

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

---

**IPICYT**

**POSGRADO EN CIENCIAS APLICADAS**

**EFFECTO NODRIZA DE *LARREA TRIDENTATA* Y SU IMPACTO EN  
LA DIVERSIDAD DE ESPECIES VEGETALES PERENNES EN LA  
REGIÓN DEL ALTIPLANO POTOSINO, MÉXICO**

Tesis que presenta

**OMAR RICARDO SAMOUR NIEVA**

Para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias Aplicadas**

En la opción de

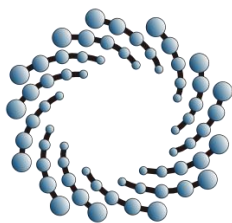
**Ciencias Ambientales**

Director de tesis

**Dr. Ernesto Iván Badano**

**San Luis Potosí, S.L.P.**

**Agosto de 2012**



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

---

**IPICYT**

## **Constancia de aprobación de la tesis**

La tesis “**Efecto nodriza de *Larrea tridentata* y su impacto en la diversidad de especies vegetales perennes en la región del Altiplano Potosino, México**” presentada para obtener el Grado de Maestro en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales fue elaborada por **Omar Ricardo Samour Nieva** y aprobada el **17 de Agosto de 2012** por los suscritos, designados como Jurado de Tesis por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

---

**Dr. Ernesto Iván Badano**  
**Director de tesis**

---

**Dr. Joel David Flores Rivas**  
**Asesor de tesis**

---

**Dr. José Luis Flores Flores**  
**Asesor de tesis**

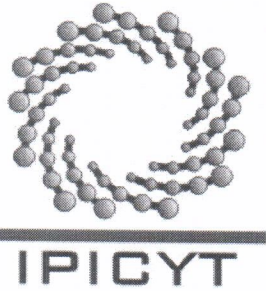


## **Créditos Institucionales**

Esta tesis fue elaborada en la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la codirección de Dr. Ernesto Iván Badano.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Beca # 376209).

Este proyecto fue financiado mediante Recursos Propios del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., asignados al Dr. Ernesto I. Badano dentro del proyecto institucional “Dinámicas de Reclutamiento de Encinos (*Quercus* spp.) en Áreas Naturales Protegidas”.



# 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 057 del Libro primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 17 días del mes de agosto del año 2012, se reunió a las 11:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

<b>Dr. José Luis Flores Flores</b>	<b>Presidente</b>	<b>UASLP</b>
<b>Dr. Joel David Flores Rivas</b>	<b>Secretario</b>	<b>IPICYT</b>
<b>Dr. Ernesto Iván Badano</b>	<b>Sinodal</b>	<b>IPICYT</b>

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

**MAESTRO EN CIENCIAS APLICADAS  
EN LA OPCION DE CIENCIAS AMBIENTALES**

sustentó el C.

**Omar Ricardo Samour Nieva**

sobre la Tesis intitulada:

*Efecto nodriza de Larrea tridentata y su impacto en la diversidad de especies vegetales perennes en la región del Altiplano Potosino, México*

que se desarrolló bajo la dirección de

**Dr. Ernesto Iván Badano**

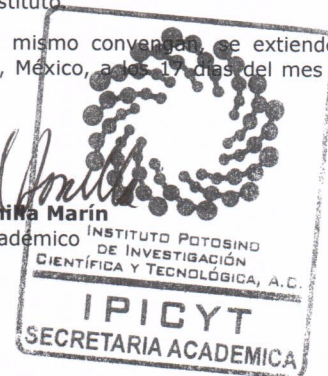
El Jurado, después de deliberar, determinó

**APROBARLO**

Dándose por terminado el acto a las 12:50 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición del interesado y para los fines que al mismo convenga, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 17 días del mes de agosto de 2012.

  
**Dr. Marcial Bonilla Marín**  
Secretario Académico



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

## **Dedicatoria**

Quiero dedicar este trabajo a mi familia. A la que tenía antes de llegar aquí y a aquellas personas que pasaron a ser parte de ella gracias al apoyo y al cariño que me brindaron desde mi llegada.

En especial a mi gran amigo Javier del Castillo, a su familia y a todas las personas que lamentamos su sensible fallecimiento, fue un honor poderme contar entre sus amigos.

También quiero dedicarle este trabajo al pueblo wixárica por la lucha que están llevando a cabo para defender sus derechos, tenemos la obligación de ayudarlos a proteger lo que les pertenece.

## **Agradecimientos**

El trabajo de campo que se realizó en esta investigación fue logrado gracias a la ayuda de Badano, Nayeli, Juan Pablo Rodas, Renato Ramos, Daniela Garza, Nieves León Barranco y Melissa Ávila, a quienes agradezco su enorme colaboración.

Agradezco mucho a la familia Tapia por todas las atenciones que tuvieron conmigo durante mi primer año en San Luis Potosí.

A las familias Salinas, Martínez Barreda, Cadena Fernández y a todas aquellas personas que me brindaron su amistad en estos dos años, los llevo en el corazón.

A todo el personal que labora en este instituto, de manera muy especial a Alicia por ser una excelente amiga.

# Contenidos

Constancia de aprobación de la tesis.....	II
Créditos institucionales.....	III
Acta de examen.....	IV
Dedicatoria.....	V
Agradecimientos.....	VI
Resumen y palabras clave.....	VIII
Abstract and keywords.....	X
1. Introducción.....	1
1.1 Hipótesis.....	4
1.2 Objetivo General.....	4
1.3 Objetivos específicos.....	5
2. Materiales y Métodos.....	6
2.1 Descripción de la especie.....	6
2.2 Descripción de la región bajo estudio y los sitios de trabajo.....	6
2.3 Cobertura de los hábitats y abundancia de <i>Larrea tridentata</i> .....	10
2.4. Facilitación por <i>Larrea tridentata</i> .....	11
2.5 Efectos de <i>Larrea tridentata</i> sobre la diversidad de especies.....	15
3. Resultados.....	23
3.1 Cobertura de los hábitats y abundancia de <i>Larrea tridentata</i> .....	23
3.2. Facilitación por <i>Larrea tridentata</i> .....	23
3.3 Efectos de <i>Larrea tridentata</i> sobre la diversidad de especies.....	27
4. Discusión.....	38
5. Conclusiones.....	41
6. Bibliografía.....	44

## Resumen

La facilitación entre las plantas puede influir fuertemente en la diversidad de la vegetación en lugares con condiciones ambientales extremas, como ecosistemas áridos y semiáridos. Esto ocurre porque las estructuras físicas de algunas plantas (doseles, sistemas de raíces, etc.), normalmente conocidas como *plantas nodriza*, pueden mitigar condiciones extremas dentro de su área de influencia y crear microhábitats en los que las especies altamente susceptibles a condiciones ambientales extremas pueden establecerse. A lo largo del desierto Chihuahuense, *Larrea tridentata* es una especie arbustiva pionera que coloniza sitios que han sido fuertemente afectados por las actividades humanas en el pasado. Aunque algunos estudios han indicado que este arbusto puede facilitar el establecimiento de otras especies proporcionando sombra para sus plántulas, la relevancia de este proceso para la recuperación y el mantenimiento de la diversidad vegetal no ha sido aun evaluado. Este estudio se centra en este tema y evalúa (1) si *L. tridentata* actúa realmente como planta nodriza para otras especies y (2) la magnitud con la que estos procesos de facilitación impactan sobre la diversidad de las comunidades vegetales en sección sur del Desierto Chihuahuense. Para determinar si *L. tridentata* facilita otras plantas, se realizó un experimento de campo y se evaluó el desempeño ecofisiológico en plantas establecidas debajo y fuera de su dosel. Por otro lado, para evaluar los impactos de *L. tridentata* sobre la diversidad de comunidades vegetales, se realizaron relevamientos de campo en diez paisajes distribuidos por toda la región de estudio. Nuestros resultados mostraron que las plantas establecidas bajo *L. tridentata* muestran un mejor estado ecofisiológico



que las plantas establecidas en el ambiente circundante. Además, a través de los diez paisajes seleccionados para este estudio, se observó que *L. tridentata* incrementa la diversidad local de las comunidades al permitir la presencia de especies de plantas que no pudieran establecerse en ambiente circundante. Estos resultados nos permiten sugerir que *L. tridentata* es una especie clave que contribuye fuertemente a recuperar y mantener la diversidad de comunidades vegetales en sitios perturbados del Desierto Chihuahuense.

**Palabras clave:** análisis de diversidad, escalas espaciales, desierto Chihuahuense, facilitación, interacciones positivas

## Abstract

Facilitation between plants can strongly influence the diversity of vegetation in sites with extreme environmental conditions, such as arid and semiarid ecosystems. This occurs because the physical structures of some plants (canopies, root systems, etc.), usually referred to as *nurse plant*, can ameliorate these extreme conditions within their area of influence, hence creating microhabitats in which species highly susceptible to environmental extremes can establish. Across the Chihuahuan Desert, *Larrea tridentata* is a pioneer shrub species that colonizes sites that have been strongly affected by human activities in the past. Although some studies have indicated that this shrub can facilitate the establishment other species by providing shaded environments for seedlings, the relevance of this process for the recovering and maintenance of plant diversity has not been previously assessed. This study focuses on this issue and evaluates (1) whether *L. tridentata* actually acts as nurse plant for other species and (2) the magnitude with which these facilitative processes impacts on the diversity of plant communities across the Southern section of the Chihuahuan Desert. To determine whether *L. tridentata* facilitates other plants, we performed a field experiment and assessed the ecophysiological performance of plant species established beneath and outside the canopy of this shrub. On the other hand, to assess the impacts of *L. tridentata* on the diversity of plant communities, we performed field surveys at ten landscapes distributed across the study region. Our results showed that plants established beneath *L. tridentata* displayed better ecophysiological status than plants established in the surrounding environment. Further, across all the ten landscapes

selected for this study, *L. tridentata* was shown to increase the local diversity of communities by allowing the presence of plant species that could not establish in the surrounding environment. These results allow us to suggest that *L. tridentata* is a key species that strongly contributes to recover and maintain the diversity of plant communities in disturbed sites of the Chihuahuan Desert.

**Keywords:** Chihuahuan Desert, diversity analysis, facilitation, positive interactions, spatial scales

# 1. INTRODUCCIÓN

La estructura de las comunidades bióticas, haciendo referencia a su composición y diversidad, está determinada por las condiciones ambientales del sitio en que se encuentran localizadas y las interacciones entre las especies que la componen (Magurran & McGill 2011). A partir de la teoría de sucesión ecológica propuesta por Gleason (1926), durante la mayor parte del siglo pasado predominó la idea que las comunidades vegetales se estructuran mediante interacciones negativas entre las especies, como la competencia y la alelopatía (Callaway 1997). Durante este período numerosos estudios también reportaron la existencia de interacciones positivas entre especies de plantas, pero la mayor parte de ellos quedaron relegados como casos anecdóticos en la historia de la ecología vegetal (Callaway & Pugnaire 1999).

En las últimas dos décadas, la relevancia que tienen las interacciones positivas entre plantas fue reanalizada. Esto se debió, principalmente, que muchos investigadores se percataron que los sitios con altos niveles de estrés o elevadas frecuencias de perturbaciones son usualmente colonizados por especies que requieren de “nodrizas” o facilitadores para establecerse (Bertness & Callaway 1994, Callaway 1995, Brooker & Calaghan 1998). En este aspecto, las interacciones positivas de facilitación se definen como una interacción no-trófica que incrementa el desempeño biológico de al menos una de las especies involucradas sin perjudicar a las demás (Callaway 1995, Bruno et al. 2003). Por ejemplo, se ha observado que algunas plantas leñosas facilitan el establecimiento de especies herbáceas bajo su dosel mediante la mitigación de altas temperaturas

(Pugnaire & Lázaro 2000). Asimismo, se ha documentado que estos procesos de facilitación también pueden estar mediados por incrementos en la concentración de nutrientes debajo de las plantas facilitadoras (García-Moya & McKell, 1970); esto último puede deberse tanto a una mayor deposición y descomposición de materia orgánica en el suelo debajo de las plantas facilitadoras (Patten 1978, Callaway et al. 1991, Belsky 1994) como a la interceptación de partículas nutritivas suspendidas en el aire por su dosel y el posterior escurrimiento al suelo durante las lluvias (Pugnaire et al. 1996). Otro mecanismo de facilitación en plantas se da mediante el proceso de levantamiento hidráulico, donde las especies facilitadoras extraen agua del manto freático a través de las raíces profundas y la vierten en las capas superiores del suelo mediante sus raíces superficiales; en este caso, las especies de raíces poco profundas se establecen en las proximidades de las plantas facilitadoras, aprovechando así la disponibilidad de agua superficial (Caldwell 1990, Dawson 1993). Finalmente, algunas plantas pueden tener efectos positivos sobre otras al proveer protección contra herbívoros, como ocurre cuando plantas palatables se asocian con especies que poseen defensas químicas o físicas (Bertness & Callaway 1994, Hasse et al. 1997).

