



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN MONTÍCULOS EN
UNA PLANICIE ALUVIAL DE BAJA CALIFORNIA SUR

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Ecología de Zonas Áridas)

P r e s e n t a

Luzali Angélica Velderrain Algara

La Paz, Baja California Sur, noviembre de 2007.

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 13 horas del día 23 del Mes de Octubre del 2007, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN MONTÍCULOS EN UNA PLANICIE ALUVIAL DE BAJA CALIFORNIA SUR"

Presentada por el alumno:

Luzali Angélica Velderrain Algara

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN ECOLOGÍA DE ZONAS ÁRIDAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA


Dr. JOSÉ LUIS LEÓN DE LA LUZ
DIRECTOR DE TESIS


DRA. YOLANDA MAYA DELGADO
CO-TUTOR


DR. SERGIO TICUL ÁLVAREZ CASTAÑEDA
CO-TUTOR


DRA. THELMA ROSA CASTELLANOS CERVANTES,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMITÉ TUTORIAL Y REVISOR

Dr. José Luis León de la Luz

Director de tesis

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz, B.C.S.

Dra. Yolanda Maya Delgado

Co-Tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz, B.C.S.

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Co-Tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz, B.C.S.

MIEMBROS DEL JURADO DE LA DEFENSA DE TESIS

Dr. José Luis León de la Luz

Dra. Yolanda Maya Delgado

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Dra. Martha Haro Garay (Suplente)

Resumen

Las zonas silvestres se encuentran seriamente amenazadas. La información acerca de su estructura, función y servicios ambientales todavía es incompleta. El matorral sarcocaula es la vegetación dominante en la mayor parte de la Península de Baja California y ha sido poco impactado por las actividades humanas. Esta vegetación es un tipo genérico del matorral xerófilo que domina en el suroeste de los Estados Unidos y el norte de México. La microtopografía de las planicies aluviales en zonas aledañas a la Bahía de La Paz (El Comitán) está caracterizada por la presencia de montículos de suelo de forma isodiamétrica, en configuración similar a manchones del tipo leopardo, los cuales están conformados por los árboles y arbustos sarcocaulales. El objetivo de esta investigación fue conocer las especies de plantas que dominan en los montículos y buscar posibles interacciones entre estas especies, así como describir a los montículos como parches de vegetación y determinar si éstos actúan como islas de recursos.

Basado en los registros de los sitios muestreados, cada uno de 0.1 ha, se encontró que, de acuerdo con su Valor de Importancia (IVI) las especies dominantes en los montículos son básicamente arbustos, tales como *Jatropha cuneata*, *J. cinerea*, *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus gummosus*, *Caesalpinia placida* y *Larrea divaricata*. Las pruebas de independencia (chi cuadrada) para pares de especies no mostraron interacciones positivas o negativas que fueran consistentes entre las especies de arbustos, sugiriendo el agrupamiento aleatorio de las especies. No obstante, algunas plantas longevas como *Prosopis articulata*, *Caesalpinia placida* (Fabaceae), *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus gummosus*, *S. thurberi*, *Opuntia cholla* (Cactaceae), *Jatropha cuneata*, *J. cinerea* (Euphorbiaceae) y *Bursera* sp. (Burseraceae), pueden facilitar la formación del montículo. Los análisis de suelo de los montículos y áreas desnudas muestran diferencias en la salinidad (determinada indirectamente por la conductividad eléctrica del extracto de suelo) y el contenido de materia orgánica, que implican una mayor cantidad de sales minerales y nutrientes que ayudarían a la germinación y crecimiento de las plantas, lo cual permite identificar a los montículos como islas de recursos. Se presenta un modelo de la dinámica de estas islas de recursos en el matorral sarcocaula basado en los arbustos como especies dominantes: las especies pioneras se establecen en un lugar desnudo, crecen y progresivamente crean condiciones favorables para el establecimiento de otras especies, principalmente por la sombra que existe bajo el dosel y por la modificación del suelo, al mismo tiempo que la agregación del suelo y las raíces de las plantas participan como agentes de resistencia a la erosión y como núcleos de agregación. En cuanto a la fauna, vertebrados e invertebrados actúan en la agregación y disgregación del suelo pero acumulan detritos orgánicos en las proximidades. Así, los montículos actúan como islas de fertilidad hasta que las especies colonizadoras mueren y se inicia la degradación gradual y progresiva del montículo. En este modelo, la fauna colabora con la remoción de semillas, participando en la dinámica de los montículos al modificar los patrones de riqueza, la diversidad y la productividad de las especies vegetales.

