	50	1.7 ±0.38	b
3	0/30	0	0 ±0	b

Tratamientos con letras no compartidas indican diferencias significativas.

#### 3.3.1. Identificación de especies

En total, en los diferentes tratamientos se registró la presencia de seis especies (Tabla 3.4), de las cuales *Nama stevensii* es la única especie que también fue colectada anteriormente para la medición de rasgos funcionales.

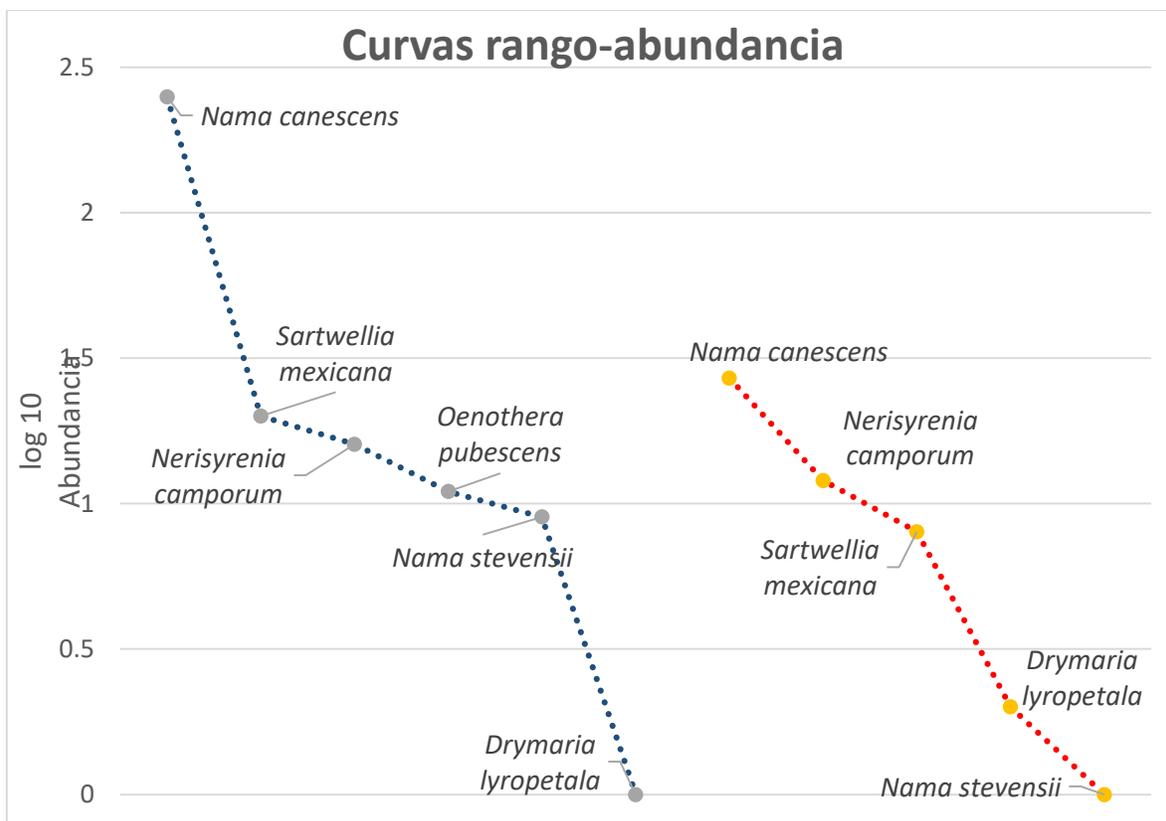
**Tabla 3.4.** Especies registradas en los diferentes tratamientos de riego y su frecuencia de aparición con respecto al número de macetas en cada tratamiento.

Plantas registradas				Frecuencia de aparición (cantidad de macetas sobre un total de 30)		
Familia	Género	Especie	Descriptor	Trat. 1	Trat. 2	Trat. 3
Asteraceae	<i>Sartwellia</i>	<i>mexicana</i>	A. Gray	10	5	0
Namaceae	<i>Nama</i>	<i>canescens</i>	C.L. Hitche.	30	15	0
Namaceae	<i>Nama</i>	<i>stevensii</i>	B.L. Rob.	7	1	0
Brassicaceae	<i>Nerisyrenia</i>	<i>camporum</i>	(A. Gray) Greene	15	11	0
Caryophyllaceae	<i>Drymaria</i>	<i>lyropetala</i>	I.M. Johnst	1	2	0
Onagraceae	<i>Oenothera</i>	<i>pubescens</i>	Willd. Ex Spreng.	6	0	0

Trat. 1=tratamiento de alta disponibilidad; Trat. 2=tratamiento de disponibilidad media; Trat. 3= tratamiento de baja disponibilidad hídrica.

### 3.3.2. Análisis de abundancia de especies

Se realizaron curvas rango-abundancia para los dos tratamientos donde se registró la presencia de plantas (Fig. 3.1). Como se observa, *Nama canescens* es dominante en ambos tratamientos, en el tratamiento de alta disponibilidad fue seguida de *Sartwellia mexicana*; mientras que en el tratamiento disponibilidad media de agua le procedió *Nerisyrenia camporum*.



**Figura 3.1.** Curvas rango-abundancia en donde se señalan las especies registradas en los tratamientos donde se presentó germinación. Tratamiento 1 (alta disponibilidad) en azul, Tratamiento 2 (disponibilidad media) en rojo. El tratamiento 3 (baja disponibilidad) no se presenta en la figura debido a que no tuvo plántulas emergidas.

### 3.3.3. Análisis de riqueza

En cuanto a la riqueza promedio de especies presentada en cada escenario, destaca el tratamiento de alta disponibilidad con un valor promedio de 2.2 especies y el cual es diferente de los tratamientos de disponibilidad media y baja disponibilidad con menores valores de riqueza (Cuadro 3.5).

**Tabla 3.5.** Riqueza de especies promedio por maceta para cada tratamiento.

Disponibilidad de agua en el tratamiento	Especies totales registradas	Especies promedio por muestra	
Alta	6	2.2±0.19	a
Media	5	1.1±0.19	b
Baja3	0	0±0	c

Diferencias evaluadas mediante modelos lineales generalizados (GLM) con distribución de error Poisson (Prueba de la razón de verosimilitudes o Likelihood Ratio Test  $P < 0.001$ ). Tratamientos con letras no compartidas indican diferencias significativas obtenidas mediante una prueba de Tukey con base en el GLM.

### 3.3.4. Análisis de diversidad

En la Tabla 3.6 se presenta la diversidad promedio medida con el índice Inverso de Simpson (1/D) (prueba Wilcoxon) para cada tratamiento donde se registró presencia de plantas, se observó que el tratamiento de alta disponibilidad albergó significativamente mayor diversidad que el tratamiento de disponibilidad media. El tratamiento de baja disponibilidad de agua no se incluyó en el análisis debido a que no se observó la presencia de plántulas emergidas.

**Tabla 3.6.** Diversidad promedio para cada tratamiento, obtenida mediante el índice inverso de Simpson (1/D).

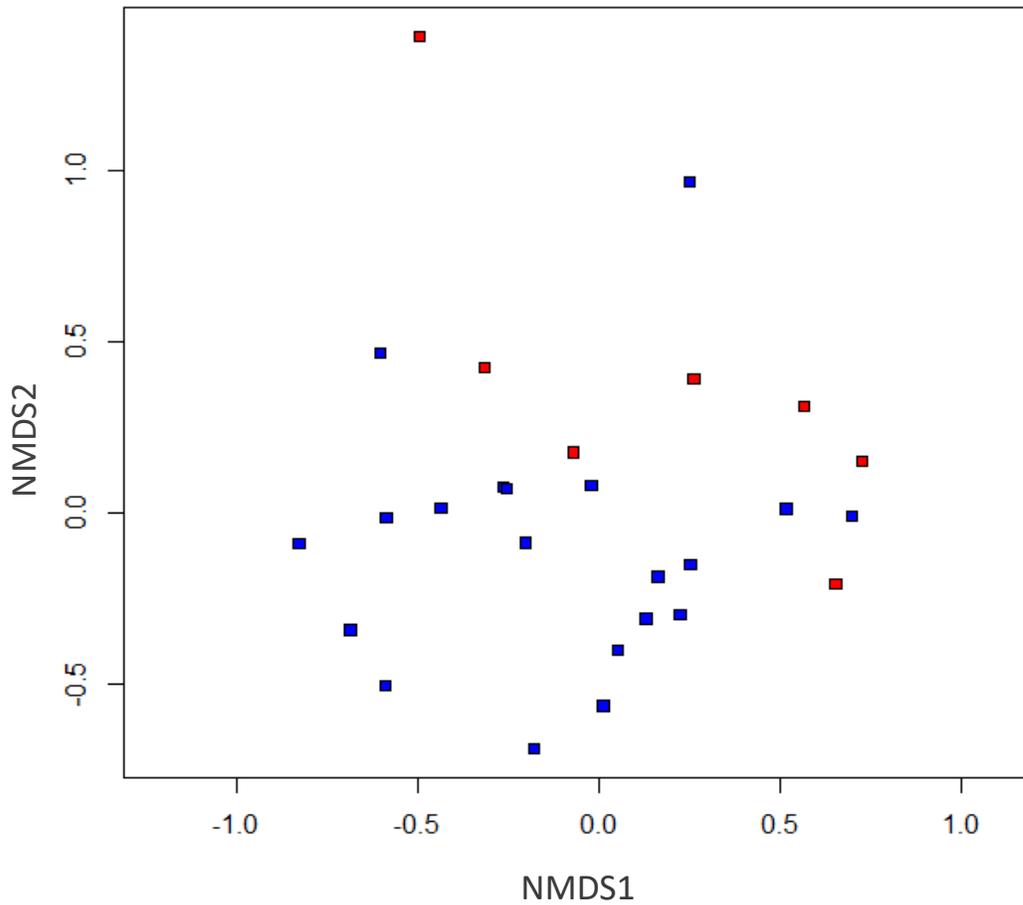
<b>Disponibilidad de agua en el tratamiento</b>	<b>Diversidad promedio</b>	
<b>Alta</b>	1.47±0.09	a
<b>Media</b>	1.04±0.17	b
<b>Baja</b>	-	

Resultados obtenidos mediante una prueba de Wilcoxon para determinar las diferencias significativas entre la diversidad promedio para cada tratamiento. Alta disponibilidad (1), disponibilidad media (2) y baja disponibilidad (3). Tratamientos con letras diferentes indican diferencias significativas. El tratamiento de baja disponibilidad de agua no se incluyó en el análisis debido a que no presentó plántulas emergidas.

### 3.3.5. Análisis multivariantes

#### 3.3.5.1. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS)

El análisis NMDS indicó un ajuste mayor al 10% con respecto al valor de estrés. En la Figura 3.3 se observa una ligera tendencia al agrupamiento de muestras con respecto al tratamiento de riego. Las muestras más similares en cuanto a su composición se encuentran más cercanas entre sí.



**Figura 3.2.** NMDS para el análisis de composición de los tratamientos 1 y 2. Cuadros en color azul indican las muestras del tratamiento de alta disponibilidad, en color rojo las muestras del tratamiento de disponibilidad media. *Estrés = 0.141*

### 3.3.5.2. Análisis de varianza multivariante permutacional (PERMANOVA)

El análisis estadístico PERMANOVA arrojó un valor de  $p=0.0031$ , lo que quiere decir que las diferencias en la composición de especies entre tratamiento fueron significativas. Además, el tratamiento explica el 15% de la variación, como es indicado por el valor de  $R^2$  (Tabla 3.7).

**Tabla 3.7.** PERMANOVA con base en los datos de composición de las comunidades en donde se registró la presencia de más de una especie.

	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>Valor de p</b>
<b>Tratamiento</b>	0.15	4.9537	0.0031
<b>Residuales</b>	0.85		

### 3.3.5.3. Análisis de porcentaje de similitud (SIMPER)

En el análisis SIMPER (Tabla 3.8), *Nama canescens* fue una especie determinante entre tratamientos, debido a que representó la menor similitud (42.6%) entre todas las muestras del análisis ( $p < 0.005$ ). Es decir, *N. canescens* fue la especie responsable de las diferencias en la ordenación presentada gráficamente en el análisis NMDS.