Como se mencionó anteriormente, la facilitación entre plantas es más frecuente en ambientes extremos, incluyendo tanto ecosistemas áridos y semiáridos, como ambientes árticos, antárticos y de alta montaña (Turner et al. 1966, Jordan & Nobel 1981, McAuliffe 1984, Franco & Nobel 1989, Tewksbury & Lloyd 2001, Callaway et al. 2002, Flores & Jurado 2003, Cavieres et al. 2006, le Roux & McGeoch 2008). En este tipo de ecosistemas, la presencia de plantas nodrizas puede, inclusive, determinar la presencia de otras especies en la

comunidad (Badano et al. 2006, Badano & Cavieres 2006a, 2006b). Esto significa que la facilitación entre plantas juega un papel muy importante en la determinación y mantenimiento de la diversidad de un ecosistema (Michalet 2007, Verdú & Valiente- Banuet 2008). Por ejemplo, en el desierto de Sonora, Tewksbury & Lloyd (2001) reportaron que la presencia de, *Olneya tesota* (Fabaceae), o palo fierro, incrementa la riqueza de la comunidad vegetal hasta en un 50%, y que esto se debe a que varias especies crecen exclusivamente bajo su dosel.

El objetivo de esta tesis es evaluar el efecto que tiene la facilitación entre plantas sobre la diversidad de especies vegetales en la región del Altiplano del estado de San Luis Potosí. Específicamente, se determinó si *Larrea tridentata* (Sessé & Moc. ex DC) Coville (Zygophyllaceae), comúnmente conocida como Gobernadora, actúa como planta nodriza e incrementa la diversidad de las comunidades vegetales de los valles aluviales de esta región. Esta especie arbustiva se eligió debido a que se le encuentra presente en casi todos los ecosistemas áridos y semiáridos del continente Americano, desde la porción central de los Estados Unidos, en Norteamérica, hasta el centro de Argentina, en Sudamérica (Rzedowski 1978). En el norte y centro de México, *L. tridentata* es la especie dominante en sitios de poca pendiente, colonizando rápidamente campos agrícolas que fueron abandonados o bien pasaron a ser utilizados como agostaderos para la ganadería (Ugalde-Ávila et al. 2008). Así, es considerada una especie pionera, altamente exitosa que persiste por mucho tiempo en este tipo de ambientes (Vasek 1980). De hecho, es muy común observar que forma matorrales bajos casi monoespecíficos que dominan el paisaje; de ahí el nombre vernáculo de Gobernadora (Rzedowski 1978).

En los desiertos Chihuahuense y Sonorense, se ha reportado que *L. tridentata* puede facilitar el establecimiento de cactáceas, proveyendo ambientes propicios para el reclutamiento de muchas de estas especies (Yeaton 1978, Ugalde-Ávila et al. 2008). Sin embargo, hasta la fecha, no hay estudios que cuantifiquen la relevancia que la de facilitación mediada por *L. tridentata* tiene para la recuperación de la diversidad de especies en campos agrícolas abandonados y su posterior mantenimiento en el Altiplano de México. Esta información sería una pieza fundamental a tener en cuenta para el diseño de programas de manejo, restauración y conservación ecológica en el Altiplano Potosino, un área que se caracteriza por albergar la mayor diversidad de cactáceas endémicas de México (Hernández y Bárcenas 1996). Bajo esta perspectiva, en esta tesis se plantea la siguiente hipótesis con sus respectivos objetivos:

### **1.1.- HIPÓTESIS**

La gobernadora (*Larrea tridentata*) es una especie nodriza en los valles aluviales del Altiplano Mexicano, cuya presencia es importante para la recuperación y mantenimiento de la diversidad vegetal a escala local y regional.

### **1.2.- OBJETIVO GENERAL**

Determinar si *L. tridentata* es una especie relevante para la recuperación y mantenimiento de la diversidad de las comunidades vegetales del Altiplano Mexicano.

### **1.3.- OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

1. Determinar mediante parámetros ecofisiológicos si *L. tridentata* actúa como planta nodriza en las planicies aluviales del Altiplano Potosino.
2. Establecer si la presencia de *L. tridentata* conduce a incrementos en la diversidad local y regional de las comunidades de plantas en el Altiplano Potosino.



## **2. METODOLOGÍA**

### **2.1.- Descripción de la especie**

*Larrea tridentata* es un arbusto perennifolio erecto, de 0.6 a 3 m de altura. En México, se distribuye entre el norte y centro del país, desde la Península de Baja California hasta Tamaulipas e Hidalgo, entre los 400 y 1800 m de elevación (Calderón & Rzedowski 2001). Es muy frecuente en planicies aluviales de ecosistemas áridos y semiáridos donde las precipitaciones son estacionales y oscilan entre 150 y 500 mm anuales. Esta especie tiene hojas pequeñas y una notable tolerancia a la sequía; puede mantener balances de carbono positivos aun después de ocho meses sin lluvia y con temperaturas superiores a 43 °C (Montaña et al. 1995). En sitios recientemente perturbados, *L. tridentata* llega a ser la especie dominante, por lo que es considerada una de las plantas mejor adaptadas a condiciones de aridez en América (Rzedowski 1978).

### **2.2.- Descripción de la región bajo estudio y los sitios de trabajo**

La región del Altiplano Potosino corresponde a la sección sur del Desierto Chihuahuense. Tiene una extensión de 28122.25 km<sup>2</sup>, lo cual representa el 46.8% de la superficie del Estado de San Luis Potosí, y está políticamente compuesta por 15 municipios. Según el Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), esta región presenta un clima seco-templado en la mayor parte de su superficie. La temperatura media del aire es 12° en el mes más frío (enero) y 20° C en el mes más cálido (mayo). La precipitación presenta una fuerte variación interanual, oscilando entre los 100 mm, en los años más secos (en los años muy

secos es en realidad cero), y los 400 mm, en años muy lluviosos. Más del 70% de la precipitación anual ocurre en los meses de verano (mayo-junio) (INEGI 2002). La región muestra cerros calizos o de naturaleza sedimentaria-marina, con extensas planicies aluviales entre ellos; presenta de lomeríos amplios debido a la presencia de estratos poco consolidados de areniscas y lutitas, que resisten poco la erosión geológica y forman paisajes de relieve senil. Los suelos son poco profundos debido a procesos de intemperización lenta y sedimentación frecuente por procesos erosivos (Hernández 1988). El intervalo altitudinal en esta zona varía desde 1000 msnm, en las planicies, hasta 3060 msnm en la cima del cerro del Barco (Sierra de Catorce), que es la cumbre más elevada de la región (Rzedowski 1965, Ávila et al. 2008). La vegetación predominante es matorral desértico donde, además de *L. tridentata*, predominan las yucas (*Yucca* spp.), mezquites (*Prosopis* spp.) y huizaches (*Acacia* spp.).

Para determinar los efectos que tiene la presencia de *L. tridentata* sobre la diversidad de las comunidades vegetales en la Región del Altiplano Potosino se seleccionaron 10 sitios de muestreo (Tabla 1). Estos sitios se localizaron en valles aluviales donde *L. tridentata* es la especie la dominante, formando matorrales casi monoespecíficos. La elección de estos sitios estuvo condicionada a sus propietarios, tanto ejidatarios como privados, permitieran acceso a los mismos. La superficie considerada en cada sitio para realizar los experimentos y muestreos que se detallan más abajo fue de 2-3 ha. No obstante, se mantuvo una distancia mínima de 20 km entre sitios a fin de capturar la variabilidad potencial de los efectos de *L. tridentata* a través de la región comunidades vegetales (Figura 1).

**Tabla 1.** Coordenadas geográficas y elevación de los sitios de estudio seleccionados en el Altiplano Potosino.

Código de sitio	Latitud N	Longitud O	Elevación (msnm)
Sitio 1	22° 47' 20.80" N	100° 28' 41.81" O	1350 msnm
Sitio 2	23° 17' 27.71" N	100° 37' 50.60" O	1499 msnm
Sitio 3	24° 07' 03.09" N	101° 06' 46.70" O	1929 msnm
Sitio 4	23° 51' 41.77" N	100° 48' 20.49" O	1905 msnm
Sitio 5	23° 43' 59.56" N	101° 13' 51.25" O	1985 msnm
Sitio 6	23° 16' 14.17" N	101° 22' 02.46" O	2092 msnm
Sitio 7	23° 18' 07.90" N	101° 54' 0.98" O	1994 msnm
Sitio 8	23° 02' 58.80" N	101° 22' 30.00" O	2142 msnm
Sitio 9	22° 50' 27.00" N	101° 32' 15.00" O	2135 msnm
Sitio 10	22° 35' 37.00" N	101° 40' 47.00" O	2151 msnm



**Figura 1.** Localización de los sitios de estudio en el Altiplano Potosino

Para fines prácticos de esta tesis, y siguiendo los criterios propuestos por otros autores para definir la escala espacial en estudios de diversidad (Wright et al. 2002, Badano et al. 2006, Badano & Cavieres 2006a, 2006b), cada sitio enumerado anteriormente (Tabla 1) fue considerado como un “paisaje”, que es la escala espacial que incluye más de un tipo de hábitat (Wright et al. 2002, Badano et al. 2006, Badano & Cavieres 2006a, 2006b). En este estudio, entonces, cada paisaje se compone de dos tipos de hábitats que pueden ser utilizados por las plantas para establecerse: debajo del dosel de *L. tridentata* y los espacios abiertos circundantes. En consecuencia, se asume que la región estudiada se compone de múltiples paisajes, cuya extensión se define de manera arbitraria (en este caso 2-3 ha). Esta distinción entre escalas espaciales se realiza porque el paisaje es la escala espacial a la cual se deben dirigir preguntas específicas sobre el impacto de un hábitat determinado sobre algún proceso o fenómeno, como ser: ¿es *L. tridentata* una nodriza efectiva para otras especies vegetales?, ¿cuántas especies vegetales se asocian positivamente con este arbusto en cada sitio de estudio? ¿es mayor la diversidad de especies en el hábitat provisto por *L. tridentata* que en los espacios abiertos?, ¿la presencia de *L. tridentata* incrementa la diversidad local de especies en relación a la esperada en ausencia de este arbusto? Por otro lado, al integrarse las observaciones realizadas en los paisajes individuales dentro de un solo conjunto se pueden dirigir preguntas de alcance regional, como ser: ¿Son los efectos positivos de *L. tridentata* generalizables para toda la región de estudio o solamente ocurren en sitios (paisajes) específicos?, ¿qué proporción de la diversidad vegetal regional depende de la presencia de *L. tridentata*?

### 2.3.- Cobertura de los hábitats y abundancia de *Larrea tridentata*

Como se mencionó anteriormente, cada paisaje es una unidad de estudio y en cada uno de ellos se midió la cobertura de los doseles de *L. tridentata*. Esto permitió estimar la relación de cobertura entre el hábitat provisto por esta potencial planta nodriza y el hábitat alternativo, constituido por los espacios abiertos circundantes sin cobertura de dosel. Para esto, se trazaron diez parcelas de 50 x 4 m (200 m<sup>2</sup> en total por parcela) en cada paisaje. Estas parcelas fueron distribuidas de manera paralela dentro de cada paisaje, manteniendo una distancia de 30 m entre ellas. Dentro de cada parcela, se identificaron y contabilizaron todos los arbustos de *L. tridentata* presentes para estimar su densidad. Además, se realizaron dos medidas perpendiculares del diámetro del dosel de cada individuo (ejes mayor y menor) para estimar la cobertura de *L. tridentata* en cada paisaje. El área individual de cada dosel se estimó asumiendo una forma elíptica, para lo cual se utilizó la siguiente ecuación de superficie:

$$\text{Área} = \pi \times \frac{\text{eje mayor} \times \text{eje menor}}{2}$$

La cobertura total de *L. tridentata* dentro de cada parcela se estimó realizando la sumatoria de las áreas individuales de los individuos presentes. La superficie de los espacios abiertos, por otra parte, se estimó realizando la diferencia entre la superficie total de la parcela (200 m<sup>2</sup>) y la superficie cubierta por *L. tridentata*. Finalmente, para cada paisaje, la densidad de arbustos de *L. tridentata* y la cobertura de la especie y el espacio abierto se promediaron entre las diez parcelas trazadas en cada uno. En todos los casos, estos valores fueron

extrapolados a una superficie de una hectárea para proporcionar valores de densidad y cobertura en unidades de área estandarizadas.