Palabras clave: matorral sarcocaula, islas de recursos, parches de vegetación.

Vo.Bo. Dr. José Luis León de la Luz (Director de tesis)

Abstract

STRUCTURE OF THE MOUND VEGETATION IN AN ALLUVIAL PLAIN OF BAJA CALIFORNIA

Wild zones are seriously threatened. Information about their structures, functions and environmental services is still incomplete. The sarcocaulous scrub is the dominant vegetation in most part of the Baja California Peninsula, and it has been low impacted by human activities. This vegetation is a type of the generic xerophilous scrub that dominates in Southwestern United States and Northern Mexico. Microtopography of the alluvial plains at the lower sector of La Paz Bay area (El Comitan) is characterized by the presence of soil mounds with isodiametric shape, in a similar configuration to leopard spots, which are conformed by sarcocaulous shrubs and trees. The goal of this research was to know the prevailing species of plants in the mounds and to look for possible interactions between these species; also, to describe the mounds as vegetation patches and to determine if they act as resource islands.

Based in registers on sampled plots of 0.1 ha, we found that species prevailing in the mounds are basically shrubs such as *Jatropha cuneata*, *J. cinerea*, *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus gummosus*, *Caesalpinia placida* and *Larrea divaricata* according to their Importance Value. Independence tests (chi-square) of pair of species do not show neither positive nor negative interactions that behave consistently between the species of plants, suggesting random clustering of these. Nevertheless, some long-lived individuals of *Prosopis articulata*, *Caesalpinia placida* (Fabaceae), *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus gummosus*, *S. thurberi*, *Opuntia cholla* (Cactaceae) *Jatropha cuneata*, *J. cinerea* (Euphorbiaceae) and *Bursera* (Burseraceae) could facilitate mound formation. Soil analysis of the mounds and bare zones show differences in salinity (determined indirectly by electric conductivity of the soil extract) and content of organic matter which implies a greater amount of mineral salts and nutrients which could help germination and growth of plants, this fact identifies mounds as resource islands. We present a dynamic model for this resource islands in the sarcocaulous scrub based on shrubs as dominant species. Pioneer plants settle in a bare place creating suitable conditions for the settling of other species, mainly by shading the immediate surface and modifying the soil. At the same time, soil aggregation and plant roots participate as resistant erosion agents and accumulation nuclei; animals (vertebrate and invertebrate) act both aggregating and disaggregating soil, but leaving organic detritus in the nearness. Thus, mound acts as resource islands, until the prime species die and the gradual and progressive degradation of the mound begins. In this model, fauna collaborates in the removal of seeds, participating in the dynamics of the mounds by modifying richness patterns, diversity, and productivity of vegetal species.

Keywords: sarcocaulous scrub, resource islands, patches of vegetation.

Dedicatoria

Dedico esta tesis a 4 mujeres extraordinarias:

- ⌘ ***Luz Alida Algara**, quien me ha educado con el ejemplo, me ha contagiado las ganas de superarme cada día y a quien tengo el orgullo de poder llamar mamá. Mamita: tu esfuerzo en estudiar tu licenciatura me dice que te tomaste muy en serio eso de "la palabra ilustra pero el ejemplo, arrastra"*

- ⌘ ***Luz María Norzagaray de Algara**, mi señora abuela a quien quiero muchísimo. Mujer de fuerte carácter, excelente conductora, cocina los mejores garbanzos del mundo y es quien me sigue la corriente con todo lo del bordado.*

- ⌘ ***Rocío Algara** quien más que mi tía es mi mejor amiga. La distancia nunca ha sido obstáculo para nuestra amistad, así que ella estuvo en este proceso de tesis de manera constante, escuchándome, echándome porras y compartiendo nuestra pasión por Fangoria.*

- ⌘ ***Martha Haro** a quien conocí en el proceso de hacer esta tesis, se convirtió en mi amiga y descubrí en ella a una mujer llena de sorpresas, buenos consejos y un sin fin de charlas y momentos agradables.*

Luzali Angélica

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y tecnología por apoyar esta tesis mediante la beca otorgada. Así mismo al Posgrado del CIBNOR.