**Tabla 3.8.** Análisis SIMPER para las comunidades del tratamiento de alta disponibilidad hídrica y tratamiento de disponibilidad media.

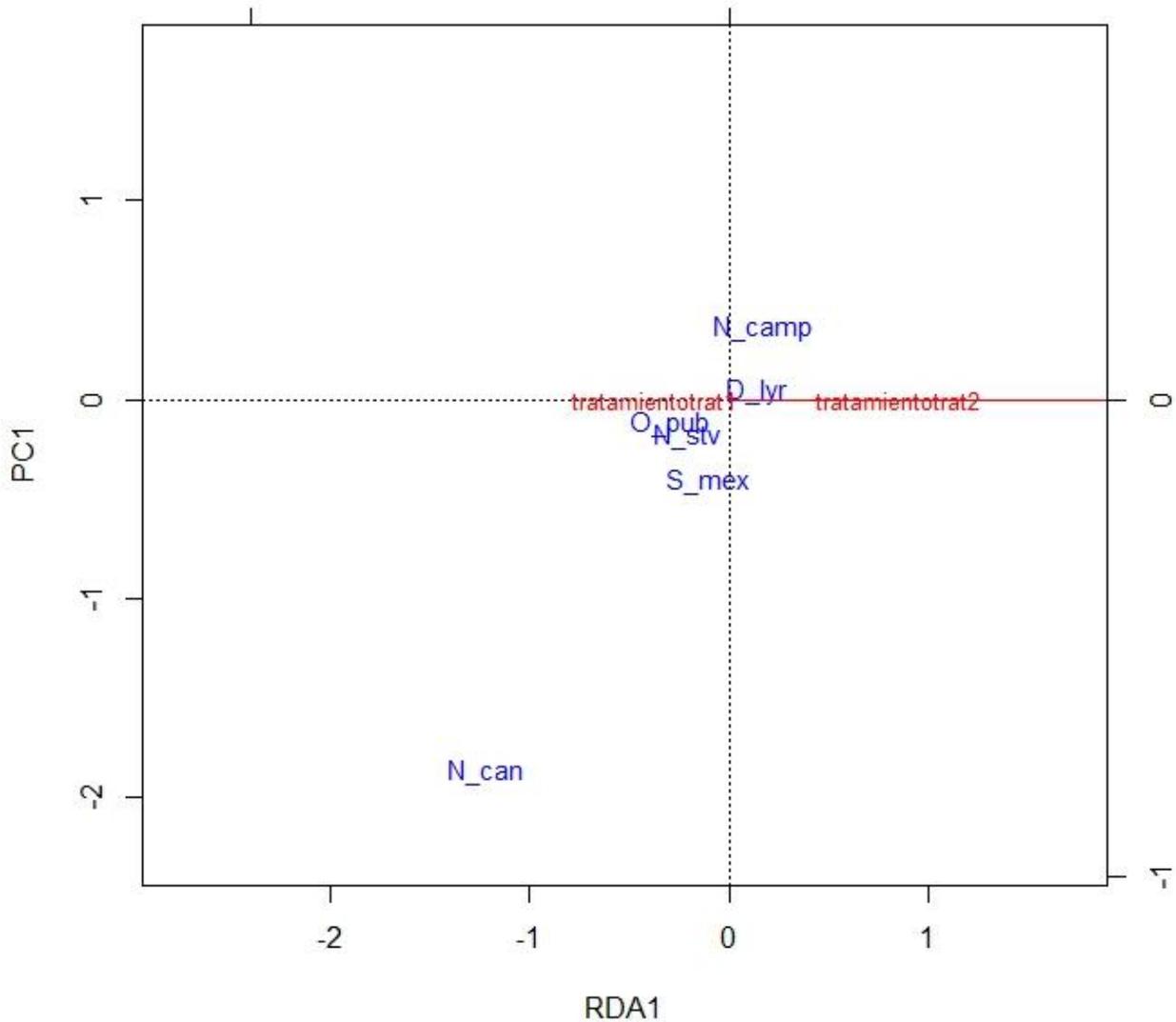
<b>Especie</b>	<b>Porcentaje de contribución acumulado</b>	<b>Valor de p</b>
<i>Nama canescens</i>	<b>42.6</b>	<b>0.0009</b>
<i>Sartwellia mexicana</i>	61.4	0.2762
<i>Nerisyrenia camporum</i>	76	0.1844
<i>Nama stevensii</i>	85.5	0.4846
<i>Oenothera pubescens</i>	94	0.6250
<i>Drymaria lyropetala</i>	100	0.0810

### 3.3.5.4. Análisis de redundancia (RDA)

De acuerdo con el resultado del RDA, la variable tratamiento explica el 17.7 % de la variación, lo que complementa al análisis NMDS y es similar al valor obtenido por el análisis PERMANOVA (15 %) (Fig. 3.4).

El eje RDA 1 por sí solo explicó el 55 % de la varianza, por lo que el eje “Y” se modeló mediante una ordenación no constreñida (PC1). De acuerdo a la representación gráfica del modelo, se observa una alta afinidad de *Nama canescens* hacia el tratamiento de

alta disponibilidad hídrica, acompañada por las especies *Oenothera pubescens*, *Nama stevensii* y *Sartwellia mexicana*, que también dirigen su afinidad hacia este tratamiento. Por su parte, las dos especies restantes, *Nerysirenia camporum* y *Drymaria lyropetala*, se muestran más afines hacia el tratamiento de disponibilidad media de agua.

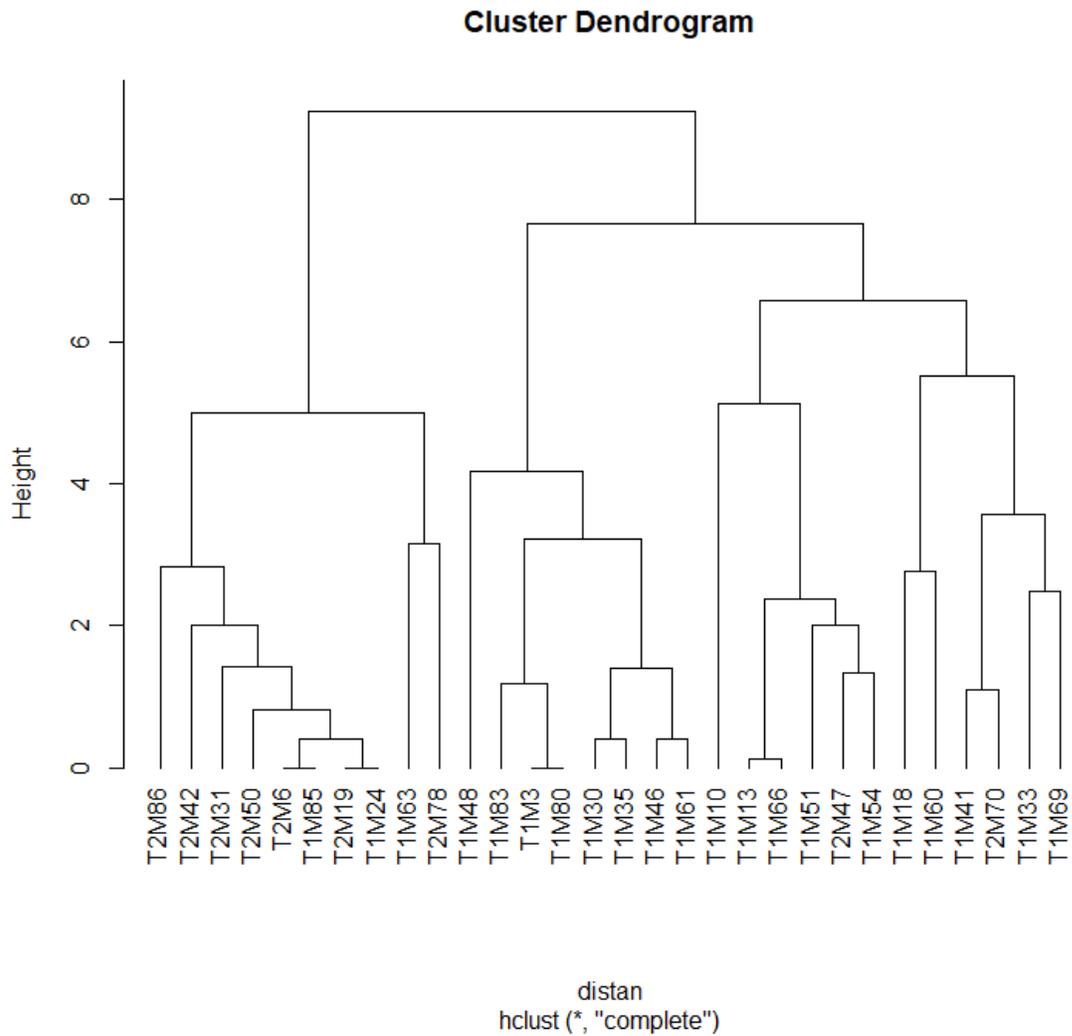


**Figura 3.3.** Análisis RDA. Longitud del eje=2.54. N\_camp=*Nerysirenia camporum*; D\_lyr=*Drymaria lyropetala*; O\_pub=*Oenothera pubescens*; N\_stv=*Nama stevensii*; S\_mex=*Sartwellia mexicana*; N\_can=*Nama canescens*. tratamientotrat1=tratamiento de alta disponibilidad hídrica; tratamientotrat2=tratamiento de disponibilidad media.

### **3.3.5.5. Análisis de agrupamiento (Cluster analysis)**

El análisis mostró el agrupamiento de las muestras en dos conjuntos principales con base en la composición de sus comunidades.

El proceso de agrupación parte de dos grandes grupos a los que pertenecen las muestras de cada tratamiento. Es notable la tendencia de las muestras hacia uno u otro grupo, con excepción de dos muestras en el grupo del tratamiento 1 (alta disponibilidad), y dos muestras más en el grupo del tratamiento 2 (disponibilidad media). De acuerdo con el dendrograma existe una mayor similitud en composición entre las muestras del tratamiento de disponibilidad media que entre las muestras del tratamiento de alta disponibilidad (Fig. 3.5).



**Figura 3.4.** Análisis de agrupamiento de muestras de acuerdo a la composición de las comunidades en cada tratamiento. “complete”= Complete linkage, que se refiere al agrupamiento realizado por método aglomerativo del vecino más lejano. distan=distancia Manhattan. T1=tratamiento de alta disponibilidad; T2=tratamiento de disponibilidad media. M=número de maceta.

### 3.4. Experimento 2 – Evaluación del efecto de la presencia de CBS sobre la formación del banco de semillas germinable de la comunidad de plantas gipsófilas del Altiplano Potosino.

En total, se observó y registró la emergencia de plántulas en 45 de las 90 muestras (cajas Petri), las cuales correspondieron a 27 con presencia de CBS y 18 sin presencia de CBS. Las plántulas emergidas (Fig. 3.6) se caracterizaron en su totalidad como dicotiledóneas y, debido a su baja supervivencia, únicamente en el 25% de las plántulas se logró describir la morfología de sus cotiledones.