Los datos de abundancia y cobertura de *L. tridentata* fueron comparados entre paisajes mediante un análisis de varianza de una vía. Luego se utilizó la prueba *a posteriori* de Tukey para identificar cuáles paisajes diferían en cuanto a la abundancia y cobertura de este arbusto. En ambos casos, las 10 parcelas trazadas en cada sitio fueron considerados como réplicas dentro de cada paisaje. Estos análisis se realizaron con el software R-2.15 para Windows (R Development Core Team 2012).

#### **2.4- Facilitación por *Larrea tridentata***

La sola existencia de asociaciones positivas entre dos o más especies de plantas no implica necesariamente que ocurran procesos de facilitación entre ellas (McAuliffe 1984, Franco & Nobel 1989). Por ello, se consideró necesario determinar experimentalmente si *L. tridentata* actúa efectivamente como nodriza de otras especies vegetales. Para ello, se realizó un experimento de trasplante en uno de los paisajes seleccionados en la región de estudio (Sitio 4 en la Tabla 1). Allí, se seleccionaron aleatoriamente diez arbustos adultos de *L. tridentata* con alturas superiores a 1.5 m y separados entre sí de 5 a 20 m. Debajo del dosel de estos arbustos, en las proximidades de la base de su tallo, se trasplantó un individuo juvenil de *Yucca filifera* Chabaud (Asparagaceae). Esta especie se seleccionó porque los miembros del género *Yucca* usualmente requieren de plantas nodrizas para establecerse en los desiertos de Norte América (Valiente-Banuet et al. 2006). Por cada individuo de *Y. filifera* trasplantado bajo el dosel de

*L. tridentata*, un individuo conspecífico fue trasplantado en el hábitat circundante sin cubierta de dosel; para evitar efectos confundidos, se mantuvo una distancia mínima de 1 m a cualquier arbusto de *L. tridentata*. Los individuos de *Y. filifera* utilizados en este experimento fueron obtenidas de semillas en el invernadero del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica (San Luis Potosí, S.L.P., México). La edad aproximada al momento del trasplante era de cinco años (unos 35 cm de altura). Este experimento se estableció en campo el 5 de diciembre de 2011, regándose por única ocasión en este momento con 2 L de agua por individuo para mitigar el estrés hídrico debido a su manipulación durante el trasplante.

Adicionalmente, tras establecer este experimento, también se seleccionaron y marcaron diez individuos de *Cylindropuntia leptocaulis* (DC.) F.M. Knuth (Cactaceae), cinco de ellos establecidos de manera natural bajo el dosel de *L. tridentata* y otros cinco establecidos en los espacios abiertos. En todos los casos, se tuvo cuidado de seleccionar solamente individuos que hubieran alcanzado la etapa reproductiva, cuya altura varió entre 40 y 70 cm. Esta especie se eligió debido a que estudios previos han propuesto que el reclutamiento de *C. leptocaulis* en el desierto Chihuahuense depende del efecto nodriza de los doseles de *L. tridentata* (Yeaton 1978).

Para determinar si *L. tridentata* actúa como planta nodriza de ambas especies, el sitio de estudio fue visitado el 19 de enero de 2012 (45 días después de la fecha de inicio del experimento). En esta fecha se midió la fluorescencia de la clorofila sobre todos individuos de *Y. filifera* supervivientes al trasplante, como también sobre todos los individuos de *C. leptocaulis* que fueron previamente

marcados. La fluorescencia de la clorofila se midió utilizando un fotómetro portátil de amplitud de pulso modulado, modelo Mini-PAM (H. Walz, Effeltrich, Alemania). Las mediciones se realizaron durante un día plenamente soleado en intervalos de tres horas, desde las 6:00 h hasta las 18:00 h. Para realizar análisis estadísticos confiables para las variables asociadas a la fluorescencia de la clorofila (ver abajo), en cada individuo de *Y. filifera* se seleccionó y marcó una hoja sana, sin daño por herbívoros o por desecación. Se procedió de igual manera con *C. leptocaulis*, seleccionando y marcando un cladodio sano de cada individuo a una altura de 20-30 cm del suelo. Las mediciones de fluorescencia durante el día se realizaron siempre sobre estas hojas o cladodios marcados.

Para cada momento de medición se obtuvo la cosecha cuántica efectiva del fotosistema II ( $\phi$ PSII) para cada individuo. Estos valores se estimaron como:

$$\phi \text{ PSII} = \frac{(Fm - F)}{Fm},$$

donde  $F$  es la fluorescencia basal que emiten las moléculas de clorofila adaptadas al nivel de luz ambiental y  $Fm'$  es la fluorescencia máxima, la cual es emitida por las moléculas de clorofila cuando un pulso de luz saturante es sobrepuesto a los niveles de luz ambiental. En este caso, el Mini-PAM fue programado para emitir un pulso de luz saturante de  $2500 \mu\text{mol fotonos /m}^2 \text{ s}^{-1}$  sobrepuesto a los niveles de luz ambiental. El principio detrás de estas mediciones es que los fotosistemas cosechan energía lumínica que luego se mueve, en forma de electrones, hacia los otros procesos metabólicos que constituyen la fase luminosa de la fotosíntesis. Sin embargo, conforme aumenta el estrés ambiental, la cadena transportadora de electrones de la membrana del tilacoide (en los cloroplastos) disminuye



progresivamente su eficiencia para transportar esta energía. Las moléculas de clorofila, no obstante, se excitan constantemente en presencia de luz ya que este proceso no depende de la eficiencia de cadena transportadora de electrones. Por ello, cuando las moléculas de clorofila excitadas no pueden ceder su electrón hacia la cadena transportadora de electrones, remiten esta energía lumínica hacia el medio en forma de fluorescencia (Maxwell & Johnson 2000). Así, la diferencia entre los valores de  $F_m$  y  $F$  se hará más pequeña conforme se incrementa el estrés ambiental, causando que los valores  $\phi_{PSII}$  se aproximen a cero (Adams & Demmig-Adams 2004).

Sobre esta base, si *L. tridentata* actúa efectivamente como planta nodriza para otras especies vegetales, los individuos de *Y. filifera* y *C. leptocaulis* asociados a sus doseles deberían mostrar mayores valores de  $\phi_{PSII}$  respecto a los ubicados en los espacios abiertos circundantes, al menos en algún momento del día. Para determinar si los valores de  $\phi_{PSII}$  diferían entre las plantas localizadas debajo y fuera del dosel de *L. tridentata*, y para establecer si estos valores variaban a lo largo del día, se utilizaron análisis de varianza de medidas repetidas. Estos análisis fueron realizados por separado para *Y. filifera* y *C. leptocaulis*. Si estos análisis indicaban efectos significativos del hábitat (*L. tridentata* vs. espacios abiertos), del tiempo (entre horas del día) o de la interacción entre estos factores sobre los valores de  $\phi_{PSII}$ , entonces se realizó una prueba *a posteriori* de Tukey para agrupar o separar los tratamientos de los niveles de ambos factores simples y sus combinaciones. Los análisis se llevaron a cabo con el software R-2.15 para Windows (R Development Core Team 2012).

## **2.5- Efectos de *Larrea tridentata* sobre la diversidad de especies**

Para evaluar el efecto de *L. tridentata* sobre la diversidad de las comunidades vegetales se realizaron muestreos de vegetación en cada paisaje. Para ello, se estableció un punto de origen en cada paisaje desde el cual se trazó una línea de 100 m en una dirección al azar. Todos los individuos de *L. tridentata* interceptados por esta línea se identificaron y se procedió a identificar las especies establecidas bajo su dosel y a contar el número de individuos de cada una. Además, se midió el eje mayor y menor de cada arbusto de *L. tridentata*, confeccionándose posteriormente un aro de alambre elíptico con las mismas dimensiones. Este aro de alambre se colocó al azar en los espacios abiertos circundantes a una distancia de 1 m del borde del dosel del arbusto respectivo. Dentro de él, se identificaron y contaron todos los individuos de las diferentes especies de plantas presentes. Cada muestra tomada debajo del dosel de *L. tridentata* tuvo entonces una muestra de área equivalente en los espacios abiertos. A partir del punto final del transecto se estableció una nueva dirección al azar y se trazó un nuevo transecto de 100 m, donde se repitió el muestreo descrito anteriormente. En cada paisaje, este procedimiento de muestreo se repitió hasta acumular 500 arbustos de *L. tridentata* y 500 muestras en los espacios abiertos. Estos muestreos fueron realizados entre octubre de 2011 y enero de 2012.

Los datos de estos muestreos se ordenaron en matrices de abundancia para cada paisaje, donde cada celda en la matriz indica la cantidad de individuos de una dada especie en uno de los 500 doseles o muestras de espacios abiertos. Las matrices para *L. tridentata* y los espacios abiertos se construyeron por separado. Esta información se utilizó primero para determinar cuáles especies presentaban

asociaciones positivas significativas con *L. tridentata* en cada paisaje. Para ello, se compararon las frecuencias de ocurrencia observadas de cada especie dentro y fuera de los doseles de *L. tridentata*, contra distribuciones de frecuencias generadas al azar (Slade & Hall 1999) calculándose en todos los casos la probabilidad que la frecuencia observada concediera con la esperada por azar. Las distribuciones de frecuencias al azar de cada especie se generaron a partir de 1000 eventos de remuestreo aplicados sobre sus frecuencias de ocurrencia observada en cada tipo de hábitat (debajo del dosel de *L. tridentata* y espacios abiertos). Para esto se utilizó el módulo *Análisis Monte Carlo* del software PopTools para Microsoft Excel (Hood 2010). La hipótesis nula en esta prueba es que la distribución de frecuencias observada procede de un proceso aleatorio, la cual se acepta si  $p \geq 0.05$ ; por el contrario, cuando  $p < 0.05$ , se acepta la hipótesis que la distribución de frecuencias observada de la especie no se debe a procesos aleatorios. En este caso, se asumió que la especie estaba significativamente asociada al tipo de hábitat donde presentaba mayor ocurrencia (Fortin & Jacquez 2000). Después de estos análisis para cada paisaje, todos los datos se resumieron en una sola matriz para hacer un análisis regional de la distribución de cada especie. Con esto se busca indagar si los efectos positivos de *L. tridentata* sobre cada especie son solo locales, ocurriendo solamente dentro de algunos de los paisajes, o si pudieran ser generalizables hacia todos los valles aluviales del altiplano potosino.

Estas mismas matrices de datos se usaron para estimar el efecto de *L. tridentata* sobre la diversidad de especies vegetales a través de diferentes escalas espaciales. En una primera instancia, para cada paisaje, se comparó la diversidad

de los ensambles vegetales localizados debajo de *L. tridentata* vs. aquellos presentes en los espacios abiertos. Posteriormente, se determinó si la presencia de *L. tridentata* en los paisajes conduce a incrementos locales en la diversidad de especies. Finalmente, se integraron los datos de todos los paisajes para determinar si estos efectos de *L. tridentata* también eran observables a escala regional.

Con ese fin se calcularon la riqueza de especies, la diversidad proporcional de especies y la equidad de especies para cada tipo de hábitat. En todos los casos, la riqueza de especies ( $S$ ) se entiende como el número de especies que conforma cada ensamble. La diversidad proporcional de especies, por otra parte, se midió con el índice de Shannon-Wiener como  $H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$ , donde  $p_i$  es la abundancia relativa de la  $i$ -ésima especie (Magurran 2004). Finalmente, la equidad de especies ( $J'$ ) se calculó como la razón entre el valor observado del índice de Shannon-Wiener y la diversidad potencial máxima de la comunidad, que estaría dada por el  $\ln(S)$  (Pielou 1966). La relevancia de estimar estos tres atributos comunitarios en conjunto se justifica porque los valores de  $H'$  se encuentran positivamente relacionados con incrementos en los valores de  $S$  y  $J'$  (Stirling & Wilsey 2001). Así, disponer de los valores de todos estos atributos comunitarios permite discernir cuál de ellos es más afectado por la presencia de *L. tridentata* en las comunidades vegetales del Altiplano Potosino.