A mi director José Luis León de la Luz, por haberme aceptado para hacer una estancia y después motivarme para que me quedara en la maestría; también por llevarme a Hermosillo, Ensenada y Zacatecas para mostrar nuestro trabajo. De verdad muchas gracias José Luis.

A mis tutores, Ticul Álvarez y Yolanda Maya que además de ser mi tutora fue mi maestra de 2 clases interesantísimas donde aprendí mucho.

A Pedro García por su compañía, simpatía, por ser mi pareja de baile en todas las fiestas, por ser el chef oficial de nuestra generación y para efectos de esta tesis, por pesar las muestras para el análisis de Nitrógeno total. Gracias Pedro por tus chistes, tu sonrisa, nuestras caminatas por el malecón, por nuestro efímero pero hermoso Shermon, por el anoréxico y después comedor compulsivo Cachalott, por su hermano el Josefino, por tu ayuda en mis cambios de casa, por echarme porras con esta tesis cuando creí que no la iba a terminar, por toda tu ayuda conmigo siempre y tantas y tantas cosas más... Tinini: te quiero mucho.

A los Velderrain Algara, Horacio (mi papá) por estar siempre al pendiente de mi llamándome mil veces al día. Al Miguel Ángel, estar lejos fue la mejor manera de llevarnos bien y extrañarnos, para darnos cuenta, al menos conmigo así fue, de que lo quiero mucho y es una persona muy importante para mi. Y a mi mamita de quien ya hablé en la dedicatoria.

A los Algara López por patrocinar una de mis idas a Los Mochis y darme dos primos en el transcurso de mi estadía en La Paz, ya párenle no?

A mi tío Carlos Algara quien me apoyó con lo de mi computadora y en otros asuntos también, gracias.

Érika, Ricardo, Laura, Oscar, Verónica, Jorge, Horacio, Manuel, Perla, Mara, Hugo, Dwight, Mario, Betty, Anna Belia, Jorge Iván, Mauricio, a todos ustedes gracias por ser mis amigos y hacer que me la pasara tan bien. José Librado (Topo) y Yuriria Medrano, amigos: siempre me acuerdo de sus locuras.

Leonardo Huato y Martha Haro, quienes de alguna manera también fueron mis tutores, al brindarme tanta ayuda con mis análisis estadísticos, y grandes amigos, organizando cuanta comida y reunión.

A Fernando Abasolo y Alex por ayudarme a instalar el montón de programitas que fui necesitando. A Liliana Carvalho al facilitarme su tapete para realizar la fotointerpretación de los montículos.

Mil gracias a Don Miguel Domínguez y a Franco Cota con quienes estuve tres meses en el laboratorio de Botánica durante mi estancia de universidad y me hicieron sentir bienvenida en este lugar que para mi era algo lejano de mi realidad de estudiante mochitense. Los dos me

ayudaron en las salidas de campo para los datos de vegetación y me enseñaron no sólo de plantas sino de lo cálida que la gente sudcaliforniana puede ser.

A mi querida teacher Diana Dorantes de Fisher, por toda su paciencia para enseñarme inglés, su amistad y también por esas deliciosas pepitas que horneaba y compartía.

Ahora bien para la parte de los montículos de suelo, los análisis se hicieron en el laboratorio de edafología, donde Manuel Trasviña fue mi guía. Gracias Manuel por tu optimismo en los 3 meses que nos vimos diario y aunque me tiraste mis primeras muestras me enseñaste mucho acerca de la paciencia. El análisis de Nitrógeno total se llevó a cabo en el Laboratorio de Análisis Químico Proximal.

A Fangoria: Olvido y Nacho gracias por ser el soundtrack de mi existencia.

A los Zazueta Algara que me echaron la mano para hacer el trámite de mi cédula profesional.