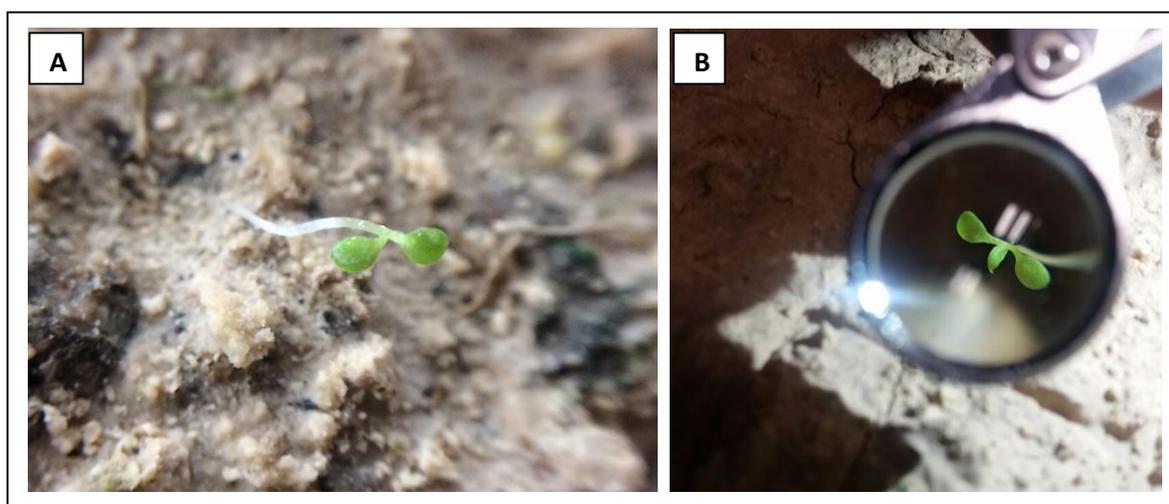
#### 3.4.1. Análisis estadísticos

El análisis estadístico *t Student* señaló la existencia de diferencias significativas entre los dos escenarios con una media de 2.16 plántulas emergidas para el suelo con presencia de CBS y una media de 0.75 para las muestras sin presencia de CBS ( $p=0.03$ ;  $t=2.17$ ) (Tabla 3.9).

**Tabla 3.9.** Diferencias entre las plántulas emergidas en cada escenario evaluadas mediante una prueba de *t Student*.

Escenario	Plántulas totales	Plántulas promedio	Valor de p	Valor de t
CCBS	97	2.16±0.59	0.03	2.17
SCBS	34	0.76±0.26		

CCBS=presencia de CBS; SCBS= suelo desnudo.



**Figura 3.5.** Plántulas emergidas en el Experimento 2. **A** – Observación de cotiledones; **B** – observación de hoja primordial con una lupa 20x.

## 4. Discusión

### 4.1. Caracterización de la cobertura vegetal

Del total de especies identificadas en la cobertura vegetal del sitio de muestreo, la mayoría ha sido reportada por diferentes autores para regiones yesosas del Desierto Chihuahuense (Johnston, 1941; Meyer *et al.*, 1992).

La especie dominante en cobertura vegetal, *Drymaria lyropetala*, ha sido observada por Meyer *et al.* (1992) y también descrita por Johnston (1941), quienes la catalogaron como una planta gipsófila. Es una especie perenne que se distribuye en el noreste de México (Johnston, 1941).

Aunado a ello, Estrada-Castillón *et al.* (2010) en una caracterización de pastizales halófilos-gipsófilos en el norte de México, señalan la asociación de *D. lyropetala* con la herbácea perenne *Mulenbergia villiflora* y con *Aristida purpurea* y, de acuerdo a sus observaciones, determinan a *D. lyropetala* como una especie que presenta dominancia en la cobertura vegetal de esa zona, lo que coincide con los resultados para nuestro sitio caracterizado.

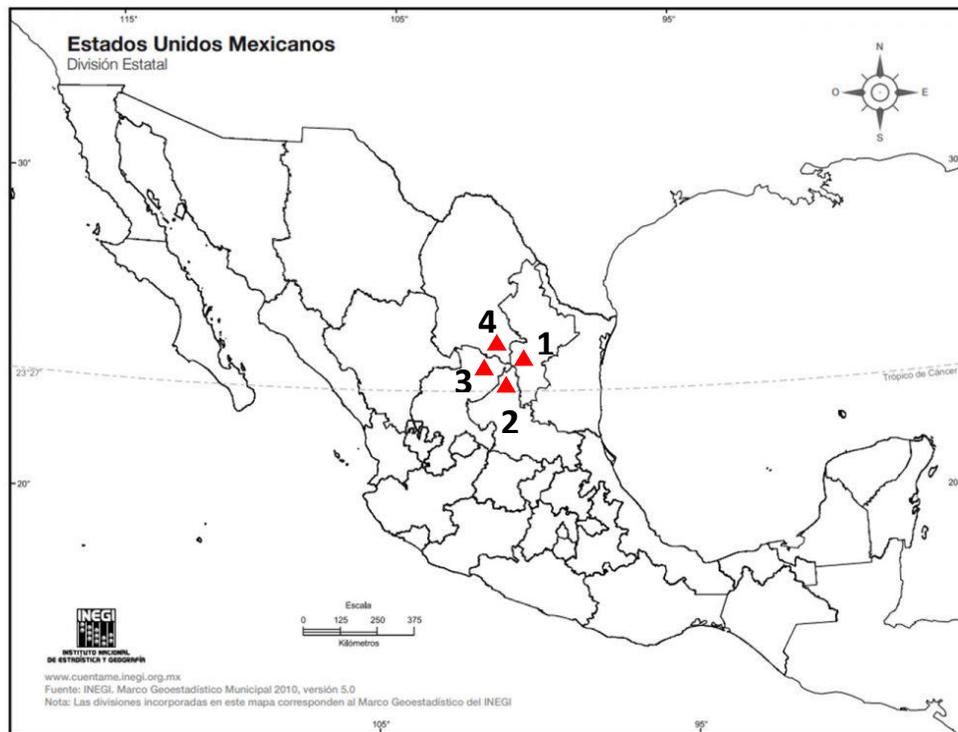
Además, en ese mismo estudio, se observó la riqueza de una comunidad de plantas ubicada en la localidad “El Gallo”, zona cercana a nuestro sitio de muestreo, donde se reporta un total de 38 especies. Este valor es mayor comparado con nuestro sitio de estudio (diez especies observadas en total), sin embargo, el sustrato del sitio reportado por Estrada-Castillón *et al.*, no está clasificado únicamente como yesoso (halófilo-gipsófilo), lo que podría influir en la presencia de un mayor número de especies.

Las siguientes tres especies que destacaron en la cobertura de nuestra zona de muestreo fueron *Dalea filiciformis*, *Gymnosperma glutinosum* y el pasto perenne *Bouteloua chasei*.

*D. filiciformis* es una especie perenne que se ha reportado como gipsófita estricta en diferentes zonas del Altiplano Potosino (Johnston, 1941; Meyer y García-Moya, 1989). Por su parte, *Gymnosperma glutinosum* es una planta con estatus endémico de México y que además cuenta con una amplia distribución; del sur de Estados Unidos a Guatemala (HeikeVibrans, 2009). Sin embargo, esta especie no ha sido reportada específicamente para

sustratos yesosos, por esta razón existe la posibilidad de que *G. glutinosum* sea una planta gipsóvaga, con la capacidad de crecer tanto en sustratos yesosos como en aquellos que no lo son.

*Bouteloua chasei* ha sido identificada como una especie endémica dentro de la flora del Altiplano Potosino (Estrada-Castillón *et al.*, 2010). Es una especie perenne catalogada como gipsófila en la flora de las zonas yesosas del Norte de San Luis Potosí (Meyer y García-Moya, 1989, Fig. 4.1.).



**Figura 4.7.** Mapa de incidencia de la especie *Bouteloua chasei*. Los triángulos rojos indican los puntos de incidencia en los estados de Nuevo León (1), Coahuila (2), Zacatecas (3) y San Luis Potosí (4) (Herrera Arrieta, 1997).

En cuanto a CBS, Meyer y García-Moya (1989) hacen mención sobre el porcentaje de cobertura promedio que registró para tres sitios de estudio en el norte de San Luis Potosí, obteniendo como resultados porcentajes que van desde un 5 % hasta un 85 % de cobertura de CBS. En comparación con nuestros resultados, para nuestro sitio de estudio los porcentajes van de 10% a 20 % de cobertura. Con base en esto, las CBS son un elemento importante que contribuye de manera sustancial en la cobertura de los suelos en los ecosistemas yesosos, y aunado a ello, cumplen importantes funciones en el ecosistema, por ejemplo, el incremento

de la fertilidad del suelo mediante la fijación de nitrógeno atmosférico, lo cual lo hace disponible para otras formas de vida (Elbert *et al.*, 2012). Además, las CBS tienen influencia en ciclos como el del carbono y el agua, y tienen un efecto en la germinación y establecimiento de plantas (Belnap y Weber, 2013).

#### **4.2. Rasgos funcionales de ejemplares de campo**

De acuerdo con los datos encontrados en literatura, el rasgo funcional que cuenta con más registros es el peso de las semillas. Los datos sobre rasgos de semillas son importantes debido a que características como el tamaño de la semilla y su morfología, están relacionadas con la capacidad y forma de dispersión, además del periodo de prevalencia en los bancos de semillas transitorios (Cornelissen *et al.*, 2003).

*Dicranocarpus parviflorus*. Los datos reportados en literatura para esta especie corresponden a 3.01 mg para el peso de una semilla (con base en el peso de 1000 semillas) en la base de datos “Royal Botanical Gardens Kew” (2018), lo que difiere del dato 0.58 mg promedio para una semilla reportado de nuestros ejemplares de campo. Esta base de datos especifica que al momento de realizar el pesaje de las semillas, éstas pudieron contener remanentes de la estructura dispersora que podría contribuir a la masa reportada. En cambio, en nuestras mediciones nos aseguramos de eliminar por completo la estructura dispersora y cualquier remanente.

Para esta especie, las semillas presentan una forma alargada y están cubiertas por una estructura dispersora en forma de “T”, además, sólo se presenta una semilla por fruto. Las semillas de *D. parviflorus* destacan entre las semillas de las demás especies colectadas, por ser las semillas de mayor peso (ver Fig. 2.7 y Tabla 3.2).

Esta especie ha sido reportada en el estado de San Luis Potosí y sus alrededores y ha sido caracterizada como una planta restringida a los suelos yesosos en los ecosistemas áridos de Norteamérica (Johnston, 1941).

*Flaveria anomala*. La base de datos Royal Botanic Gardens Kew (2018), señala un peso para una semilla de 0.25 mg (con base en el peso de 1000 semillas), mientras que el dato promedio para los ejemplares de nuestro sitio de estudio es de 0.07 mg para una semilla.

Al igual que la especie anterior, la base de datos hace mención sobre la inclusión de partes de la estructura dispersora que pueden contribuir al peso que reportan.

Para esta especie Apel (1994) presentó un estudio de plantas que fueron sembradas en condiciones experimentales en una cámara de germinación con un fotoperiodo 16/8 h y una humedad relativa del 70%, además de una humedad del sustrato al 70% de la capacidad de campo. Como resultado obtuvo un valor de SLM (Specific Leaf Mass) igual a 7.10 mg/cm<sup>2</sup>, que equivale a SLA=14.08 mm<sup>2</sup>/mg. En comparación con las mediciones realizadas para esta especie en nuestro estudio (SLA=13.45 mm<sup>2</sup>/mg) se pueden observar valores muy similares.

*Gimnosperma glutinosum*. El peso de una semilla para esta especie, con base en el peso de 1000 semillas, está registrado también en Kew-Royal Botanic Gardens, con un valor de 0.15 mg/semilla, mientras que el obtenido en nuestro estudio es de 0.02 mg. La base de datos menciona la probable inclusión de estructuras dispersoras en el peso reportado de la semilla. Aunado a esto, la base de datos “Try-Plant Data Base”, con base en Jurado *et al.*, (2001), registra un valor de 0.13 mg para una semilla, tomando como base el peso de 1000 semillas. El autor indica que los ejemplares fueron colectados en un área de matorral, por lo que esto podría influir en las características de las semillas, específicamente en su peso.

Las variaciones intra-especie de los rasgos funcionales, como el peso de semillas en el caso de las tres especies anteriores puede deberse, entre otras, a las condiciones de pesado de la semilla, un ejemplo es la presencia de la estructura dispersora completa o remanentes de ella, lo cual no se incluyó en nuestro caso para la medición. Todas las mediciones se realizaron con respecto al peso seco.

*Euphorbia mendezii* y *Nama stevensii*. Para estas especies no se encontraron registros disponibles de datos de rasgos funcionales, sin embargo los géneros *Euphorbia* y *Nama* han sido reportados en estudios florísticos del Desierto Chihuahuense para zonas de suelos yesosos (Johnston, 1941).