El cálculo de  $S$  y  $H'$  para el hábitat provisto por *L. tridentata* y los espacios abiertos en cada paisaje se realizó mediante técnicas de rarefacción basadas en el número de muestras (Gotelli & Colwell 2001). Estos cálculos se hicieron con el

software EstimateS v8.0 (Colwell 2009); este enfoque no-paramétrico permite evitar sesgos en el cálculo de los atributos comunitarios y realizar comparaciones válidas de estos valores entre diferentes ensambles de especies. En los análisis de rarefacción, los atributos de la comunidad son estimados a medida que el tamaño muestral ( $n$ ) aumenta hasta incluirse todas las muestras de cada tipo de hábitat ( $N$ ), lo que permite obtener una curva de rarefacción. En nuestro caso, los valores de  $S$  y  $H'$  se estimaron de 1 a 500 muestras, tanto para *L. tridentata* como para los espacios abiertos, considerando 1000 remuestras al azar y sin reemplazo para cada valor de  $n$ . Estos 1000 valores de  $S$  y  $H'$  fueron luego promediados para estimar su valor medio para cada tamaño muestral. Los promedios de  $S$  y  $H'$  se usan para construir una curva de rarefacción para cada tipo de hábitat; es decir, mostrar como los atributos de diversidad crecen como función del tamaño de la muestra ( $n$ ). Para la riqueza de especies, la información que brindan estas curvas es sumamente importante debido a que indican si la intensidad del muestreo ha sido suficiente para representar razonablemente la diversidad y la composición de la comunidad de interés (Gotelli & Colwell 2001). Esto último puede asumirse cuando las curvas de rarefacción alcanzan una asíntota después de que se incluye un dado número de muestras (Gotelli & Colwell 2001). Es una forma robusta de percatarse de la suficiencia del muestreo en estudios de diversidad.

Para establecer diferencias estadísticas en  $S$  y  $H'$  entre los dos tipos de hábitat que constituyeron cada paisaje, calculó el intervalo de confianza 95% (I.C. 95%) para el promedio de estos atributos estimado para cada  $n$  de las curvas de rarefacción obtenidas para *L. tridentata* y los espacios abiertos. En este caso, se asume que existen diferencias estadísticas para un dado atributo comunitario si

los I.C. 95% no se solapan entre tipos de hábitat para un mismo valor de  $n$ . Dado que el software utilizado no calcula los valores de  $J'$ , este atributo fue estimado por separado de acuerdo con la siguiente fórmula:  $J'_n = H'_n / \ln(S_n)$ , donde  $H'_n$  es el valor promedio del índice de Shannon-Wiener estimado en las rarefacciones para el tamaño muestral  $n$ ,  $S_n$  es su respectivo valor de riqueza, y  $J'_n$  es el valor del índice de equidad para el tamaño muestral  $n$ . Estos valores de  $J'_n$  fueron posteriormente presentados contra sus respectivos valores de  $n$  para analizar su respuesta a medida que el tamaño muestral crece con el número de muestras.

Estos análisis permiten determinar si uno de los dos tipos de hábitat es más diverso que el otro, pero no permiten establecer si la presencia de *L. tridentata* afecta la diversidad de especies en cada paisaje. Esto último ocurriría si el efecto nodriza de *L. tridentata* favorece a especies que no estarían presentes de otra manera en el paisaje (ej., especies que no pueden sobrevivir en los espacios abiertos). Para estimar este efecto de *L. tridentata* sobre la diversidad local de especies, debería compararse la diversidad que actualmente tienen los paisajes debido a la presencia de este arbusto con la diversidad que tendrían los paisajes en su ausencia (Wright et al. 2001, Badano et al. 2006). En este caso se puede asumir que la diversidad en un paisaje sin *L. tridentata* estaría determinada solamente por aquellas especies que pueden establecerse y sobrevivir en los espacios abiertos, la cual se calcularía mediante las técnicas de rarefacción descritas en el párrafo anterior incluyendo solamente las muestras tomadas en este tipo de hábitat. La diversidad que actualmente tienen los paisajes debido a la presencia de *L. tridentata*, en cambio, estaría definida conjuntamente por las especies que habitan en los espacios abiertos y aquellas que residen bajo los

doseles de estos arbustos. Por ello, para calcular la diversidad actual de un paisaje se deben combinar los datos de los dos tipos de hábitat considerados, los doseles de *L. tridentata* y espacios abiertos, en una sola matriz (Wright et al. 2001, Badano et al. 2006). No obstante, para que la diversidad estimada a partir de estas matrices sea comparable con la estimada para el paisaje sin plantas nodrizas (solo compuesto por espacios abiertos), ambas matrices deben estar constituidas por el mismo número de muestras (Wright et al. 2001, Badano & Cavieres 2006a, 2006b). Además, en la preparación de las matrices de paisaje que incluyen a la planta nodriza también se debe considerar que los diferentes hábitats que conforman un paisaje no están siempre disponibles para las especies en las mismas proporciones (Wright et al. 2001, Cavieres & Badano 2010, Badano et al. 2010). Por ejemplo, si la superficie de hábitat ocupado por *L. tridentata* corresponde a un 25% de la superficie total del paisaje, entonces en una matriz de 500 muestras debiera incluir 125 muestras de *L. tridentata* (25%) y 375 muestras de los espacios abiertos (75%). Así, los valores de diversidad para este *paisaje simulado* se podrían calcular mediante las mismas técnicas de rarefacción empleadas anteriormente. Sin embargo, los valores de diversidad estimados a partir de estas matrices podrían solamente reflejar una parte de los efectos de *L. tridentata* sobre la diversidad del paisaje. Por ello, para considerar la variabilidad de los efectos de *L. tridentata* sobre la diversidad del paisaje, este procedimiento de simulación debiera repetirse varias veces, calculándose los valores de diversidad para cada paisaje simulado. Finalmente, los valores de diversidad estimados para cada tamaño muestral en cada paisaje simulado podrían promediarse, obteniéndose así una curva de rarefacción promedio entre estos

paisajes con sus respectivos intervalos de confianza. Esta curva de rarefacción promedio podría entonces compararse con la de los espacios abiertos y permitiría determinar si la diversidad difiere entre paisajes con y sin la planta nodriza (Badano 2010).

El procedimiento descrito en el párrafo anterior se utilizó para calcular la diversidad que contiene cada paisaje debido a la presencia de *L. tridentata*. Para cada paisaje, se calcularon los valores promedios de  $S$  y  $H'$  para todos los tamaños muestrales, de 1 a 500 con sus respectivos 95% I.C. Los valores de  $J'$  correspondientes se calcularon de la misma manera que se describió anteriormente. En todos los paisajes, se asumió que la presencia de *L. tridentata* incrementaba la diversidad local de especies cuando los valores de  $S$  y  $H'$  en las curvas de rarefacción de los paisajes que incluían a ambos tipos de hábitat eran significativamente superiores a los estimados en paisajes solamente compuestos por espacios abiertos. Las curvas de rarefacción obtenidas para los paisajes compuestos por ambos tipos de hábitat también fueron comparadas con las obtenidas para el hábitat provisto solamente por *L. tridentata*. En este caso, si los valores de  $S$  y  $H'$  obtenidos para los paisajes que incluyen ambos hábitat es superior a la observada solamente para *L. tridentata*, se concluye que tanto los espacios abiertos como la planta nodriza contribuyen con especies diferentes a la diversidad del paisaje. Alternativamente, si la curva de rarefacción calculada a partir de ambos hábitat no difiere de la observada para *L. tridentata*, se concluye que *L. tridentata* está soportando casi la totalidad de la diversidad del paisaje.

Después de realizar estos análisis y comparaciones de diversidad para cada paisaje, los datos de todos los paisajes se resumieron matrices unificadas



para cada tipo de hábitat (*L. tridentata* y espacios abiertos). Así, cada una de estas matrices se compuso de 5000 muestras (500 por tipo de hábitat de los 10 paisajes). A partir de estas matrices, se realizaron los mismos análisis descritos anteriormente para determinar la relevancia que tiene la presencia de *L. tridentata* a nivel regional como planta nodriza que contribuye a la recuperación y mantenimiento de la diversidad de las comunidades vegetales del Altiplano Potosino.

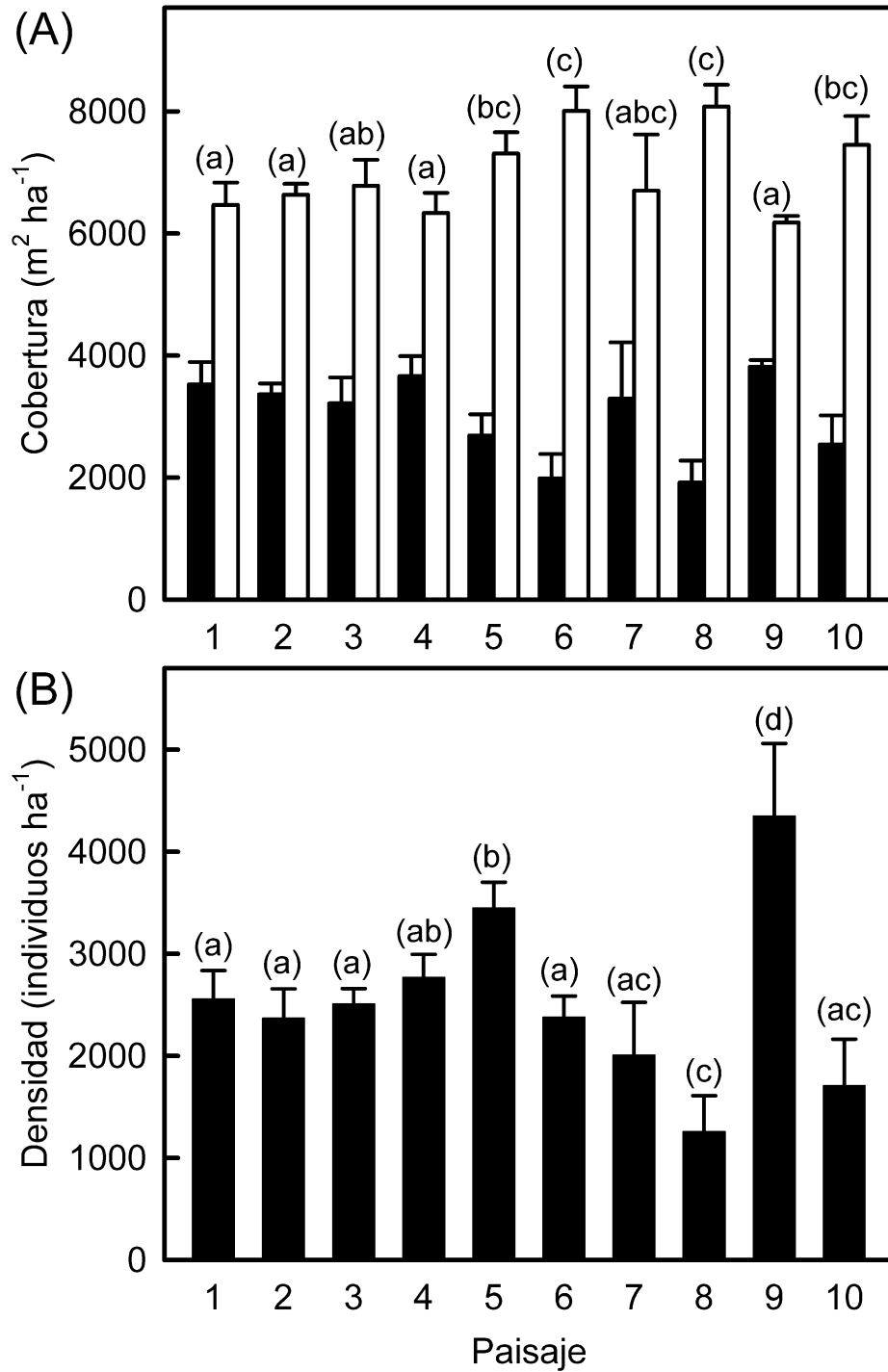
### 3. RESULTADOS

#### 3.1.- Cobertura de los hábitats y abundancia de *Larrea tridentata*

La cobertura promedio de *L. tridentata* y espacios abiertos significativamente diferente entre los paisajes estudiados ( $F_{(9,90)}=9.511$ ,  $p < 0.001$ ). La mayor cobertura de *L. tridentata* se observó en el paisaje 9, mientras en el 8 se presentó la menor cobertura de este arbusto (Figura 2A). La densidad de individuos de *L. tridentata* también fue significativamente diferente entre los paisajes ( $F_{(9,90)}=21.132$ ,  $p < 0.001$ ). La densidad de individuos estuvo positivamente correlacionada con cobertura, observándose el mayor valor de densidad en el paisaje 9 y su menor densidad en el paisaje 8 (Figura 2B). No obstante, la cobertura y la densidad de esta especie tuvieron una alta variabilidad entre los paisajes del Altiplano Potosino incluidos en este estudio (Figura 2A y 2B).