A Don Beto, Pilar, Bareño, Heraclio quienes me llevaron y trajeron tantas veces de La Paz al CIB, y siempre me saludaron con una sonrisa, aunque fuera muy de mañanita.

Contenido

1. Introducción.....	1
2. Justificación.....	6
3. Hipótesis.....	8
4. Objetivos.....	9
4.1 Objetivo General.....	9
4.2 Objetivos particulares.....	9
5. Área de estudio.....	10
5.1 Ubicación geográfica y delimitación del área de estudio.....	10
5.2 Descripción del ambiente físico.....	10
5.2.1 Clima.....	10
5.2.2 Características edáficas.....	12
5.2.3 Los montículos de El Comitán.....	13
5.2.4 Vegetación.....	13
5.3 Reserva El Comitán.....	14
6. Material y métodos.....	15
6.1 Estructura de la vegetación.....	15
6.1.1 Muestreo de vegetación.....	15
6.1.2 Componente taxonómico.....	16
6.1.3 Formas de vida.....	16
6.1.4 Abundancia relativa e Índice de Valor de Importancia (IVI).....	16
6.2 Relaciones entre características de los montículos.....	17
6.2.1 Particularidades de los montículos.....	17
6.2.2 Correlaciones entre variables.....	18
6.3 Relaciones ecológicas entre especies vegetales.....	20
6.3.1 Pruebas de independencia (χ^2).....	20
6.3.2 Coeficiente de Pearson (Φ).....	21
6.4 Comparación de fertilidad entre suelo descubierto y en montículos.....	22
6.4.1 Muestreo de suelo.....	22
6.4.2 Análisis de laboratorio.....	22
6.4.3 Análisis de los datos de suelo.....	23
7. Resultados.....	24
7.1 Estructura de la vegetación.....	24
7.1.1 Componente taxonómico.....	24
7.1.2 Formas de vida.....	24
7.1.3 Abundancia relativa e Índice de Valor de Importancia (IVI).....	31
7.2 Relaciones entre características de los montículos.....	35
7.2.1 Particularidades de los montículos.....	35
7.2.2 Correlaciones entre variables de los montículos.....	39
7.3 Relaciones ecológicas entre especies vegetales.....	39
7.4 Comparación de fertilidad entre suelo descubierto y en montículos.....	41
8. Discusión.....	43
8.1 Estructura de la vegetación.....	43
8.1.1 Componente taxonómico.....	43

8.1.2 Formas de Vida	44
8.1.3 Abundancia relativa e Índice de Valor de Importancia (IVI).....	45
8.2 Características de los montículos	46
8.2.1 Particularidades de los montículos	46
8.2.2 Acerca de las correlaciones	47
8.3 Relaciones ecológicas entre especies	48
8.3.1 Interacciones negativas	48
8.3.2 Interacciones positivas	49
8.3.3 Las asociaciones vegetales en el matorral sarcocaulé	50
8.4 Las islas de recursos	52
8.4.1 ¿Son los montículos islas de recursos?	52
8.4.2 Formación de las islas de recursos	55
8.5 Contribución de la fauna en la dinámica de los montículos.....	56
9. Conclusiones.....	59
10. Literatura citada.....	61

Lista de Figuras

Figura	Título	Página
1	Localización del área de estudio. La planicie aluvial El Comitán.	11
2	Diagrama de temperatura y precipitación (1984-1999) para La Paz, B.C.S. CNA-INEGI.	12
3	Ejemplo de distribución espacial de los montículos de El Comitán	14
4	Representación de los elementos que conforman una gráfica de caja (Whisker plot).	19
5	Tabla de contingencia 2 x 2 basada en la presencia – ausencia de las especies.	20
6	Proporciones de las formas de vida de las especies y de los individuos en los montículos de El Comitán.	24
7	Cobertura en m ² de las distintas Formas de Vida registradas para los 3 sitios de muestreo.	26
8	Formas de vida y su frecuencia para cada uno de los montículos del sitio 1.	28
9	Formas de vida y su frecuencia para cada uno de los montículos del sitio 2.	29
10	Formas de vida y su frecuencia para cada uno de los montículos del sitio 3.	30
11	Comparación del número de formas de vida a través del gradiente altitudinal para los tres sitios.	31
12	Abundancia relativa de 17 especies en los tres sitios de muestreo.	33
13	Valores del IVI en los tres sitios de muestreo, para aquellas especies cuyo valor de IVI es mayor a 0.15	34
14	Gráficos de caja para las variables analizadas para los montículos.	36
15	Comparación entre el número de montículos y la mediana del área para cada uno de los sitios.	37
16	Superficie en m ² cubierta por los montículos en los 1 000 m ² que mide cada sitio.	37
17	Comparación entre el número de individuos (abundancia) y el número de especies (riqueza) para los tres sitios.	38
18	Comparación de la superficie cubierta por vegetación y por montículos para cada sitio.	38
19	Asociaciones positivas y negativas para las especies de los montículos en El Comitán.	41