### **4.3. Experimento 1- Evaluación del efecto de tres escenarios (tratamientos) de disponibilidad hídrica sobre el ensamblaje final de una comunidad de gipsófilas del Altiplano Potosino**

#### **4.3.1. Efecto de la disponibilidad hídrica sobre la estructura de la comunidad**

De acuerdo con los resultados obtenidos, una alta disponibilidad hídrica tuvo un efecto en el aumento de riqueza y diversidad promedio de especies de la comunidad, lo cual es similar a las respuestas observadas en estudios realizados en ecosistemas yesosos de España (Luzuriaga *et al.*, 2012). El tratamiento de alta disponibilidad de agua (300 %) condujo a la germinación y establecimiento de la comunidad más diversa y con mayor riqueza de especies presentes en el banco de semillas, además de presentar la mayor cantidad de plantas totales. El tratamiento de disponibilidad media (150%) tuvo la presencia de las mismas especies que el tratamiento alta disponibilidad, a excepción de una, *Oenothera pubescens*.

Es importante destacar que en el caso del tratamiento de baja disponibilidad no germinó ninguna especie en comparación con el tratamiento de disponibilidad media y alta. La diferencia entre el tratamiento de baja disponibilidad y disponibilidad media es de un 75 %, lo que es equivalente a una disminución del 25 % de precipitación con respecto al promedio en el sitio de estudio. En comparación con un estudio realizado recientemente por Peralta *et al.* (En prensa) para las comunidades de gipsófilas del Mediterráneo, se observaron diferencias significativas en la composición de las comunidades al disminuir la precipitación un 33 % entre un tratamiento y otro. Nuestra germinación nula podría deberse a la disminución de la precipitación en más de un 50 % con respecto a nuestro tratamiento de disponibilidad media.

Aunado a lo anterior, el resultado obtenido en el tratamiento de baja disponibilidad puede ser un indicador del umbral de precipitación que requieren las especies para germinar en este sistema. En este sentido, se sabe que la germinación en los ecosistemas áridos es un proceso fenológico fuertemente ligado a los eventos de precipitación (Schwinning *et al.*, 2004). Aunado a ello, los umbrales que desencadenan este proceso en las diferentes especies pueden estar relacionados con sus características funcionales (Chesson *et al.*, 2004).

Nuestros resultados son un indicio de las cantidades mínimas requeridas por estas especies de la zona del Altiplano Potosino, ya que en zonas áridas y semiáridas, patrones particulares de precipitación suelen ser un umbral que determina procesos fenológicos como la germinación (Schwinning *et al.*, 2004). En este sentido, es importante destacar que este tratamiento se encuentra 25 % por debajo de la precipitación promedio del sitio (correspondiente al periodo del experimento), mientras que en los tratamientos donde sí se presentó germinación, la precipitación simulada se encontró por encima del promedio de precipitación en el sitio (150 % y 300 %). Con base en escenarios de futuro cercano para México (Cavazos *et al.*, 2013; DOF, 2014), se prevé que la precipitación tenga una reducción del 10 %, pudiendo llegar hasta un 40 % en las zonas del norte del país, lo que con base en nuestros resultados, tendría un efecto, no necesariamente de ausencia de germinación pero sí de cambios en la composición de estas comunidades.

Con base en esto, consideramos que las especies de la comunidad de estudio que se presentaron en los diferentes tratamientos no están adaptadas específicamente a diferentes umbrales, sino a uno similar para todas, es decir, si la disponibilidad es suficiente y sobrepasa ese umbral, pueden germinar y establecerse, pero cuando ese umbral no se sobrepasa, no se presentará la germinación de semillas de ninguna especie. Un ejemplo similar es lo observado por Jiménez *et al.* (2011), donde reporta que la disminución en la disponibilidad de agua (<15 mm) ejerce un efecto umbral para la germinación y establecimiento de una comunidad anual nativa en una zona árida de Chile. Estos efectos se observaron sobre la estructura y riqueza de especies, con valores de 0% de cobertura y 0 de riqueza.

Por otra parte, pese a que en nuestro estudio, en los tratamientos de alta y media disponibilidad de agua las especies totales que se presentaron fueron prácticamente las mismas, sí se observaron diferencias en la producción de cada especie, con más abundancias totales cuando se presenta una mayor disponibilidad. De esta manera, las comunidades con alta disponibilidad son más diversas en comparación con las comunidades de disponibilidad media. Estos resultados coinciden con estudios de ensamblaje realizados en presencia de tratamientos de riego, donde las mayores disponibilidades afectan a la comunidad promoviendo altos valores de riqueza y diversidad, lo que conduce a cambios en su estructura (Shem-Tov y Gutterman, 2003; Tobe *et al.*, 2005; Luzuriaga *et al.*, 2012).

De manera particular, la diversidad tuvo un valor más alto en el tratamiento de alta disponibilidad, esto significa que las especies están más equitativamente distribuidas, lo que a su vez indica que el agua puede estar actuando como un recurso limitante para la germinación y el establecimiento (DeVillalobos y Peláez, 2001; Myers y Harms, 2011). De esta manera, al presentarse una disminución en la disponibilidad de agua, la configuración de la comunidad cambia y comienzan a dominar especies que en un escenario de alta disponibilidad se encontraban distribuidas de manera más uniforme.

#### **4.3.2. Efecto de la disponibilidad hídrica sobre la composición de la comunidad**

Los resultados obtenidos sugieren que el agua es un factor importante para determinar la composición de la comunidad. Las ordenaciones realizadas permitieron conocer la agrupación de las muestras en función de la similitud en cuanto a la composición de especies en cada tratamiento. Con base en esto, el agrupamiento se vio determinado de manera significativa por la disponibilidad de agua, con similitudes en la composición dentro de cada tratamiento. Resultados similares han sido observados en otros estudios en comunidades de herbáceas (Chase, 2007; Myers y Harms, 2011).

Sin embargo, es importante señalar que las comunidades ensambladas bajo el tratamiento de disponibilidad media fueron más similares en cuanto a su composición en comparación con las comunidades del tratamiento de alta disponibilidad de agua. Esto podría deberse a que existen más configuraciones posibles de especies que pueden establecerse bajo escenarios de abundancia de recursos, en especial, una alta disponibilidad hídrica (Weltzin y Tissue, 2003).

Aunado a ello, una consecuencia de los filtros abióticos, es que usualmente la composición de especies cambia a lo largo de gradientes ambientales (Kraft y Ackerly, 2014). Este enunciado coincide con las diferencias en la identidad y abundancia de las especies que se presentaron en cada tratamiento de riego.

Nuestros resultados comprueban la presencia de un proceso de filtrado, debido a la disminución de la disponibilidad hídrica, sobre el pool de especies (Myers y Harms, 2011). En este sentido, este proceso de filtrado se observó de dos maneras: en la restricción de la germinación y en la restricción del establecimiento.

En cuanto a la restricción de la germinación, consideramos la existencia de un umbral similar para todas las especies provenientes del pool regional de esa zona del Altiplano Potosino. De esta manera, es probable que las semillas de estas especies tengan requerimientos de agua similares para poder embeberse y germinar. La variación en la proporción de germinación con respecto a la cantidad de precipitación ha sido observada para especies anuales del norte del Desierto Chihuahuense (Freas y Kemp, 1983), y en el sur del DC la germinación se ha observado en especies de las familias Cactaceae, Asparagaceae y Fabaceae, con respecto al potencial hídrico (Flores *et al.*, 2017). Sin embargo, en cuanto a gipsófilas del Desierto Chihuahuense, no se han presentado estudios que reporten los umbrales de germinación para estas especies.

La restricción del establecimiento de especies, probablemente se pudo realizar mediante un segundo umbral de disponibilidad hídrica que actúa como filtro de la abundancia de cada especie. A partir de que se cumple el requerimiento del umbral de germinación y si la disponibilidad no es alta como en nuestro tratamiento de disponibilidad media, es posible que esa limitante hídrica influya en la modulación de la cantidad de individuos de cada especie que se establece en la comunidad (Peralta *et al.*, en prensa). Es aquí donde algunas especies (las más adaptadas), comienzan a presentar mayor abundancia y por consecuencia se tornan dominantes en la comunidad.

El filtro de disponibilidad hídrica actuó de manera diferente a lo observado en otras comunidades de gipsófilas. De acuerdo a lo observado por Peralta *et al.*, (en prensa) para comunidades de suelos yesosos en España, al tener una disminución de la disponibilidad hídrica del 33 %, la riqueza y abundancia de las especies disminuyó de manera significativa. Comparado con nuestro estudio, al tener una disminución del 75 % de la disponibilidad de agua, con respecto al tratamiento de disponibilidad media, el proceso de filtrado tuvo como consecuencia que no se presentara la germinación de ninguna especie. Ambos estudios comprueban lo ya conocido en ambientes áridos y semiáridos; el agua es un factor clave para el desarrollo de las comunidades vegetales. Sin embargo, las diferencias en sus procesos de filtrado pueden deberse a diferentes factores como las adaptaciones y rasgos de las especies, o su ciclo de vida, así como factores ambientales como la precipitación promedio en cada

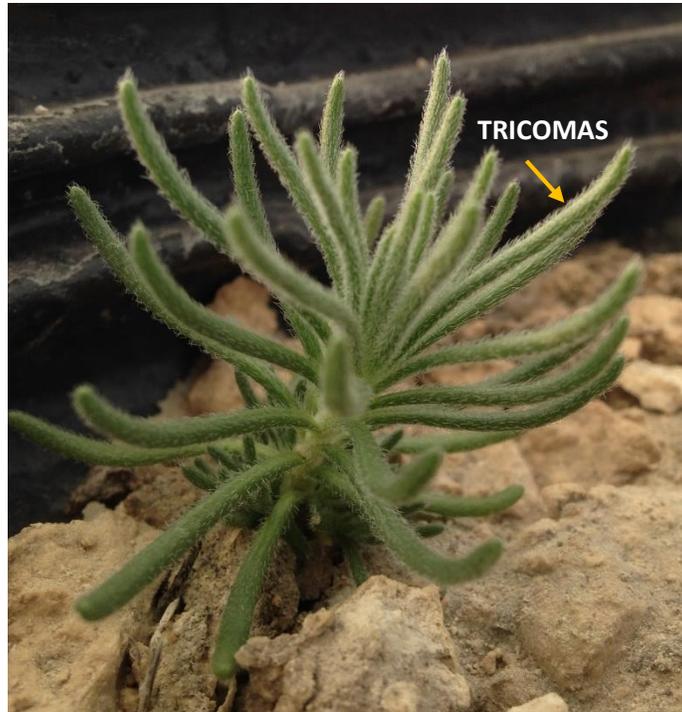
sitio (269 mm para México y 365 mm para España), o la temporalidad típica de lluvias (en verano para México y en otoño para España) (Peralta *et al.*, en prensa).

Por ejemplo, en cuanto a diferencias en las etapas fenológicas para cada región, en el Mediterráneo, las comunidades de plantas anuales presentan germinación durante el otoño, y completan su ciclo de vida durante la primavera (Peralta *et al.*, en prensa), mientras que en el DC, muchas especies comienzan la fase de germinación durante las lluvias del verano y completan su ciclo de vida al finalizar esta estación (Freas y Kemp, 1983).