#### 3.2.- Facilitación por *Larrea tridentata*

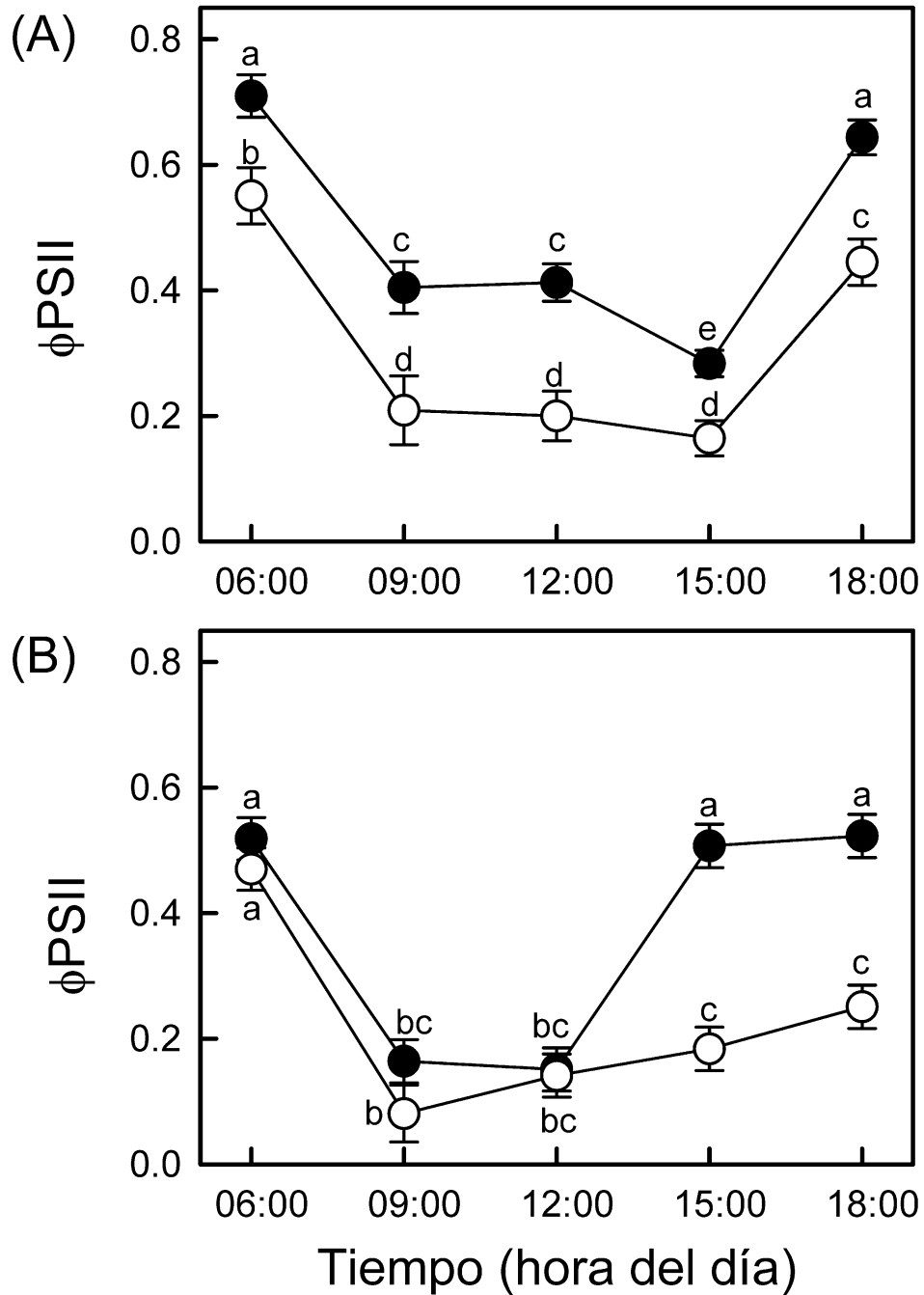
Cuando el experimento de trasplante fue visitado en enero de 2012 (45 días después de establecido en campo), se registraron solamente cuatro plantas sobrevivientes de *Y. filifera* en los espacios abiertos, mientras que debajo de los doseles de *L. tridentata* hubo siete sobrevivientes. Para esta especie, los valores de  $\phi$ PSII difirieron significativamente entre tipos de hábitat ( $F_{(1,9)}= 334.903$ ,  $p < 0.001$ ) y a lo largo del día ( $F_{(4,36)}= 160.365$ ,  $p < 0.001$ ), indicándose también un efecto significativo de la interacción entre estos dos factores ( $F_{(4,36)}= 334.90$ ,  $p < 0.001$ ). Los mayores valores de  $\phi$ PSII fueron registrados antes de la salida del sol



**Figura 2.** Cobertura promedio (A) de *Larrea tridentata* (barras sólidas) y espacios abiertos (barras vacías), y densidad promedio (B) de individuos de *L. tridentata* en los diez paisajes del Altiplano Potosino considerados en este estudio. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los promedios (valor crítico de  $\alpha = 0.05$  para las pruebas *a posteriori* de Tukey).

(06:00 h) y hacia el final del día (18:00 h) en ambos tipos de hábitat; los menores valores fueron observados entre las 09:00 h y las 15:00 h (Figura 3A). Aunque, en ambos hábitats, los valores difirieron significativamente entre horarios de medición, los individuos de *Y. filifera* trasplantados debajo de los doseles de *L. tridentata* mostraron, en general, mayores valores de  $\phi$ PSII que los trasplantados en espacios abiertos (Figura 3A).

Para los individuos de *C. leptocaulis* establecidos de manera natural, los valores de  $\phi$ PSII también mostraron variaciones significativas entre tipos de hábitat ( $F_{(1,8)}= 259.070$ ,  $p < 0.001$ ) y horarios de registro ( $F_{(4,32)}= 303.061$ ,  $p < 0.001$ ); asimismo, se indicaron efectos significativos para la interacción entre estos dos factores ( $F_{(4,32)}= 71.761$ ,  $p < 0.001$ ). Los mayores valores de  $\phi$ PSII se observaron antes del amanecer (06:00 h), sin encontrarse diferencias entre los individuos asociados a *L. tridentata* y los establecidos en los espacios abiertos (Figura 3B). Posteriormente, entre las 09:00 h y las 12:00 h, los individuos de ambos tipos de hábitat mostraron una caída fuerte en sus valores de  $\phi$ PSII, sin observarse diferencias significativas entre tipos de hábitats (Figura 3B). A partir de las 15:00 h se observó una recuperación substancial de los valores de  $\phi$ PSII en los individuos de *C. leptocaulis* establecidos bajo el dosel de *L. tridentata*, los cuales fueron siempre significativamente superiores a los registrados en los individuos conspecíficos localizados en los espacios abiertos (Figura 3B). Estos resultados obtenidos tanto para *Y. filifera* como *C. leptocaulis* permiten sugerir, entonces, que *L. tridentata* efectivamente actúa como planta nodriza para otras especies vegetales del Altiplano Potosino.



**Figura 3.** Valores promedio para la cosecha cuántica efectiva del fotosistema II ( $\phi$ PSII) para (A) individuos de *Yucca filifera* y de (B) *Cyllindropuntia leptocaulis* localizados debajo (símbolos sólidos) y fuera (símbolos vacíos) de los doseles de *Larrea tridentata*. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los promedios (valor crítico de  $\alpha = 0.05$  para las pruebas *a posteriori* de Tukey).

### 3.3.- Efectos de *Larrea tridentata* sobre la diversidad de especies

Se registraron un total de 39 especies vegetales, pertenecientes a 26 géneros y 11 familias taxonómicas (Tabla 2), entre los diez paisajes del Altiplano Potosino incluidos en este estudio. La familia registrada con más frecuencia fue Cactaceae, con 22 especies (Tabla 2). Del total de especies, 13 fueron registradas solamente creciendo debajo de los doseles de *L. tridentata*, mientras que sólo una fue exclusiva de los espacios abiertos (Tabla 2); las restante 12 especies se detectaron en ambos hábitat.

El número de especies por paisaje, o riqueza local, varió entre 12 (paisajes 7 y 8) y 23 especies (paisaje 5) (Tabla 2). El porcentaje de especies asociadas significativamente con *L. tridentata* varió entre el 39 %, en el paisaje 2, y el 75%, en el paisaje 8 (Tabla 2). En todos los paisajes, estos porcentajes fueron mayores a los registrados para a los espacios abiertos (Tabla 2). A nivel regional, es decir incluyendo todas las especies de todos los paisajes, los análisis estadísticos indicaron que 28 especies (72% de la riqueza regional) estaban asociadas positivamente a *L. tridentata*. Solo una especie (*Mammillaria lloydii*) se asoció significativamente a los espacios abiertos (Tabla 2).

Dentro de cada sitio de estudio, las curvas de rarefacción de riqueza de especies obtenidas para *L. tridentata* y los espacios abiertos alcanzaron una asíntota (Figura 4). Lo mismo ocurrió con las curvas de rarefacción de riqueza de especies obtenidas al combinar ambos tipos de hábitat, o sea a escala de paisaje local (Figura 4). Esto indica que el esfuerzo de muestreo en todos los sitios fue

**Tabla 2.** Frecuencias de ocurrencia de las diferentes especies de plantas registradas durante los muestreos de campo conducidos en el Altiplano Potosino incluidos en este estudio. La tabla indica el número de veces que cada especie fue registrada debajo de *Larrea tridentata* (LT) y en los espacios abiertos circundantes (EA) de cada paisaje (P), como también sus frecuencias de ocurrencia totales en la región (R). Un asterisco al lado de las frecuencias de ocurrencia indica a las especies que mostraron asociaciones significativas con *Larrea tridentata* o con los espacios abiertos (valor crítico de  $\alpha = 0.05$  para los análisis Monte Carlo). Las últimas filas de la tabla indican el número total de especies registradas en cada paisaje y la región, y número de especies asociadas positivamente a cada tipo de hábitat.

Familia	Especie	P1		P2		P3		P4		P5		P6		P7		P8		P9		P10		R	
		LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA
Asparagaceae	<i>Agave lechuguilla</i>	-	-	2	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0
	<i>Agave salmiana</i>	-	-	4*	0	-	-	0	6*	8	6	-	-	-	-	9*	0	-	-	-	-	21*	12
	<i>Yucca fillifera</i>	-	-	4*	0	12*	2	15*	0	-	-	10*	0	2	0	20*	9	4*	0	-	-	67*	11
Asteraceae	<i>Flourensia cernua</i>	-	-	-	-	84	81	13	11	17*	6	2	0	126	130	25	18	173*	50	-	-	440*	296
	<i>Parthenium incanum</i>	2	0	18*	0	129*	10	60*	4	2	1	47*	4	6*	0	55*	0	31*	0	14	16	364*	35
	<i>Viguiera stenoloba</i>	9*	0	-	-	4*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5*	0	-	-	18*	0
	<i>Zinnia acerosa</i>	-	-	-	-	22*	6	7*	0	-	-	41*	2	2	0	-	-	84*	1	4*	0	160*	9
Berberidaceae	<i>Berberis pinifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	18*	0
Bromeliaceae	Unidentified species	-	-	-	-	0	2	14*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	4*	0	-	-	18*	2
Cactaceae	<i>Coryphantha delicata</i>	6*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	-	-	8*	0
	<i>Cylindropuntia imbricata</i>	6*	0	2	0	0	6*	15*	0	57*	0	38*	6	9*	0	34*	5	9*	0	20	22	190*	39
	<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	126*	0	163*	15	126*	38	205*	12	106*	8	2	0	90*	29	-	-	57*	0	16*	4	891*	106
	<i>Cylindropuntia tunicata</i>	-	-	-	-	39*	10	8*	0	18*	0	16*	0	2	0	-	-	8*	0	-	-	91*	10
	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	0	1	2	0	6*	0	-	-	1	0	2	6	-	-	-	-	1	0	-	-	12	7
	<i>Echinocactus texensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0	-	-	-	-	5*	0	-	-	-	-	8*	0
	<i>Echinocereus pectinatus</i>	-	-	-	-	2	0	-	-	4*	0	-	-	5*	0	-	-	13*	0	-	-	24*	0
	<i>Echinocereus stramineus</i>	-	-	2	3	6	6	4*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	9
	<i>Ferocactus hamatacanthus</i>	14*	2	-	-	6*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5*	0	-	-	25*	2
<i>Lophophora williamsii</i>	-	-	-	-	-	-	17*	0	6*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23*	0

Tabla 2 (Continuación)