Lista de Tablas

Tabla	Título	Página
I	Descripción de las formas de vida para la vegetación en montículos de El Comitán.	17
II	Métodos empleados para los análisis de suelo.	23
III	Listado de las especies presentes en la zona de montículos en la planicie aluvial de El Comitán.	25
IV	Formas de crecimiento consideradas para la vegetación en montículos en la planicie aluvial El Comitán, por especies e individuos, así como para cada uno de los sitios muestreados.	26
V	Abundancia relativa de las 17 especies que representan el 80% del valor total de dicho parámetro para cada uno de los tres sitios de muestreo.	32
VI	Índice de Valor de Importancia (IVI) para las 13 especies que superan el valor de 0.15 para cada uno de los tres sitios de muestreo.	34
VII	Valor de r para las correlaciones de Spearman para las variables altura y área de los montículos, riqueza y abundancia de especies, y formas de vida.	39
VIII	Resultado de los análisis de independencia entre las presencias-ausencias para cada par de especies que no presentaron independencia significativa ($\alpha=0.05$) y cuya frecuencia fue mayor a 1.	40
IX	Propiedades del suelo en montículo y en suelo descubierto.	42
X	Especies de plantas reportadas como parte de la alimentación de roedores y aves del predio El Comitán.	58

Glosario

Facilitación

Interacción positiva de especies en la que una es beneficiada, mientras que ninguna es perjudicada, siendo posible además que una de ellas sea capaz de mejorar el hábitat permitiendo el mecanismo de sucesión (Connell y Slatyer, 1977; Colinvaux, 1993; Callaway, 1995; Bruno et al., 2003).

Isla de fertilidad

Son sitios localizados de manera irregular en los que el gradiente de nutrientes en el suelo parte debajo del dosel de la vegetación, el cual es favorable para el establecimiento de nuevos individuos de plantas (García-Moya y McKell, 1970).

Isla de recursos

Sitios factibles para el establecimiento, desarrollo y permanencia de la vegetación de zonas áridas, más allá de la fertilidad del suelo per se por la distribución de nutrientes. (Pugnaire et al., 1996; Carrillo-García et al., 1999; Perea et al., 2005; Monroy-Ata et al., 2007). Cabe mencionar, en este término, las condiciones de protección, humedad y temperatura favorables que los micro-sitios generan.

Matorral sarcocaula

Vegetación dominante en la península de Baja California, perteneciente al tipo genérico del Matorral Xerófilo (Rzedowski, 1978). El término "sarcocaula" hace referencia a que árboles y arbustos, algunos dominantes fisonómicos, exhiben un aspecto grueso, tortuoso y semi-suculento en los tallos y ramas (Wiggins, 1960; Shreve y Wiggins, 1964; Wiggins, 1980)

Montículo

Acumulación de suelo en la cual se agrega la vegetación a manera de parches de vegetación.

Suelo desnudo

Es el área entre-montículos que se encuentra desprovista de vegetación.