### 4.3.3. Comportamiento de las especies

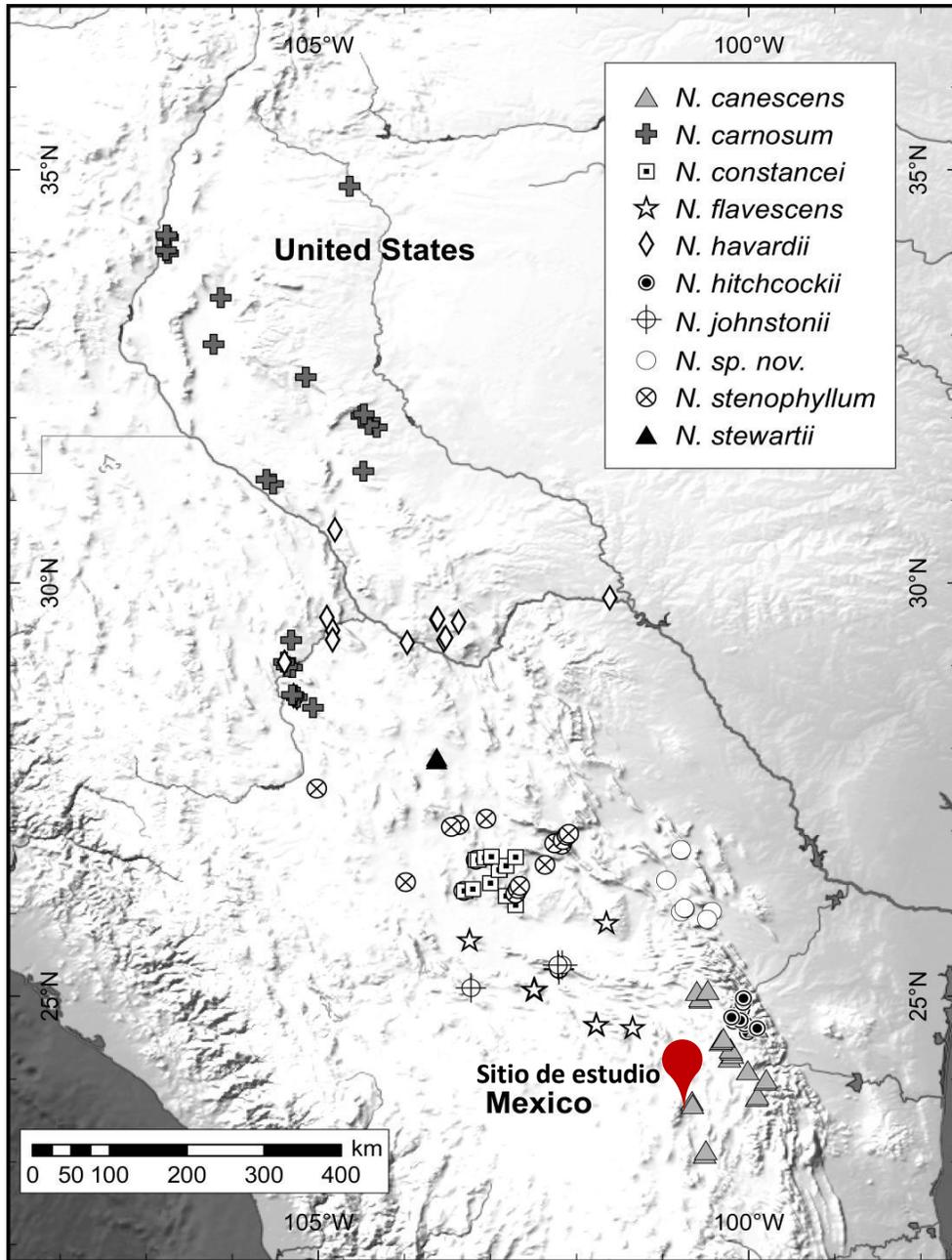
De acuerdo con lo observado en este estudio, *Nama canescens* parece ser la especie mejor adaptada a las condiciones ambientales durante el experimento, debido a que se presentó con la mayor cantidad de abundancias tanto en el tratamiento de disponibilidad alta como en el tratamiento de disponibilidad media. Además, esta especie fue la responsable en más de un 40 % de los patrones de composición observados en las comunidades de acuerdo a las ordenaciones multivariantes.

Rasgos como la succulencia de sus hojas, lo cual se ha observado en diferentes gipsófilas, están relacionados con la capacidad de aminorar los efectos de los ácidos de azufre mediante su dilución, lo que la hace una especie tolerante a los compuestos de azufre provenientes del sustrato yesoso (Parsons, 1976). Otra característica de esta especie es que cuenta con una capa de tricomas abundantes (Fig. 4.2.), lo que contribuye a aumentar su reflectancia (Larcher, 2000), además en cuanto a rasgos reproductivos, esta planta posee semillas esféricas pequeñas, con hasta 50 semillas por cápsula (Taylor, 2012), rasgos que de acuerdo a Cornelissen *et al.* (2003) pueden contribuir a su prevalencia en el banco de semillas.



**Figura 4.8.** Observación de tricomas en las hojas de la especie *Nama canescens*.

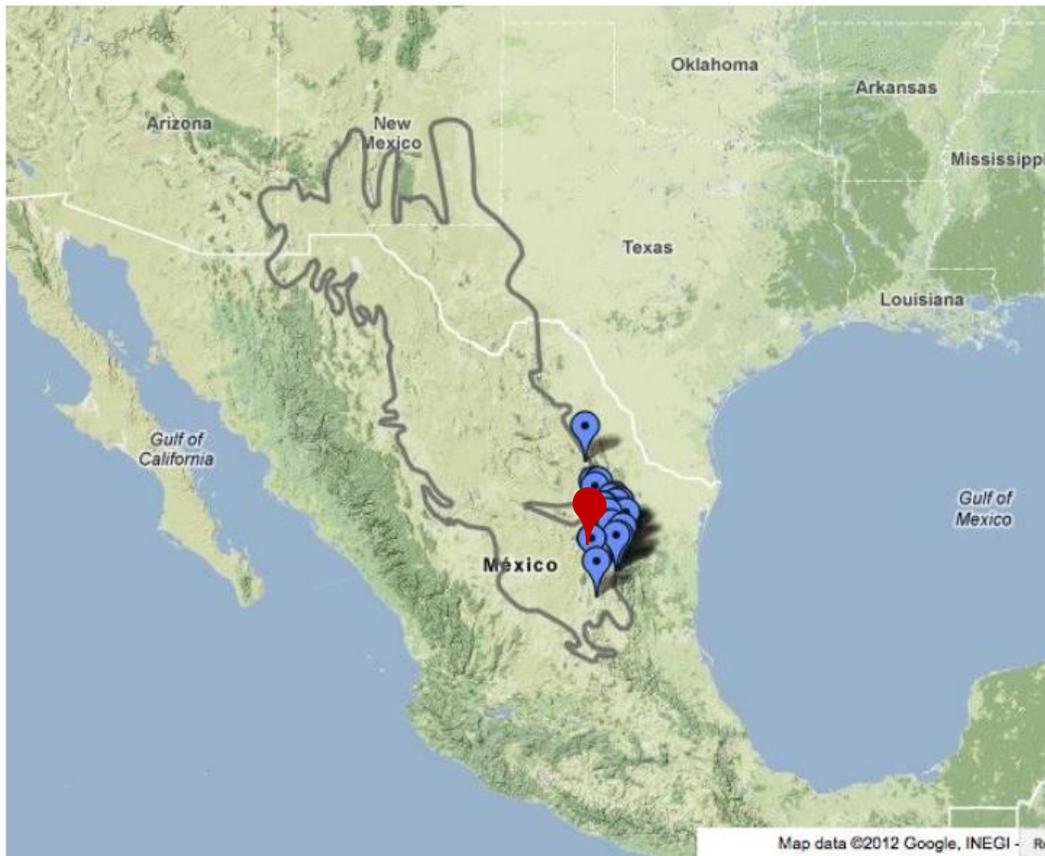
El género *Nama* tiene distribución en el Desierto Chihuahuense, abarcando las partes centro y norte de México y sureste de Estados Unidos (Bacon, 1981). Este género ha sido estudiado a nivel filogenético por Taylor (2012), y se ha reportado que alberga diferentes especies gipsófitos que pueden ser dominantes a nivel regional en el DC (Moore *et al.*, 2014, Fig. 4.3.). *Nama canescens* ha sido catalogada como una especie gipsófito estricta (Taylor, 2012), reportada por primera vez en estudios taxonómicos por Hitchcock (1939). La distribución de esta especie está dirigida hacia el sureste del DC en los Estados de San Luis Potosí y Nuevo León (Fig. 4.4.).



**Figura 4.9.** Incidencia del género *Nama* a lo largo del Desierto Chihuahuense (Moore *et al.*, 2014).

Pese a la información que existe sobre esta especie, no hay reportes sobre estudios ecológicos que describan el comportamiento de *N. canescens* con respecto a la disponibilidad de agua, por lo que este es el primer estudio que evalúa su desempeño ante diferentes escenarios de disponibilidad hídrica, encontrando que es una especie bien adaptada ante las

condiciones de los ambientes áridos y de los sustratos yesosos, con la capacidad de germinar, establecerse y dominar en las comunidades de este estudio.



**Figura 4.10.** Mapa de incidencia de la especie *Nama canescens*, dirigida hacia el sureste del Desierto Chihuahuense. Fuente: Taylor, 2012. Sitio de estudio indicado en rojo.

*Nerisyrenia camporum* y *Sartwellia mexicana* son dos especies que demostraron estar adaptadas al sistema yesoso, ya que se presentaron en los tratamientos de disponibilidad alta y media. Sin embargo, de acuerdo a los análisis estadísticos, *N. camporum* presenta más afinidad por el tratamiento de disponibilidad media y *S. mexicana* por el tratamiento de alta disponibilidad de agua.

Se ha reportado que el género *Nerisyrenia* está compuesto por especies que presentan afinidad hacia el sustrato yesoso y que se distribuyen a lo largo del DC, abarcando Nuevo México y Texas en Estados Unidos y los estados de Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León, Tamaulipas, Zacatecas y SLP en México. (Bacon, 1978; Alexander *et al.*, 2014; Moore

*et al.*, 2014). *N. camporum* es una planta perenne que ha sido identificada anteriormente en sustratos yesosos del DC (Waterfall, 1946) y Bacon (1978) afirma que su presencia está restringida a este tipo de suelos. En cuanto a sus características, se sabe que las especies de este género cuentan con hojas suculentas, atributo que se relaciona con su capacidad de acumular compuestos de calcio, azufre, entre otros (Alexander *et al.*, 2014), lo cual le confiere una mayor capacidad de desarrollarse óptimamente en las condiciones restrictivas de los sustratos yesosos.

*Sartwellia mexicana* es una especie cuyo comportamiento en el sustrato la cataloga como gipsófita (Powell y Turner, 1977). Se encuentra distribuida en el DC y es endémica de México (Villaseñor, 2016). Se ha reportado en el municipio de Matehuala (Johnston, 1941), localidad cercana a nuestro sitio de muestreo. En cuanto a rasgos funcionales, también se encuentra la succulencia de sus hojas, característica de plantas gipsófilas (Moore *et al.*, 2014).

*Oenothera pubescens* es una especie con un ciclo de vida anual o bianual (Wagner, 2004). En este estudio destaca ya que sólo se presentó en el tratamiento de alta disponibilidad de agua. Probablemente, esta especie requiere de un umbral más alto para poder germinar, sin embargo, información con respecto al comportamiento ante la variación de la disponibilidad de agua para esta especie es nula. Sobre el género *Oenothera* se han reportado algunas particularidades como su distribución, que va desde Norteamérica (Arizona y Nuevo México), pasando por el centro (México y Guatemala) y llega hasta Sudamérica (Colombia, Ecuador y Perú) (Dietrich, 1997). En particular, esta especie se encuentra distribuida a lo largo del territorio mexicano (Villaseñor, 2016), por lo que existe la posibilidad de que sea una especie gipsóvaga. Debido a esto, probablemente requiere de condiciones de disponibilidad hídrica elevadas para poder germinar y establecerse.

Finalmente, *Nama stevensii* y *Drymaria lyropetala* fueron las especies menos abundantes en los dos escenarios. A su vez, *N. stevensii* presentó más afinidad por el tratamiento de alta disponibilidad, mientras que *D. lyropetala* por el tratamiento de disponibilidad media de agua. Esto podría indicar *N. stevensii* es una especie más exigente en disponibilidad de agua en comparación con *D. lyropetala*.

*Nama stevensii* es una especie que tiene distribución en el Desierto Chihuahuense; sin embargo, también se distribuye fuera de él, en Kansas, Estados Unidos. Es una especie

clasificada como gipsófita, y en Mexico su distribución abarca los estados de San Luis Potosí, Nuevo León, Coahuila y Zacatecas (Villaseñor, 2016). *N. stevensii* ha sido estudiada a nivel filogenético y se encuentra clasificada en el clado de *N. hispida* y en cuanto a sus características morfológicas se sabe que tiene un crecimiento esparcido debido a su forma decumbente, así como hojas casi lineales (Taylor, 2012).