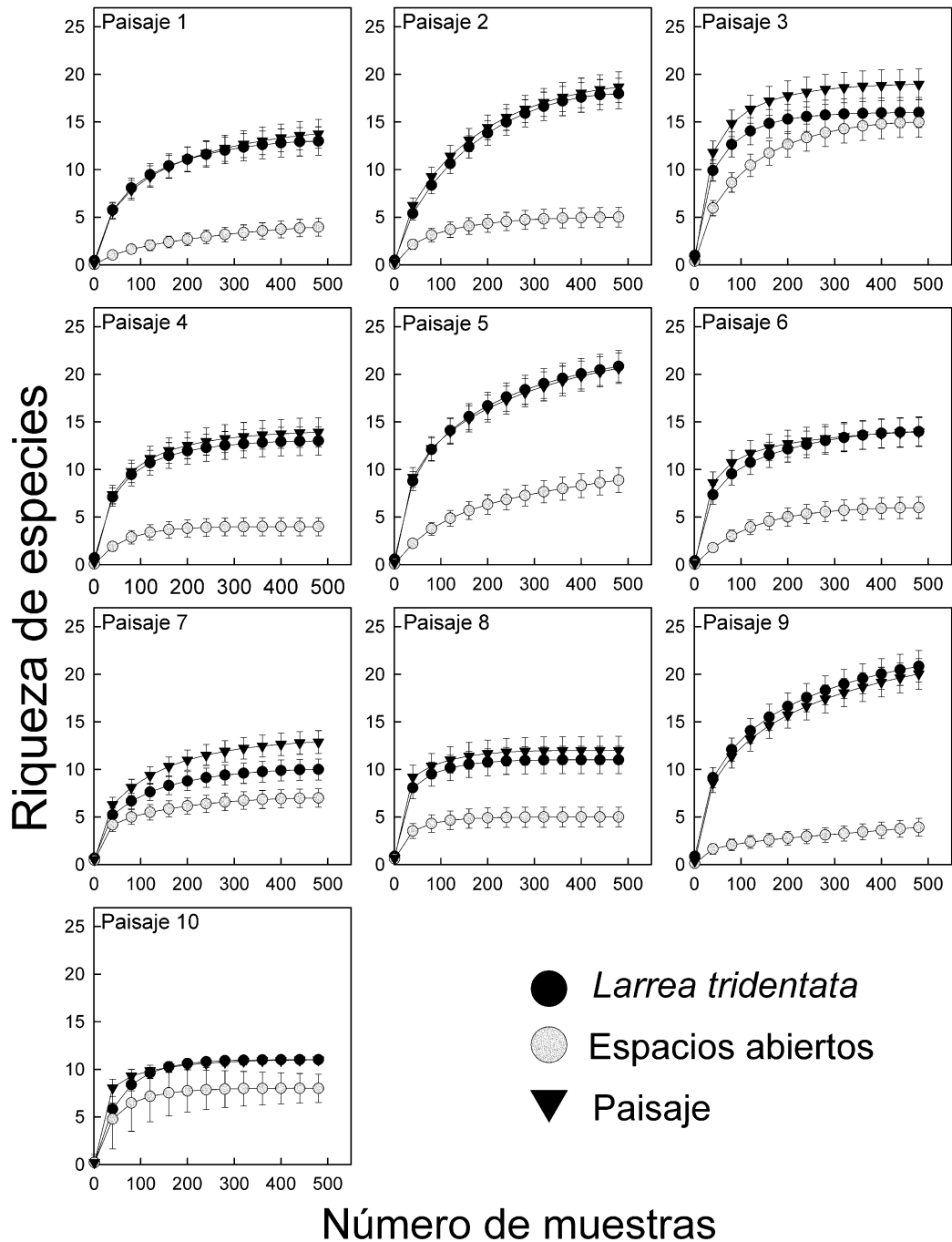
Familia	Especie	P1		P2		P3		P4		P5		P6		P7		P8		P9		P10		R		
		LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	LT	EA	
Cactaceae	<i>Mammillaria formosa</i>	-	-	-	-	19*	3	4*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	-	-	24*	3	
	<i>Mammillaria lloydii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	-	-	-	-	3	24*	1	0	-	-	6	24*	
	<i>Mammillaria sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	-	-	6*	0	-	-	-	-	-	-	5*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11*	0
	<i>Opuntia microdasys</i>	4*	0	-	-	-	-	-	-	5*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8*	0	17*	0
	<i>Opuntia rastrera</i>	-	-	2	0	8*	2	2	0	10*	1	-	-	-	-	5*	0	2	0	10	16	39*	19	
	<i>Opuntia robusta</i>	-	-	-	-	10*	2	7*	0	1	0	12*	0	1	4	32*	0	-	-	5	4	68*	10	
	<i>Opuntia sp. 1</i>	-	-	4*	0	10*	4	-	-	3	1	7*	0	-	-	33*	0	5*	0	10	8	72*	13	
	<i>Opuntia sp. 2</i>	-	-	-	-	1	2	-	-	2	0	-	-	-	-	5*	0	-	-	-	-	8*	2	
	<i>Opuntia streptacantha</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	4*	0	5*	0	
	<i>Stenocactus multicostatus</i>	-	-	2	0	-	-	-	-	4*	0	8	6	-	-	-	-	8*	1	-	-	22*	7	
	<i>Thelocactus bicolor</i>	-	-	2	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	
Ephedraceae	<i>Ephedra antisyphilitica</i>	8*	0	2	0	-	-	2	0	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	13*	2	
Euphorbiaceae	<i>Jatropha dioica</i>	27*	12	4	5	-	-	-	-	16*	6	-	-	91*	44	-	-	-	-	13	16	151*	83	
Fabaceae	<i>Acacia sp.</i>	2	0	-	-	-	-	-	-	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	2	
	<i>Prosopis laevigata</i>	2	0	2	2	-	-	-	-	11*	2	-	-	8	14	-	-	1	0	10	12	34	30	
Koeberliniaceae	<i>Koeberlinia spinosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	-	-	2	0		
Rhamnaceae	<i>Condalia ericoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	
	<i>Condalia spathulata</i>	10*	2	9	14	6	6	-	-	18*	1	-	-	-	-	219	244	27*	8	-	-	289	275	
	<i>Ziziphus obtusifolia</i>	2	0	4*	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6*	0	
<b>Numero total de especies</b>		14		18		19		15		23		14		12		12		21		11		39		
<b>Número de especies asociadas a <i>Larrea tridentata</i></b>		9 (64%)		7 (39%)		12 (63%)		11 (73%)		12 (52%)		9 (64%)		5 (42%)		9 (75%)		13 (67%)		4 (36%)		28 (72%)		
<b>Número de especies asociadas a los espacios abiertos</b>		0		0		1 (5%)		1 (7%)		0		0		0		1 (8%)		0		0		1 (3%)		



suficiente para capturar la diversidad y composición de los ensamblajes de especies específicos de cada tipo de hábitat (*L. tridentata* y los espacios abiertos) como también la diversidad y composición de las comunidades en vegetales locales.

Las comparaciones de curvas de rarefacción entre tipos de hábitat indicaron que, en todos los paisajes, el número de especies bajo el dosel de *L. tridentata* era significativamente mayor que en los espacios abiertos (Figura 4). Además, todas las curvas de rarefacción para la riqueza de especies calculadas a escala de paisaje (es decir, incluyendo ambos tipos de hábitats) fueron significativamente superiores a las calculadas para sus respectivos espacios abiertos (Figura 4). Esto indica que *L. tridentata* tiene contribuciones sustanciales a la diversidad de las comunidades locales, proveyendo hábitat para especies que no podrían establecerse en los espacios abiertos. De hecho, con excepción del paisaje 7, todas las curvas de rarefacción para *L. tridentata* están contenidas dentro de las calculadas para el paisaje. Esto último sugiere que la presencia de esta especie arbustiva mantiene gran parte de la diversidad vegetal en los valles aluviales del Altiplano Potosino.

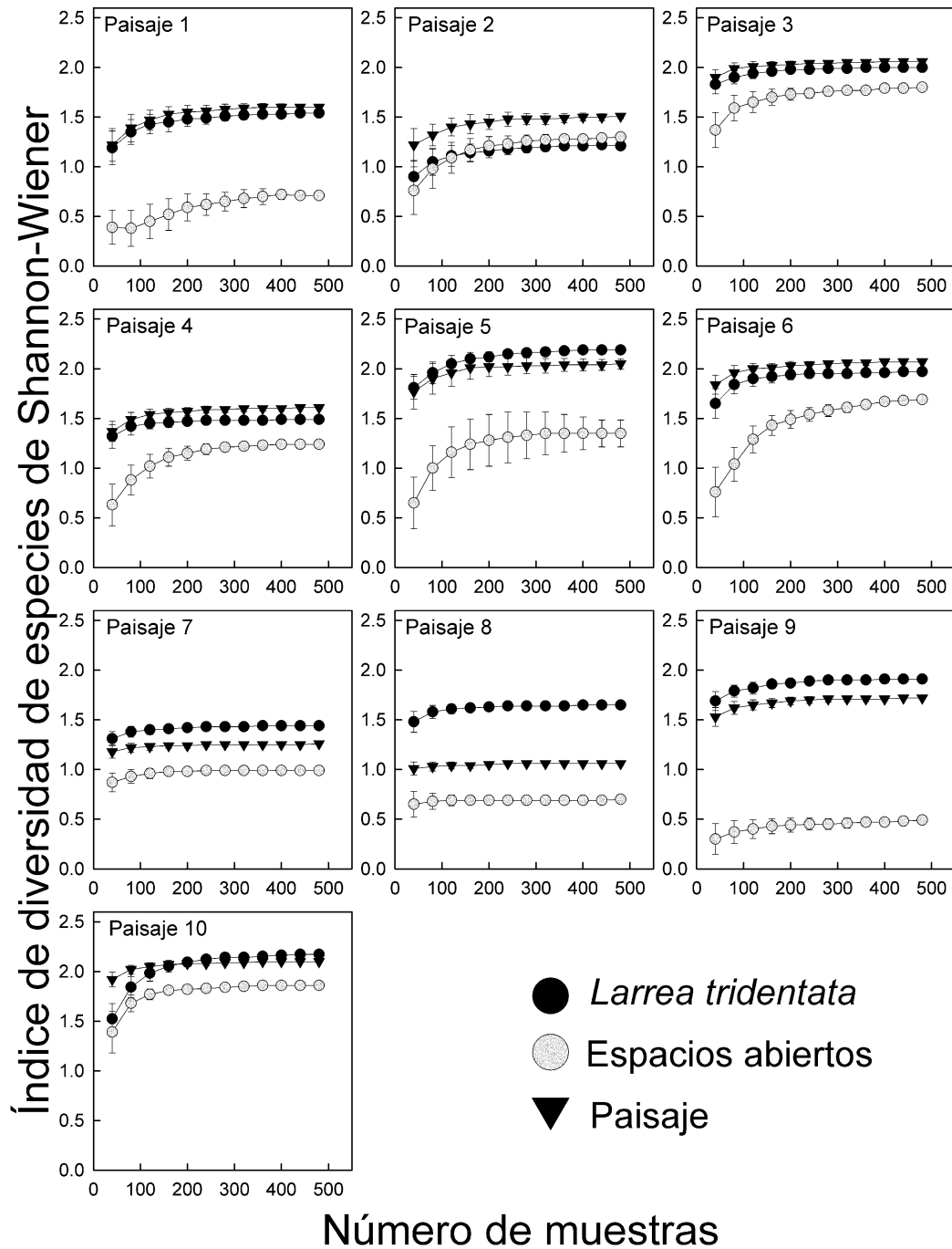
Las curvas de rarefacción del índice de diversidad de Shannon-Wiener indicaron una mayor diversidad relativa de especies debajo de los doseles de *L. tridentata* que en los espacios abiertos en la mayoría de los paisajes estudiados (Figura 5). La única excepción a este caso fue el paisaje 2, donde el valor de este índice fue similar entre los dos tipos de hábitat (Figura 5). Por otra parte, las curvas de diversidad calculadas incluyendo de ambos tipos de hábitat fueron superiores a la de los espacios abiertos en todos los paisajes (Figura 5). Esto



**Figura 4.** Curvas de rarefacción para la riqueza de especies de los ensales vegetales debajo de los doseles de *Larrea tridentata* (círculos sólidos), en los espacios abiertos (círculos vacíos) y para el paisaje que incluye ambos hábitats (triángulos sólidos). Los símbolos son valores de riqueza promedio ( $\pm$  95% I.C.) estimados a partir de 1000 remuestras tomas para cada tamaño muestral. Se asumen diferencias significativas entre curvas cuando sus 95% I.C. no se solapan.

indica que la presencia de *L. tridentata* siempre contribuiría a incrementar la diversidad de las comunidades locales. Sin embargo, la posición de la curva de diversidad que solo considera las muestras tomadas debajo de los doseles de *L. tridentata* en relación a la curva de diversidad del paisaje fue variable entre sitios de estudio. En muchos paisajes estas dos curvas solapaban sus I.C. de 95 % (Paisajes 1, 3, 4, 6 y 10), sugiriendo que esta especie mantiene la mayor parte de la diversidad de las comunidades vegetales locales de esos paisajes (Figura 5). Solo en un caso (paisaje 2), la curva de diversidad de *L. tridentata* se ubicó junto a la de los espacios abiertos, significativamente debajo de estimada para el paisaje que incluyó a estos dos tipos de hábitat (Figura 5). Esto indicaría que ambos tipos de hábitat son relevantes para mantener la diversidad de la comunidad local. En otros casos (paisajes 5, 7, 8 y 9), la curva de rarefacción de la diversidad relativa de especies para *L. tridentata* presentó valores superiores a los del paisaje que contenía a los dos tipos de hábitats (Figura 5). Esto sugiere que el dosel del arbusto tiene una contribución proporcional muy alta, comparado con los espacios abiertos, en lo que a la diversidad local de especies se refiere.