*Drymaria* es un género que ha sido reportado por Johnston en el Desierto Chihuahuense. Específicamente, se reporta a *D. lyropetala* como una especie perenne gipsófita (Meyer *et al.*, 1992). Su presencia se ha observado en San Luis Potosí, entre las localidades del Cedral y Matehuala, sitios cercanos a nuestra zona de estudio y sobre su comportamiento se sabe que tiene una alta preferencia por suelos con altos porcentajes en contenido de yeso (Johnston, 1941; Meyer *et al.*, 1992).

De manera general, en el Experimento 1 observamos un efecto significativo de los tratamientos de disponibilidad de agua sobre el ensamblaje de especies de la comunidad (Chase, 2007; Myers y Harms, 2011), es decir, el proceso de filtrado tuvo efectos sobre el número e identidad de las especies que se establecieron, teniendo con ello un efecto sobre la composición de la comunidad. Con ello, se corroboró la hipótesis planteada sobre el efecto de disponibilidad hídrica en el ensamblaje de la comunidad de plantas gipsófilas del Altiplano Potosino.

## 4.4. Experimento 2

### 4.4.1. Efecto de la presencia de costras biológicas del suelo sobre el banco de semillas

Los resultados de este experimento demuestran que la presencia de CBS favorece al banco de semillas al presentar una mayor emergencia de plántulas, en comparación con los sitios de suelo desnudo, teniendo en cuenta que se estimuló la germinación en ambos escenarios con giberelinas. Consideramos que este resultado está relacionado con la composición de la costra y su estructura superficial rugosa (Belnap *et al.*, 2003).

Pese a que no fue objeto de estudio la identificación de las CBS, existen algunos reportes de caracterización de CBS en zonas áridas de México (Jiménez-Aguilar *et al.*, 2009; Concostrina-Zubiri *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2013; Concostrina-Zubiri *et al.*, 2014; Pando-Moreno *et al.*, 2014), donde los líquenes presentan las mayores proporciones en la composición de las comunidades. Aunado a ello, Haughian y Burton (2015) indican que las costras constituidas principalmente por líquenes están relacionadas a las áreas más expuestas a la radiación solar, con baja disponibilidad de nutrientes y humedad.

Autores como Boeken and Shachak (1994) han indicado que los líquenes y briófitas dan mayor rugosidad al suelo, mientras que las cianobacterias pueden formar en ocasiones costras densas y duras, con menor rugosidad, donde las semillas pueden estar expuestas a su eliminación por el viento, escorrentía y granivoría (Zhang *et al.*, 2016).

Adicionalmente, la morfología de las semillas juega un papel importante en su arribo a la superficie de la CBS (Boeken y Shachak 1994). En el caso de las semillas observadas de las especies recolectadas en campo, tres presentan una forma esférica y superficie rugosa, además de ser semillas muy pequeñas. Las semillas que cuentan con estas características, tienen indicios de poder ser captadas y retenidas más fácilmente en la superficie de las costras rugosas, en comparación con semillas más largas y grandes (Thompson *et al.*, 1993).

## Conclusiones

En este estudio se comprobaron las hipótesis planteadas. Por una parte, se observó que la disponibilidad hídrica tiene un efecto sobre el ensamblaje de la comunidad, de manera que la variación de la cantidad de lluvia simulada modula su estructura y composición. Esto se traduce en que una alta disponibilidad de agua dará paso a la presencia de mayor riqueza y diversidad promedio en la comunidad. Debido a esto, la composición en escenarios de disponibilidad alta y disponibilidad media de agua fue diferente ya que el agua ejerció un efecto de filtrado de las especies presentes en el banco de semillas y se observó que hay especies que presentan una mayor afinidad por escenarios de alta disponibilidad de agua, mientras que hay otras que se desarrollan sin inconvenientes en escenarios de disponibilidad hídrica media.

En el tratamiento de baja disponibilidad de agua se esperaba observar valores más bajos de riqueza, diversidad y abundancia de especies, y consistente con ello, como resultado se obtuvo una germinación nula. Este resultado tiene gran importancia, debido a que vislumbró dónde se ubica el umbral para la germinación de las especies, y que cuando éste no se sobrepasa la germinación no se presenta. Esto quiere decir que para nuestra comunidad de estudio el proceso de ensamblaje va a estar fuertemente relacionado con los umbrales de disponibilidad de agua. De acuerdo a nuestros resultados, una reducción del 75 % con respecto a la disponibilidad media no permitió la germinación. Este resultado representa un indicio para determinar la problemática para la productividad de estos ecosistemas a futuro con base en la predicción de la disminución de la precipitación en esta zona del país (IPCC, 2008; Cavazos *et al.*, 2013; DOF, 2014). En este sentido, se correría un riesgo en las alteraciones de los ciclos fenológicos de las especies, principalmente la germinación.

Por otra parte, en cuanto a la evaluación de la costra biológica del suelo sobre la formación del banco de semillas, se comprobó que la presencia de esta permite el establecimiento de una mayor cantidad de semillas en comparación con áreas de suelo desnudo. Este resultado es relevante debido a que las CBS son un factor biótico importante durante el proceso de ensamblaje de la comunidad, al otorgar condiciones óptimas para la captación de semillas que forman el banco. Sin embargo, en estudios posteriores es necesario realizar la identificación de los organismos que integran a estas costras, ya que pueden dar

mayor información sobre las relaciones que establecen con las semillas y con el establecimiento de las especies.

De manera general, en este estudio se demostró la intervención de dos factores de carácter biótico y abiótico y la manera específica en que modulan el ensamblaje de la comunidad estudiada. Nuestros resultados son consistentes con estudios sobre ensamblaje realizados en ecosistemas yesosos en regiones del Mediterráneo, sin embargo, la manera en cómo funciona el proceso de filtrado mediante la disponibilidad hídrica tiene aún un amplio campo de estudio en cuanto a conocer los umbrales de las fases fenológicas y la tolerancia que presenta cada especie ante distintos escenarios.

El presente corresponde al primer estudio que evalúa el proceso de ensamblaje *ex situ* en una comunidad de gipsófilas del DC, y de manera específica en México, lo cual contribuye en gran medida al conocimiento de las especies, en las cuales se presentan numerosos endemismos, así como de los ecosistemas yesosos en esta región.

La presente investigación abre la puerta a estudios futuros que permitan conocer el comportamiento de la flora que integra a los ecosistemas yesosos del DC y poder establecer medidas para su buen manejo y conservación, tanto en escenarios que se viven actualmente como en escenarios futuros.

## Referencias

- Agami, M. (1987). The establishment, growth, phenology and longevity of two species of *Helianthemum* in the Negev Desert Highlands, Israel. *Oecologia*, 71, 486–490.
- AGORA - Unravelling global rules of species assembly: an experimental approach based on annual plant communities in semi-arid systems worldwide. Ref.- CGL2016-77417-P.
- Alexander, P. J., Douglas, N. A., Ochoterena, H., Flores-Olvera, H., & Moore, M. J. (2014). Recent findings on the gypsum flora of the rim of the Guadalupe Mountains, New Mexico, U.S.A: A new species of *Nerisyrenia* (Brassicaceae), a new state record, and an updated checklist. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 8(2), 383–393.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32–46.
- Apel, P. (1994). Water use efficiency in *Flaveria* and *Moricandia* species. *Biologia Plantarum*, 36(2), 243–246. <https://doi.org/10.1007/BF02921093>
- Bacon, J. D. (1978) Taxonomy of *Nerisyrenia* (Cruciferae). *Rhodora*, 80, 159–227.
- Bacon, J.D. (1981). New species of *Nama* (Hydrophyllaceae) from the Chihuahuan Oesert region of Mexico. *Sida* 9, 99-103.
- Bastow Wilson, J. (2004). Assembly rules in plant communities. In E. Weiher & P. Keddy (Eds.), *Ecological Assembly Rules Perspectives, advances, retreats* (pp. 130–164). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542237.013>
- Belnap, J., & Lange, O. L. (Eds.). (2003). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* (Vol. 150). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8>
- Belnap, J., & Weber, B. (2013). Biological soil crust as an integral component of desert environments. *Ecological Processes*, 2, 2–17. <https://doi.org/10.1186/2192-1709-2-1>
- Boeken, B., & Shachak, M. (1994), Desert plant communities in human-made patches-implications for management. *Ecological Applications*, 4, 702-716. doi:10.2307/1942001
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. (R. Gentleman, K. Hornik, & G. Parmigiani, Eds.). Springer New York Dordrecht London Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-1-44197976-6>

- Bowker, M.A., Mau, R.L., Maestre, F.T., Escolar, C. & Castillo-Monroy, A.P. (2011). Functional profiles reveal unique ecological roles of various biological soil crust organisms. *Functional Ecology*, 25, 787–795.
- Caballero, I., Olano, J.M., Loidi, J. & Escudero, A. (2008). A model for small-scale seed bank and standing vegetation connection along time. *Oikos* 117, 1788–1795. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.17138.x
- Casby-Horton, S., Herrero, J., & Rolong, N. A. (2015). Gypsum soils-their morphology, classification, function, and landscapes. *Advances in Agronomy* 130, 231-290. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2014.10.002>
- Cavazos, T., J. A. Salinas, B. Martínez, G. Colorado, P. de Grau, R. Prieto, C. Conde, A. Quintanar, J. Santana, R. Romero, M. E. Maya, J. G. Rosario, M. R. Ayala, H. Carrillo, O. Santiesteban, M. E. Bravo. 2013. Actualización de escenarios de cambio climático para México como parte de los productos de la Quinta Comunicación Nacional. [escenarios.inecc.gob.mx](http://escenarios.inecc.gob.mx)
- Chacón-Labela, J., de la Cruz, M., Pescador, D. S., & Escudero, A. (2016). Individual species affect plant traits structure in their surroundings: evidence of functional mechanisms of assembly. *Oecologia*, 180(4), 975–987. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3547-z>
- Chase, J. M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(44), 17430–17434. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704350104>
- Chesson, P., Gebauer, R. L. E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S. K., Sher, A., Novoplansky, A., & Weltzin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, 141(2), 236–253. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1551-1>
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (2001) *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd ed. Plymouth Marini Laboratory, UK: PRIMER-E Ltd.
- Concostrina-Zubiri, L., Huber-Sannwald, E., Martínez, I., Flores Flores, J. L., Reyes-Agüero, J. A., Escudero, A., & Benalp, J. (2014). Biological soil crusts across disturbance – recovery scenarios : effect of grazing regime on community dynamics. *Ecological Applications*, 24(7), 1863–1877. <https://doi.org/10.1890/13-1416.1>
- Concostrina-Zubiri, L., Huber-Sannwald, E., Martínez, I., Flores Flores, J. L., & Escudero, A. (2013). Biological soil crusts greatly contribute to small-scale soil heterogeneity along a grazing gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 64, 28–36. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.03.029>

- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., Heijden, van der M.G.A., Pausas, J.G., & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- De Villalobos, A. E., & Peláez, D. V. (2001). Influences of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia* Burk. *Journal of Arid Environments*, 49(2), 321–328. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0782>
- DeFalco, L.A., Detling, J.K., Richard Tracy, C. & Warren, S.D. (2001). Physiological variation among native and exotic winter annual plants associated with microbiotic crusts in the Mojave Desert. *Plant and Soil*, 234, 1-14.
- Deines, L., Rosentreter, R., Eldridge, D.J. & Serpe, M.D. (2007) Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. *Plant Soil*, 295, 23–35.
- Dietrich, W. (1997). The South American Species of *Oenothera* Sect. *Oenothera* (*Raimannia*, *Renneria* ; *Onagraceae*). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 64(3), 425–626.
- DOF, Diario Oficial de la Federación. (2014). Consultado el 17 de octubre de 2018 en: [http://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5342492&fecha=28/04/2014](http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5342492&fecha=28/04/2014)
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M. O., & Pöschl, U. (2012). Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience*, 5(7), 459–462. <https://doi.org/10.1038/ngeo1486>
- Escudero, A., Gavilan, R., & Rubio, A. (1994). Una breve revisión de técnicas de análisis multivariantes aplicables en Fitosociología. *Botanica Complutensis*, 19, 9–38.
- Escudero, A., Martínez, I., de la Cruz, A., Otálora, M.A.G. & Maestre, F.T. (2007). Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *Journal of Arid Environments*, 70(1), 18-28.
- Escudero, A., Palacio, S., Maestre, F. T., & Luzuriaga, A. L. (2015). Plant life on gypsum: A review of its multiple facets. *Biological Reviews*, 90(1), 1-18. <https://doi.org/10.1111/brv.12092>
- Estrada-Castillón, E., Scott-Morales, L., Villareal-Quintanilla, J. A., Jurado-Ybarra, E., Cotera-Correa, M., Cantú-Ayala, C., & García-Pérez, J. (2010). Clasificación de los pastizales halófilos del noreste de México asociados con perrito de las praderas (*Cynomys mexicanus*): diversidad y endemismo de especies. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 401–416.

- FAO/IIASA/ISRIC/ISS-CAS/JRC. (2012). Harmonized World Soil Database (Version 1.2). FAO, Rome, Italy (IIASA, Laxenburg, Austria).
- Flores, J., Pérez-Sánchez, R. M., & Jurado, E. (2017). The combined effect of water stress and temperature on seed germination of Chihuahuan Desert species. *Journal of Arid Environments*, 146, 95–98. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.07.009>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (1998). World reference base for soil resources. World Soil Resources Report No. 84. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Fox, B. J. (1987). Species assembly and the evolution of community structure. *Evolutionary Ecology*, 1(3), 201–213. <https://doi.org/10.1007/BF02067551>
- Frankham, R., J.D. Ballou, & D.A. Briscoe. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 640 pp.
- Freas, K. E., & Kemp, P. R. (1983). Some Relationships between Environmental Reliability and Seed Dormancy in Desert Annual Plants. *Journal of Ecology*, 71(1), 211–217.
- GYPWORLD - A global initiative to understand gypsum ecosystem ecology. Comisión Europea (H2020-MSCA-RISE-2017)
- Gómez-Biedma, S., Vivó, M., & Soria, E. (2001). Pruebas de significación en Bioestadística. *Revista de Diagnóstico Biológico*, 50(4), 207-218.
- González Costilla, O., Giménez de Azcárate, J., García Pérez, J., & Aguirre Rivera, J. R. (2007). Flórmula vascular de la Sierra de Catorce y territorios adyacentes, San Luis Potosí, México. *Acta Botánica Mexicana*, 78, 1–38. Retrieved from <http://www.redalyc.org/pdf/574/57407801.pdf>
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1), 111–127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- Hair, J. F., Anderson, R. E., Tatham, R. L., & Black, W. C. (1999). *Análisis Multivariante*. (A. Otero, Ed.). Madrid: Prentice Hall Iberia.
- Haughian, S. R., & Burton, P. J. (2015). Microhabitat associations of lichens, feathermosses, and vascular plants in a caribou winter range, and their implications for understory development. *Botany*, 93(4), 221–231. <https://doi.org/10.1139/cjb-2014-0238>

- Heike Vibrans (ed.), (2009), *Malezas de México*, (CONABIO). Último acceso-01 oct. 2018. <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/asteraceae/gymnosperma-glutinosum/fichas/ficha.htm#9.%20Referencias>
- Herrera, Y. (1997). *Estudio biosistemático del género Bouteloua de México*. Informe final de proyecto CONABIO.
- Herrero, J., Artieda, O., & Hudnall, W. H. (2009). Gypsum, a Tricky Material. *Soil Science Society of America Journal*, 73(6), 1757. <https://doi.org/10.2136/sssaj2008.0224>
- Hinton, J., & Hinton, G. S. (1995). Checklist of Hinton's collections of the flora of South-central Nuevo Leon and adjacent Coahuila. *Acta Botanica Mexicana*, 30, 41–112.
- Hitchcock, C. L. (1939). The Perennial Mexican Namas. *American Journal of Botany*, 26(5), 341–347. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2436471>
- Hodgson, J., Montserrat-Martí, G., Alberto, F., García-Ruiz, J. M., Guerrero, J. & Colasanti, R. (1994). A comparison of the functional characteristics of plants from sedimenting and eroded areas with particular reference to the gypsum hills of the Ebro Depression. In *Geomorfología en España* (Eds. J. Arnáez, J. M. García-Ruiz and A. Gómez-Villar), pp. 239–251. Sociedad Española de Geomorfología, Logroño.
- Huerta-Martínez, F. M., Vázquez-García, J. A., García-Moya, E., López-Mata, L., & Vaquera-Huerta, H. (2004). Vegetation ordination at the southern Chihuahuan Desert (San Luis Potosi, Mexico). *Plant Ecology*, 174(1), 79–87. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000046063.12313.74>
- Hunter, M. L. J., & Gibbs, J. P. (2007). *Fundamentals of Conservation Biology* (Third). Blackwell Publishing. <https://doi.org/10.15713/ins.mmj.3>
- IPCC, Intergovernmental Panel on Climate Change. (2008). *Climate Change 2007, Synthesis Report*.
- Jafari M., Tavili A., Zargham N., Heshmati Gh.A., Zare C.M.A, Shirzadian S., Azarnivand H., Zehtabian Gh.R. & Sohrabi M. (2004). Comparing some properties of crusted and uncrusted soils in Alagol Region of Iran. *Pakistan Journal of Nutrition*, 3, 273-277.
- Jimenez Aguilar, A., Huber-Sannwald, E., Belnap, J., Smart, D. R., & Arredondo Moreno, J. T. (2009). Biological soil crusts exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability. *Journal of Arid Environments*, 73(12), 1158–1169. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.05.009>
- Jiménez, M. A., Jaksic, F. M., Armesto, J. J., Gaxiola, A., Meserve, P. L., Kelt, D. A., & Gutiérrez, J. R. (2011). Extreme climatic events change the dynamics and invasibility of semi-arid annual plant communities. *Ecology Letters*, 14(12), 1227–1235. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01693.x>

- Johnston, I. M. (1941). Gypsophily Among Mexican Desert Plants. *Journal of the Arnold Arboretum*, 22(2), 145–170.
- Jump, A. S., Marchant, R. & Peñuelas, J. (2009). Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in Plant Science*, 14, 1360–1385.  
doi:10.1016/j.tplants.2008.10.002
- Jurado, E., Estrada, E., & Mole, A. (2001). Characterizing plant attributes with particular emphasis on seeds in Tamaulipan thornscrub in semi-arid Mexico. *Journal of Arid Environments*, 48(3), 309–321. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0762>
- Kattge, J., S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönsch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, J. H. C. Cornelissen, C. Violle, S. P. Harrison, P. M. v. Bodegom, M. Reichstein, B. J. Enquist, N. A. Soudzilovskaia, D. D. Ackerly, M. Anand, O. Atkin, M. Bahn, T. R. Baker, D. Baldocchi, R. Bekker, C. Blanco, B. Blonder, W. J. Bond, R. Bradstock, D. E. Bunker, F. Casanoves, J. Cavender-Bares, J. Q. Chambers, F. S. Chapin, J. Chave, D. Coomes, W. K. Cornwell, J. M. Craine, B. H. Dobrin, L. Duarte, W. Durka, J. Elser, G. Esser, M. Estiarte, W. F. Fagan, J. Fang, F. Fernández-Méndez, A. Fidelis, B. Finegan, O. Flores, H. Ford, D. Frank, G. T. Freschet, N.M. Fyllas, R. V. Gallagher, W. A. Green, A. G. Gutierrez, T. Hickler, S. Higgins, J. G. Hodgson, A. Jalili, S. Jansen, C. Joly, A. J. Kerkhoff, D. Kirkup, K. Kitajima, M. Kleyer, S. Klotz, J. M. H. Knops, K. Kramer, I. Kühn, H. Kurokawa, D. Laughlin, T. D. Lee, M. Leishman, F. Lens, T. Lenz, S. L. Lewis, J. Lloyd, J. Llusià, F. Louault, S. Ma, M. D. Mahecha, P. Manning, T. Massad, B. Medlyn, J. Messier, A. T. Moles, S. C. Müller, K. Nadrowski, S. Naeem, Ü. Niinemets, S. Nöllert, A. Nüske, R. Ogaya, J. Oleksyn, V. G. Onipchenko, Y. Onoda, J. Ordoñez, G. Overbeck, W. A. Ozinga, S. Patiño, S. Paula, J. G. Pausas, J. Peñuelas, O. L. Phillips, V. Pillar, H. Poorter, L. Poorter, P. Poschlod, A. Prinzing, R. Proulx, A. Rammig, S. Reinsch, B. Reu, L. Sack, B. Salgado-Negret, J. Sardans, S. Shiodera, B. Shipley, A. Siefert, E. Sosinski, J. F. Soussana, E. Swaine, N. Swenson, K. Thompson, P. Thornton, M. Waldram, E. Weiher, M. White, S. White, S. J. Wright, B. Yguel, S. Zaehle, A. E. Zanne, C. Wirth. 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 2905–2935.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–165.
- Kindt, R., & Coe, R. (2005). *Tree Diversity Analysis, A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. Nairobi: World Agroforestry Centre (ICRAF).
- Kraft, N. J. B., & Ackerly, D. D. (2014). Assembly of Plant Communities. In R. K. Monson (Ed.), *Ecology and the Environment* (pp. 68–85). New York: Springer Science+Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7501-9>

- Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (2008). Growth and Allocation. In *Plant Physiological Ecology* (2nd ed., p. 591). New York: Springer Science+Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>
- Larcher, W. (2000). Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems*, 134, 279–295.
- Legendre, P., & Anderson, M. J. (1999) Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, 69, 1–24.
- Li, X. R., Jia, X. H., Long, L. Q., & Zerbe, S. (2005). Effects of biological soil crusts on seed bank, germination and establishment of two annual plant species in the Tengger Desert (N China). *Plant and Soil*, 277, 375–385. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-8162-4>
- Luzuriaga, A. L., González, J. M., & Escudero, A. (2015). Annual plant community assembly in edaphically heterogeneous environments. *Journal of Vegetation Science*, 26(5), 866-875. <https://doi.org/10.1111/jvs.12285>
- Luzuriaga, A.L., Sánchez, A.M., López-Angulo, J. & Escudero, A. 2018. Habitat fragmentation determines diversity of annual plant communities at landscape and fine spatial scales. *Basic and Applied Ecology*, 29, 12-19.
- Luzuriaga, A. L., Sánchez, A. M., Maestre, F. T., & Escudero, A. (2012). Assemblage of a semi-arid annual plant community: Abiotic and biotic filters act hierarchically. *PLoS ONE*, 7(7), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041270>
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwells.
- Martinez-Duro, E., Luzuriaga, A. L., Ferrandis, P., Escudero, A., & Herranz, J. M. (2012). Does aboveground vegetation composition resemble soil seed bank during succession in specialized vegetation on gypsum soil? *Ecological Research*, 27(1), 43–51. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0870-z>
- Martínez-Montoya, J. F., Herrero-Isern, J., Aceves-de Alba, J., Palacio-Núñez, J., Ruiz-Vera, V. M., & Olmos-Oropeza, G. (2012). Approximation of the surface of gypseous soils in San Luis Potosí, Mexico. *Ciencia e Investigación Agraria*, 39(3), 545-556.
- Matesanz, S., Escudero, A., & Valladares, F. (2008). Additive effects of a potentially invasive grass and water stress on the performance of seedlings of gypsum specialists. *Applied Vegetation Science*, 11(3), 287–296. <https://doi.org/10.3170/2008-7-18425>
- Matesanz, S., Gianoli, E. & Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. In: *Year in Evolutionary Biology*, eds C. D. Schlichting and T. A. Mousseau (Malden:Wiley-Blackwell), 35–55.