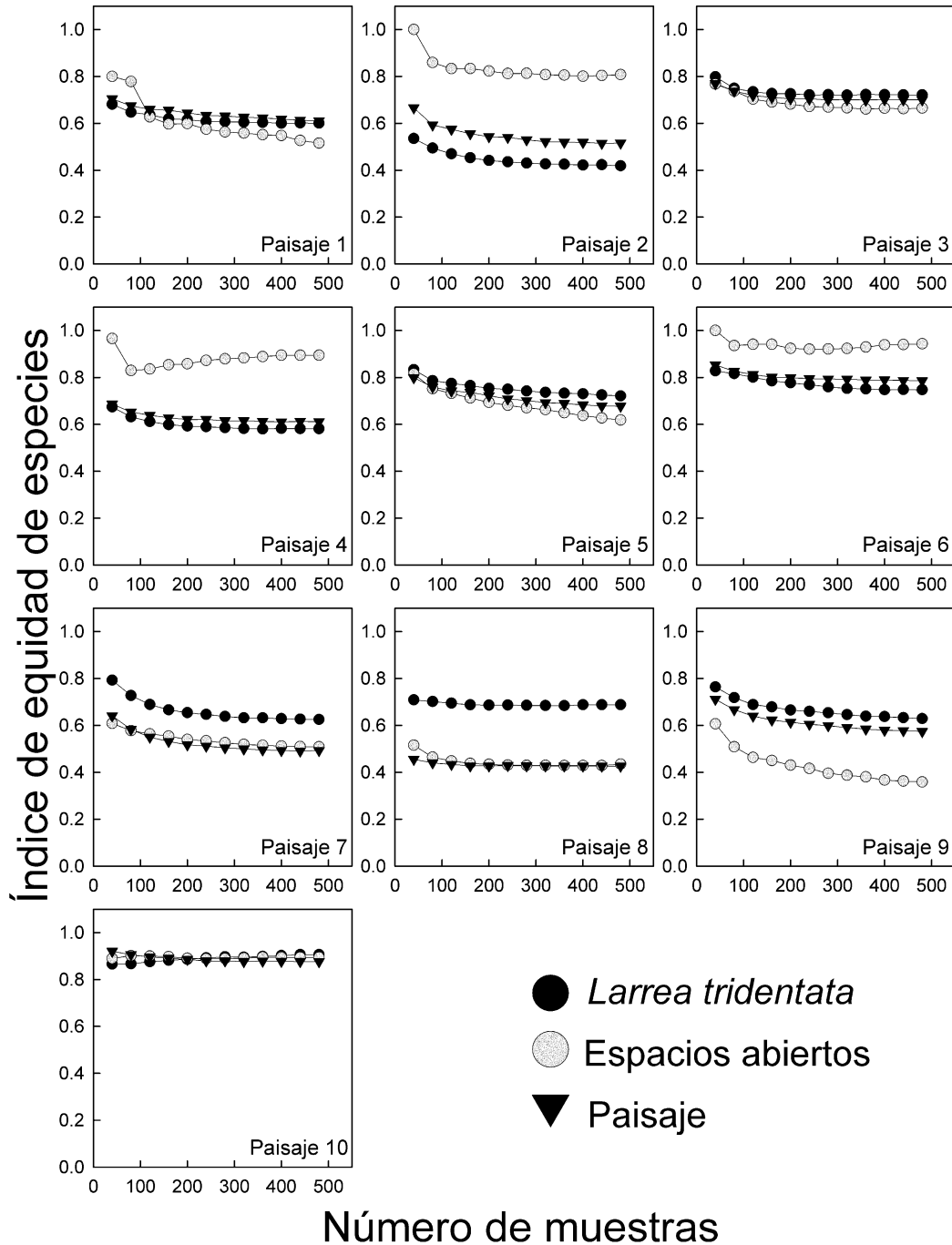
Las curvas de equidad de especies no se compararon estadísticamente debido a que el cálculo de este atributo comunitario se realizó de manera indirecta. No obstante, presentaron una variación interesante entre los paisajes analizados (Figura 6). En algunos paisajes, los valores de equidad de especies fueron similares entre tipos de hábitat y en relación al paisaje que los incluye a ambos (paisajes 1, 3, 5 y 10 en la Figura 6). Esto permite inferir que, en estos paisajes, no



**Figura 5.** Curvas de rarefacción para los valores de diversidad proporcional de especies (índice de Shannon-Wiener) debajo de los doseles de *Larrea tridentata* (círculos sólidos), en los espacios abiertos (círculos vacíos) y para el paisaje que incluye ambos hábitats (triángulos sólidos). Los símbolos son valores de promedio ( $\pm$  95% I.C.) del índice de Shannon-Wiener estimados a partir de 1000 remuestras tomas para cada tamaño muestral. Se asumen diferencias significativas entre curvas cuando sus 95% I.C. no se solapan

existirían especies altamente dominantes en ninguno de los dos tipos de hábitat estudiados. Esto conduce a que la equidad del paisaje sea similar a la de sus dos componentes espaciales. En cambio, en otros paisajes (7, 8 y 9, en la Figura 6), la equidad de especies asociada a los doseles de *L. tridentata* fue superior a la observada en los espacios abiertos y a la estimada al incluir ambos tipos de hábitat (Figura 6). Esto sugiere que hay especies dominantes en los espacios abiertos, lo cual ocasionaría que los valores de equidad a escala del paisaje (ambos hábitats) sean menores que los del hábitat bajo el dosel de *L. tridentata*. Finalmente, en algunos paisajes (2, 4 y 6 en la Figura 6), la equidad de especies en los espacios abiertos fue superior a la estimada bajo los doseles de *L. tridentata* y a la estimada para la escala espacial que incluye ambos tipos de hábitat. Esto sugiere que los ensambles de especies que residen bajo los doseles de *L. tridentata* presentarían especies dominantes que, a su vez, causarían una disminución en la equidad del paisaje.

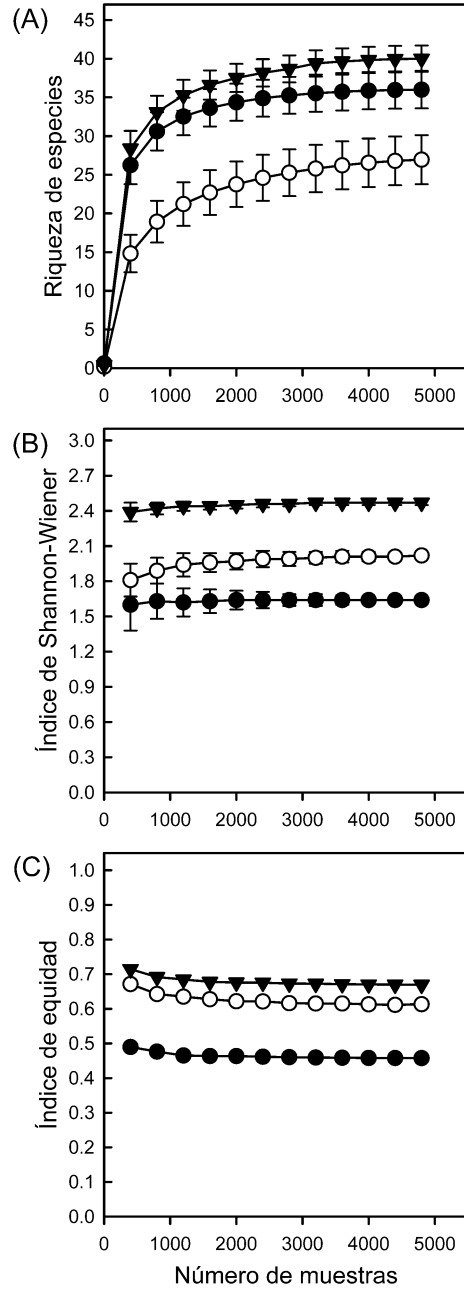
Los análisis regionales de diversidad, los cuales incluyeron los datos de los diez paisajes bajo estudio, indicaron que bajo del dosel de *L. tridentata* hay una cantidad de especies significativamente superior que en los espacios abiertos (Figura 7A). La curva de rarefacción regional que incluyó ambos hábitats mostró valores de riqueza significativamente superiores a los obtenidos para los espacios abiertos. No obstante, los I.C. al 95% de los valores de riqueza estimados a esta escala espacial se solaparon con los de la curva de rarefacción de *L. tridentata* (Figura 7A). Esto sugiere que la presencia de *L. tridentata* en los valles aluviales de la región del Altiplano Potosino contribuye a mantener niveles de riqueza de especies más altos que los que habría en ausencia de la misma.



**Figura 6.** Valores de equidad de especies estimados para el hábitat debajo del dosel de *Larrea tridentata* (círculos sólidos), los espacios abiertos (círculos vacíos) y para el paisaje que incluye ambos hábitats (triángulos sólidos). Los valores de equidad se estimaron para cada tamaño muestral a partir de la fórmula  $J'_n = H'_n / \ln(S_n)$  (para más detalles, ver la sección Materiales y Métodos).

Los análisis regionales del índice de diversidad de Shannon-Wiener, por otra parte, mostraron un patrón distinto. En este caso, los análisis de rarefacción indicaron que el hábitat debajo de *L. tridentata* sería significativamente menos diverso que los espacios abiertos y que a la escala de paisaje, es decir incluyendo ambos tipos de hábitat (Figura 7B). Esto sugiere que, a nivel regional, ambos tipos de hábitat son relevantes para mantener los valores de diversidad de especies en los valles aluviales del Altiplano Potosino.

Finalmente, los valores de equidad de especies a escala de región indicaron que ésta sería menor debajo del dosel de *L. tridentata* en relación a los espacios abiertos y el paisaje compuesto por ambos hábitats (Figura 7C). Esto estaría indicando que en el Altiplano Potosino existen especies altamente dominantes, las cuales tienen una fuerte preferencia por el hábitat que existe debajo de los doseles de *L. tridentata*.



**Figura 7.** Valores promedio ( $\pm$  I.C. 95%) estimados a escala regional para la riqueza de especies (A) y el índice de diversidad de Shannon-Wiener (B), estimados mediante técnicas de rarefacción para *Larrea tridentata* (círculos sólidos), espacios abiertos (círculos vacíos) y el paisaje que incluye ambos tipos de hábitats (triángulos sólidos). Se asumieron diferencias significativas entre hábitats cuando los I.C. 95% no se solapan. Los valores respectivos de equidad de especies (C) para cada una de esas escales espaciales (hábitats y paisaje) se estimaron a partir de la razón  $J'_n = H'_n / \ln(S_n)$ . (para más detalles, ver la sección Materiales y Métodos).



## 4. DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio indican claramente que *L. tridentata* actúa como planta nodriza para otras especies vegetales en los valles aluviales del Altiplano Potosino. Esto a su vez impactaría positivamente la diversidad de las comunidades locales e incrementando la diversidad a nivel regional. Las eficiencias fotosintéticas de los individuos de *Y. filifera* y *C. leptocaulis* establecidos debajo y fuera del dosel de *L. tridentata*, sugieren que este arbusto es una planta nodriza efectiva para otras especies vegetales. Ambas especies mostraron valores de  $\phi$ PSII más altos debajo del dosel de *L. tridentata* que en los espacios abiertos circundantes (Figura 3). Es decir que la asociación con esta planta nodriza conduce a una reducción del estrés fisiológico en las plantas protegidas bajo su dosel. Varios estudios han demostrado que la asociación con plantas nodrizas incrementa la supervivencia y el desempeño fisiológico de otras especies en ecosistemas con niveles altos de estrés físico o disturbios constantes (ej., Quinos et al. 1998, Barnes & Archer 1999, Collins & Wein 2000, Shumway 2000, Callaway et al. 2002, Molina-Montenegro et al. 2005, Tirado & Pugnaire 2005). Los resultados de este estudio, sin embargo, no nos permiten identificar los mecanismos exactos de facilitación por *L. tridentata*, pero si admiten sugerir que sus efectos positivos sobre otras especies reducen el riesgo de muerte durante sus etapas de establecimiento, o una reducción de riesgo de muerte por estrés físico una vez que se han establecido.