- Mendoza-Aguilar, D. O., Cortina, J., & Pando-Moreno, M. (2014). Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe. *Plant and Soil*, 375(1–2), 267–274. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1958-8>
- Meyer, S. E. (1986). The ecology of gypsophile endemism in the eastern Mojave Desert. *Ecology*, 67, 1303–1313.
- Meyer, S. E., & García-Moya, E. (1989). Plant community patterns and soil moisture regime in gypsum grasslands of north central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 16, 147–155.
- Meyer, S. E., García-Moya, E., & Lagunes-Espinoza, L. C. (1992). Topographic and soil surface effects on gypsophile plant community patterns in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 3(4), 429–438.
- Michaud, G.A., Monger, H.C., Anderson, D.L., 2013. Geomorphic-vegetation relationships using a geopedological classification system, northern Chihuahuan Desert, USA. *Journal of Arid Environments*, 90, 45–54.
- Molina, V. M., Pando, M., Jurado, E., Cantú, I., & Alanís, E. (2013). Costras biológicas del suelo en pastizales gipsófilos del noreste de México. *Ciencia UANL*, 16(63), 89–97.
- Molina-Venegas, R., Aparicio, A., Lavergne, S., & Arroyo, J. (2016). How soil and elevation shape local plant biodiversity in a Mediterranean hotspot. *Biodiversity and Conservation*, 25(6), 1133–1149. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1113-y>
- Moore, M. J., & Jansen, R. K. (2006). Molecular evidence for the age, origin, and evolutionary history of the American desert plant genus *Tiquilia* (Boraginaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39, 668–687.
- Moore, M. J., & Jansen, R. K. (2007). Origins and biogeography of gypsophily in the Chihuahuan Desert plant group *Tiquilia* subg. *Eddyia* (Boraginaceae). *Systematic Botany*, 32(2), 392–414. <https://doi.org/10.1600/036364407781179680>
- Moore, M. J., Mota, J. F., Douglas, N. A., Olvera, H. F., & Ochoterena, H. (2014). The ecology, assembly and evolution of gypsophile floras. In N. Rajakaruna, R. S. Boyd, & T. B. Harris (Eds.), *Plant Ecology and Evolution in Harsh Environments* (pp. 345). New York: Nova Publishers.
- Mota, J. F., Garrido-Becerra, J. A., Pérez-García, F. J., Salmerón-Sánchez, E., Sánchez-Gómez, P., & Merlo, E. (2016). Conceptual baseline for a global checklist of gypsophytes. *Lazaroa*, 37, 7–30. <https://doi.org/10.5209/LAZA.54044>
- Mota, J. F., Sánchez, P., Merlo, M. E., Catalán, P., Laguna, E., Cruz, M., Navarro, F., Marchal, F., Bartolomé, C., Martínez, J. M., Sainz, H., Valle, F., Serra, L., Martínez,

- F., Garrido, J. A., & Pérez-García, F. J. (2009). Aproximación a la checklist de los gipsófitos ibéricos. *Anales de Biología*, 31, 71–80.
- Muller, C. T., Moore, M. J., Feder, Z., Tiley, H., & Drenovsky, R. E. (2017). Phylogenetic patterns of foliar mineral nutrient accumulation among gypsophiles and their relatives in the Chihuahuan Desert. *American Journal of Botany*, 104(10), 1442–1450. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700245>
- Myers, J. A., & Harms, K. E. (2011). Seed arrival and ecological filters interact to assemble high-diversity plant communities. *Ecology*, 92(3), 676–686. <https://doi.org/10.1890/10-1001.1>
- Noy-Meir, I. (1973). Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 25–51.
- Oksanen, F.J., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, R.P., O'Hara, R.B., Simpson L.G., Solymos, P., Stevens, H. M. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2017). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-4. <https://CRAN.Rproject.org/package=vegan>
- Pando-Moreno, M., Molina, V., Jurado, E., & Flores, J. (2014). Effect of biological soil crusts on the seed germination of three plant species under laboratory conditions. *Botanical Sciences*, 92(2), 273–279. <https://doi.org/10.17129/botsci.57>
- Parsons, R. F. (1976). Gypsophily in Plants-A Review. *The American Midland Naturalist*, 96(1), 1–20.
- Peralta, A. M. L., Sánchez, A. M., Luzuriaga, A. L., & Escudero, A. (2016). Factors driving species assemblage in Mediterranean soil seed banks: From the large to the fine scale. *Annals of Botany*, 117(7), 1221–1228. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw039>
- Peralta, A. L., Sánchez, A. M., Luzuriaga, A. L., de Bello, F., & Escudero, A. (En prensa). Evidences of functional species sorting and filtering by rainfall and biotic interactions: A community common garden approach. *Journal of Ecology*.
- Pérez-García, F. J., Akhani, H., Parsons, R. F., Silcock, J. L., Kurt, L., Özdeniz, E., Spampinato, G., Musarella, C. M., Salmerón-Sánchez, E., Sola, F., Merlo, M. E., Martínez-Hernández, F., Mendoza-Fernández, A. J., Garrido-Becerra, J. A. & Mota, J. F. (2018). Preliminary inventory of the gypsum flora of the Palaearctic and Australian areas. *Mediterranean Botany*, 39(1). <https://doi.org/10.5209/MBOT.59428>
- Pérez-García, F. J., Martínez-Hernández, F., Mendoza-Fernández, A. J., Merlo, M. E., Sola, F., Salmerón-Sánchez, E., Garrido-Becerra, J. A. & Mota, J. F. (2017). Towards a global checklist of the world gypsophytes: A qualitative approach. *Plant Sociology*, 54(2), 61–76. <https://doi.org/10.7338/pls2017542S1/06>

- Pescador, D.S., Sánchez, A.M., Luzuriaga, A.L., Sierra-Almeida, A. & Escudero, A. 2018. Winter is coming: plant freezing resistance as a key functional trait for the assembly of annual Mediterranean communities. *Annals of Botany*, 121, 335–344
- Poch, R.M., & Verplancke, H. (1997). Penetration resistance of gypsiferous horizons. *European Journal of Soil Science*, 48, 535–543.
- Powell, A. M. & Turner, B. L. (1977) Aspects of the plant biology of the gypsum outcrops of the Chihuahuan Desert. In: R. H. Wauer & D. H. Riskind (Eds.). *Transactions of the symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert region, United States and Mexico, Sul Ross State University, Alpine, Texas, 17-18 October 1974* (pp. 315–325). Washington, DC: U.S. Department of the Interior, National Park Service Transactions and Proceedings Series, Number 3.
- Prasse, R. & Bornkamm, R. (2000) Effects of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. *Plant Ecology*, 150, 65-75.
- Raafat, H., & Abd, E.-W. (2016). Plant assemblage and diversity variation with human disturbances in coastal habitats of the western Arabian Gulf. *Journal of Arid Land*, 8(5), 787–798. <https://doi.org/10.1007/s40333-016-0084-x>
- Ricklefs, R. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Rivera-Aguilar, V., Godínez-Alvarez, H., Manuell-Cacheux, I., & Rodríguez-Zaragoza, S. (2005). Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory conditions. *Journal of Arid Environments*, 63(1), 344–352. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.03.012>
- Romão, R.L. & Escudero, A. (2005). Gypsum physical soil crusts and the existence of gypsophytes in semiarid central Spain. *Plant Ecology*, 181(1), 127-137.
- Royal Botanic Gardens Kew. (2018) Seed Information Database (SID). Version 7.1. Available from: <http://data.kew.org/sid/> (August 2018)
- RStudio Team (2016). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Ruíz Ayma, G., Olalla Kerstupp, A., Macías Duarte, A., Guzmán Velasco, A., & González Rojas, J. I. (2016). Population density of the western burrowing owl (*Athene cunicularia hypugaea*) in Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*) colonies in northeastern Mexico. *BMC Ecology*, 16(1), 38. <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0091-y>
- Rzedowski, J. (1957). Vegetación de las partes áridas de los estados de San Luis Potosí y Zacatecas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 18, 49–101.

- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., & Frise, E. et al. (2012), "Fiji: an open-source platform for biological-image analysis", *Nature methods* 9(7), 676-682, PMID 22743772, doi:10.1038/nmeth.2019
- Schwinning, S., Sala, O. E., Loik, M. E., & Ehleringer, J. R. (2004). Thresholds, memory, and seasonality: Understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141(2), 191–193. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1683-3>
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM–059–ECOL–2010, Protección ambiental–Especies nativas de México de flora y fauna silvestres– Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio– Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.
- Serpe, M.D., Zimmerman, S.J., Deines, L., & Rosentreter, R. (2008). Seed water status and root tip characteristics of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. *Plant and Soil*, 303, 191–205.
- Servicio Meteorológico Nacional (1981-2010). Consultado el 04 de diciembre de 2018. Disponible en: <http://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=slp>
- Shem-tov, S., & Gutterman, Y. (2003). Influence of water regime and photoperiod treatments on resource allocation and reproductive successes of two annuals occurring in the Negev Desert of Israel. *Journal of Arid Environments*, 55, 123–142. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(02\)00255-0](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00255-0)
- Su, Y. G., Li, X. R., Zheng, J. G., & Huang, G. (2009). The effect of biological soil crusts of different successional stages and conditions on the germination of seeds of three desert plants. *Journal of Arid Environments*, 73(10), 931–936. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.04.010>
- Taylor, S. E. (2012). *Molecular Systematics and the Origins of Gypsophily in Nama L. (Boraginaceae)*. Ph.D. thesis, University of Texas, Austin, Texas, USA.
- The Plant List (2013). Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (último acceso Agosto 2018).
- Thompson, K., Band, S. R., & Hodgson, J. G. (1993). Seed Size and Shape Predict Persistence in Soil. *Functional Ecology*, 7(2), 236–241. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/2389893>
- Tobe, K., Zhang, L., & Omasa, K. (2005). Seed germination and seedling emergence of three annuals growing on desert sand dunes in China. *Annals of Botany*, 95(4), 649–659. <https://doi.org/10.1093/aob/mci060>

- Treviño-Villarreal, J., & Grant, W. E. (1998). Geographic range of the endangered Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*). *Journal of Mammalogy*, 79(4), 1273–1287. <https://doi.org/10.2307/1383019>
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 14 Oct 2018. <http://www.tropicos.org>
- Turner, B. L. & A. M. Powell. (1979). Deserts, gypsum, and endemism. In J. R. Goodin and D. K. Northington [eds.], *Arid land plant resources: Proceedings of the International Arid Lands Conference on Plant Resources*, Texas Tech University, 96 – 116. International Center for Arid and Semi-Arid Land Studies, Lubbock, Texas, USA.
- Tye, M. R., Ferrer-Cervantes, M. E., Sánchez, A. M., García-Cervigón, A. I., Escudero, A., Albert, M. J., Olano, J. M., Iriondo, J. M., & Quintana-Ascencio, P. F. (2017). Assessing seed and microsite limitation on population dynamics of a gypsophyte through experimental soil crust disturbance and seed addition. *Plant Ecology*, 218(5), 595–607. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0714-1>.
- Villarreal-Quintanilla, J. Á. (2001). *Flora de Coahuila. Listados Florísticos de México* (1ra ed., Vol. XXIII). D.F.
- Villarreal-Quintanilla, J. A., Bartolomé-Hernández, J. A., Estrada-Castillón, E., Ramírez-Rodríguez, H., & Martínez-Amador, S. J. (2017). El elemento endémico de la flora vascular del Desierto Chihuahuense. *Acta Botanica Mexicana*, 118, 65–96. <https://doi.org/10.21829/abm118.2017.1201>
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559–902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Wagner, W. L. (2004). Resurrection of a little-known species of *Oenothera* sect. *Oenothera* in Northeastern Mexico (tribe Onagreae: Onagraceae). *Sida*, 21(2), 651–655.
- Waterfall, U. T. (1946). Observations on the Desert Gypsum Flora of Southwestern Texas and Adjacent New Mexico. *American Midland Naturalist*, 36(2), 456–466.
- Weltzin, J. F., & Tissue, D. T. (2003). Resource pulses in arid environments: Patterns of rain, patterns of life. *New Phytologist*, 157(2), 171–173. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00672.x>
- Zhang, Y., Aradottir, A. L., Serpe, M., & Boeken, B. (2016). Interactions of Biological Soil Crust with Vascular Plants. In B. Weber, B. Büdel, & J. Belnap (Eds.), *Biological Soil Crusts: An organizing Principle in Drylands* (Vol. 226, pp. 499–523). Springer International Publishing Switzerland. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0>