La gran variabilidad de cobertura y densidad observada en *L. tridentata* entre los diferentes paisajes de estudio podría estar reflejando diferencias en la

frecuencia e intensidad de las perturbaciones a que están sometidos estos sitios. La emigración de la población rural hacia centros urbanizados ha sido constante durante el último siglo (Montoya 2008). Con esto hay un abandono paulatino de las tierras en las que ocurre un establecimiento gradual de *L. tridentata*. Es posible que los sitios con coberturas mayores y altas densidades de estos arbustos sean aquellos que fueron abandonados hace más tiempo, o bien que tengan una presión menor de disturbios antrópicos (ej., impacto de la ganadería extensiva).

Independientemente de estas variaciones en cobertura y abundancia de *L. tridentata*, sus efectos sobre la riqueza de especies fueron altamente consistentes. En todos los paisajes estudiados, siempre hubo una mayor cantidad de especies positivamente asociadas a *L. tridentata* que a los espacios abiertos (Tabla 2). Esto sugiere que la mayor parte de las especies que habitan los valles aluviales del Altiplano Potosino aprovechan el dosel de este arbusto para establecerse y/o sobrevivir. Esta posibilidad es reforzada por las comparaciones de riqueza de especies, que siempre fue mayor debajo de *L. tridentata* que en los espacios abiertos (Figura 4). Resultados similares se tienen para la especie nodriza *Olneya tesota* A. Gray (Fabaceae). Su presencia en paisajes áridos y semiáridos del Desierto de Sonora permite la existencia de especies susceptibles al estrés hídrico y la riqueza de especies es mayor debajo de sus doseles (Tewksbury & Lloyd 2001). Los resultados de este estudio indican, además, que la presencia de *L. tridentata* como planta nodriza incrementa la riqueza de especies en las comunidades locales, al compararla con la esperada en ausencia de la misma (es decir, lo registrado en espacios abiertos). Entonces la presencia de *L. tridentata* en los valles aluviales del Altiplano Potosino permite la existencia de especies que no

podrían colonizar los espacios abiertos, por lo que la facilitación estaría soportando la mayor parte de la riqueza local de especies en los sitios.

Los valores del índice diversidad de Shannon-Wiener mostraron un patrón semejante al de la riqueza de especies. En general, el hábitat bajo el dosel de *L. tridentata* presentó mayor diversidad que los espacios abiertos. Además, al considerar a ambos tipos de hábitat como elementos de un mismo paisaje, los valores de este índice fueron mayores que los estimados considerando solamente a los espacios abiertos (Figura 5). Esto sugiere que *L. tridentata* también afecta positivamente la diversidad proporcional de especies dentro de cada sitio. Sin embargo, es importante destacar que los valores del índice de Shannon-Wiener se relacionan positivamente tanto con la riqueza como con la equidad de especies (Stirling & Wilsey 2001), lo cual implica un análisis más minucioso de estos resultados.

En algunos sitios, los valores de equidad estimados para los doseles de la especie nodriza fueron semejantes a los obtenidos para los espacios abiertos, o inclusive menores. De hecho, la equidad a escala de paisaje (es decir, la calculada incluyendo ambos hábitats) fue similar o menor que la esperada en ausencia de *L. tridentata*. Esto sugiere que en las comunidades vegetales de los valles aluviales del Altiplano Potosino, los efectos positivos de *L. tridentata* sobre la diversidad de especies se deben a su efecto positivo sobre la riqueza de especies más que a su efecto sobre la equidad. Sin embargo, para unos pocos sitios de estudio, los resultados sugieren que el efecto positivo de *L. tridentata* sobre los valores de diversidad se asocia a incrementos en ambos atributos comunitarios (riqueza y equidad de especies).

Los análisis de diversidad realizados a nivel regional, es decir mediante la inclusión de todos los sitios de estudio, también indicaron que la presencia de *L. tridentata* aumenta la riqueza de especies. De hecho, estos resultados sugieren que bajo los doseles de *L. tridentata* está la mayor parte de la riqueza de especies vegetales en los valles aluviales del Altiplano Potosino. Sin embargo, los valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener obtenidos para esta escala espacial indicaron que la diversidad de especies en la región caería abruptamente si no existieran también los espacios abiertos. La interpretación de este resultado es que el efecto negativo de *L. tridentata* sobre la diversidad regional de especies esta mediado, fundamentalmente, por su efecto sobre la equidad de especies (Figura 7C). Esto sugiere también que *L. tridentata* favorece fuertemente a unas pocas especies de la comunidad, aumentando sus abundancias en relación a las demás especies y causando una reducción en la equidad. Este podría ser el caso de al menos tres de las especies registradas en este estudio: *Flourensia cernua*, *Parthenium incanum* y *Cylindropuntia leptocaulis*. Las frecuencias de ocurrencia debajo de los doseles de *L. tridentata* fueron muy elevadas en relación la observada para las demás especies vegetales (ver Tabla 2). Así, a nivel regional, el efecto positivo de *L. tridentata* sobre la diversidad se debe principalmente a la gran cantidad de especies que se encuentran bajo sus doseles, y no por su impacto sobre la equidad de especies.

## 5. CONCLUSIONES

Los resultados de esta investigación indican claramente que *L. tridentata* juega un rol clave en la recuperación de la diversidad vegetal en los valles aluviales del Altiplano Potosino. Esta sugerencia se atribuye a que, en el pasado (250-100 años atrás), en estos valles se removió la mayor parte de las comunidades vegetales nativas para el desarrollo la agricultura y la ganadería extensiva (Monrroy & Calvillo-Unna 1997). El posterior abandono de muchos de estos sitios y/o la disminución en la presión de estas actividades condujo a que *L. tridentata* los colonizara paulatinamente (Ugalde-Ávila et al. 2008). Así, esta introducción natural de *L. tridentata* en los valles aluviales de la región bajo estudio pudiera haber contribuido a que se haya recuperado parte de la diversidad de las comunidades de plantas nativas originales.

Los resultados también sugieren que esta especie puede ser importante para el mantenimiento de estas comunidades. Por ejemplo, de las 39 especies vegetales perennes registradas en este estudio, 13 de ellas solo se encontraron bajo el dosel de esta planta nodriza. Esto significa que más del 30% de la riqueza de especies perennes en los valles aluviales de esta región depende de la presencia de *L. tridentata*. Por otra parte, más del 70% de estas especies se presentaron con mayor frecuencia debajo de *L. tridentata* que en los espacios abiertos. Esta evidencia sugiere que esta planta nodriza juega un papel importante en el mantenimiento de las poblaciones locales de especies perennes.

La relevancia de estos procesos de facilitación, atribuibles a los doseles de *L. tridentata*, adquiere aún más relevancia si se considera que esta región constituye

una de las zonas con mayor diversidad de cactáceas globosas del mundo (Hernández & Bárcenas 1996), muchas de las cuales requieren de plantas nodrizas para establecerse y sobrevivir. Uno de los ejemplos más relevantes al respecto es el Peyote (*Lophophora williamsii*), una cactácea globosa que solamente fue registrada bajo *L. tridentata* (ver Tabla 2). Esta especie posee compuestos alucinógenos y tiene un elevado valor de uso en la cultura prehispánica Wixárica, con fines religiosos tradicionales desde hace más de un milenio (Nahmad-Sitton et al. 1972, Neurath 2003). Sin embargo, debido al intenso saqueo a que están sujetas sus poblaciones en fechas recientes, esta especie se encuentra sujeta a protección dentro de la Norma Oficial Mexicana de Protección Ambiental (NOM-059-SEMARNAT-2010). En este sentido, los efectos positivos que ejerce *L. tridentata* sobre otras plantas, debieran ser considerados (como?) dentro de los planes de conservación de sus poblaciones como también de la diversidad de toda esta región.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Badano. E.I. & Cavieres, L.A. 2006. Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography*. 33: 304-313.
- Belsky, A. 1994. Influences of threes on savanna productivity. *Ecology*. 75: 922-932.
- Bertness, M. D. & Callaway, R. M. 1994 Positive Interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 9:191-193.
- Bruno J.F., Stachowicz J.J. and Bertness M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*. 18: 119-125.
- Caldwell. M.M. 1990 Water parasitism stemming from hydraulic lift- a cuantitative test in the field. *Israel Journal of Botany* 39:395-402.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61:306-349.
- Callaway, R.M. 1997. Positive interactions in the plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112:143-149.
- Callaway, R.M., Brooker R.W. Choler P, et al. 2002. Positive Interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Callaway RM, D'Antonio CM 1991 Shrub facilitation of coast live oak establishment in central California. *Madroño* 38: 158-169

- Callaway, R.M. & F.I. Pugnaire. 1999. Facilitation in plant communities. p. 623-648.  
In F.I.Pugnaire, and F. Valladares (ed.) Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, New York, USA.
- Cavieres L.A. Badano E.I. 2010. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology*, 97, 1181–1191
- Cavieres L.A. Badano E.I. Sierra-Almeida A et al. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of Central Chile. *New Phytologist*. 169: 59-69.
- Dawson. T.E. 1993 Hydraulic lift and water use by plants: Implications for water balance, performance and plant-plant interactions *Oecologia* 95: 565-574.
- Franco, A.C. & Nobel, P.S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*. 77:870-886.
- García-Moya, E. & McKell C.M. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen ecology of a desert-wash plant community. *Ecology* 51:81-88.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographic gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-27.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. 2001 Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.



- Gotelli, N. J. and Entsminger, G.L. 2006. EcoSim: null models software for ecology, ver. 7
- Haase, P., F.I. Pugnaire, S.C. Clark & L.D. Incoll. 1997. Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 8: 627-634.
- Hernández, S. 1988. Caracterización de suelos y aguas y sus posibles usos en el área del Salado, Estados de Zacatecas y San Luis Potosí. *Geografía y Desarrollo* 1: 19-26
- Hernández, H.M. & R.T. Bárcenas. 1996. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert: II. Biogeography and conservation. *Conservation Biology* 10: 1200–1209.
- Jordan, P.W. & Nobel, P.S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 64: 901-906.
- Le Roux, P.C. & McGeoch, M.A. 2004. The use of size as an estimator of age in the subantarctic cushion plant *A. selago*. *Artic, Antarctic and Alpine Research*, 36:509-517.
- McAuliffe, J.R. 1984a. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effect of saguaros. *Oecologia* 64: 319-321.
- Monroy, M.I. & T. Calvillo-Unna. 1997. Breve historia de San Luis Potosí. Fondo de Cultura Económica-El Colegio de México. México, D.F., 335 p.
- Neurath, J. 2003. Pueblos indígenas del México contemporáneo: Huicholes. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México, D.F., 32 p.

- Patten, D.T. 1978. Productivity and production efficiency of an upper Sonoran Desert ephemeral community. *American Journal Botanical*. 65: 891-895.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13: 131-144.
- Pugnaire F.I., P. Haase, J. Puigdefabregas, M. Cueto, L.D. Incoll & S.C. Clark. 1996. Facilitation and succession under the canopy of *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. in a semi-arid environment in South-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- Pugnaire F.I. & Lázaro R. 2000. Seed Bank and Understorey Species Composition in a Semi-arid Environment: The Effect of Shrub Age and Rainfall *Annals of Botany*. 4: 807-813.
- R Development Core Team 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.  
Disponible <http://www.R-project.org>.
- Rzedowski, J. 1965. Vegetación del Estado de San Luis Potosí. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. *Acta Científica Potosina*. 1,2: 5-291
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México DF.
- Rzedowski J. & G. C. de Rzedowski. 2001. Flora Fanerogámica del Valle de México, Segunda Edición Revisada. Vol. II. Instituto de Ecología, México, D.F.
- Nahmad-Sitton S., O. Klineberg, P.T. Furst, & B. Myerhoff. 1972. El peyote y los huicholes. Secretaría de Educación Pública, México, D.F., 196 p.

- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin & J.A. Booth . 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*. 127: 95-102.
- Tewksbury, J.J. & J.D. Lloyd. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127:425-434.
- Ugalde- Ávila J. et al. Sucesión en el matorral desértico de *Larrea tridentata* 2008. *Terra Latinoamericana*. 26
- Vasek, F. C. 1980. Creosote bush: long-lived clones in the Mojave Desert. *American Journal of Botany*. 67(2): 246-255.
- Yeaton, R. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan Desert *Journal Ecology*. 66: 651-656.