Lista de abreviaturas

Clave	Significado
Agda	<i>Agave datylio</i> var. <i>datylio</i>
Buep	<i>Bursera epinnata</i>
Buhi	<i>Bursera hindsiana</i>
Bumi	<i>Bursera microphyla</i>
Caat	<i>Capparis atamisquea</i>
Capl	<i>Caesalpinia placida</i>
Citr	<i>Cissus trifoliata</i>
Cogl	<i>Condalia globosa</i>
Copo	<i>Cochemia poselqueri</i>
Cyal	<i>Cylindropuntia alcahes</i>
Cych	<i>Cylindropuntia cholla</i>
Cyed	<i>Cyrtocarpa edulis</i>
Enfa	<i>Encelia farinosa</i>
Euca	<i>Euphorbia californica</i>
Fepe	<i>Ferocactus peninsulae</i>
Fodi	<i>Fouquieria diguetii</i>
Ibso	<i>Ibervillea sonora</i>
Jaci	<i>Jatropha cinerea</i>
Jacu	<i>Jatropha cuneata</i>
Krpa	<i>Krameria paucifolia</i>
Ladi	<i>Larrea divaricata</i>
Losh	<i>Lophocereus schottii</i> ssp. <i>schottii</i>
Lybr	<i>Lycium brevipes</i>
Madi	<i>Mammillaria dioica</i>
Mapa	<i>Marina parí</i>
Maph	<i>Maytenus phyllantoides</i>
Meto	<i>Melochia tomentosa</i>
Papr	<i>Pachycereus pringlei</i>
Peci	<i>Pennisetum ciliaris</i>
Pema	<i>Pedilanthus macrocarpus</i>
Prar	<i>Prosopis articulata</i>
Sohi	<i>Solanum hindsianum</i>
Stgu	<i>Stenocereus gummosus</i>
Stth	<i>Stenocereus thurberi</i>

Clave	Significado
FV	Forma de vida
Ar	Árbol
Ab	Arbusto
Hp	Hierba perenne
Ha	Hierba anual
Sa	Suculenta columnar
Sp	Suculenta cilindrocaule
Sc	Suculenta cespitosa
Sg	Suculenta globosa
Sr	Suculenta arrosetada
TI	Trepadora leñosa
Th	Trepadora herbácea
IVI	Índice de Valor de Importancia

1. Introducción

Las zonas áridas y semiáridas ocupan alrededor del 25% de la superficie a nivel mundial (Whitford, 2002), y en nuestro país abarcan el 49% del territorio nacional (Hernández, 2006). Estas áreas comparten las siguientes características: baja precipitación, escasa humedad y temperaturas extremas, además de un patrón errático de la precipitación (Evenari, 1985). Gran parte de la Península de Baja California forma parte de las zonas áridas de México, presentando esas características y otras particulares que limitan la vida vegetal.

El matorral sarcocaula es una de las comunidades vegetales dominantes en la Península de Baja California (INEGI, 1981). El término sarcocaula (de *sarco* carnosos y *caule* tallo) es aplicado a la vegetación del tipo desértica, perteneciente al tipo genérico del Matorral Xerófilo (Rzedowski, 1978). El término hace referencia a que los árboles y arbustos, los dominantes fisonómicos, exhiben un aspecto grueso, tortuoso y semi-suculento en los tallos y ramas (Wiggins, 1960; Shreve y Wiggins, 1964; Wiggins, 1980).

El paisaje de las planicies aluviales está caracterizado, además de las especies sarcocaulas, por especies de cactáceas, algunas ellas columnares-arborescentes que destacan en el paisaje; algunas de estas asociaciones son designadas como cardonales, donde el cardón (*Pachycereus pringlei*), la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*), y la pitaya dulce (*S. thurberi*) son dominantes fisonómicos (León de la Luz *et al.*, 2000; Medel-Narvaez *et al.*, 2006).

En el paisaje, una planicie aluvial es una geofoma relativamente llana o con una suave pendiente que se encuentra asociada a una cadena de montañas. Algunos otros términos para

referirla son: abanico aluvial, piedemonte y bajada. Cuando dichas montañas son meteorizadas por agua, las partículas de suelo son arrastradas desde las laderas hacia la parte más llana de la planicie. De esta forma, las planicies aluviales de la Península de Baja California se han conformado progresivamente por procesos recurrentes de depósito y erosión durante el Pleistoceno y particularmente durante el Holoceno (los últimos 10 000 años) (Hammond, 1954).

En algunas áreas peninsulares, y particularmente dentro del valle del Carrizal-la Paz, en la planicie es común encontrar agregaciones de vegetación en montículos de suelo. Esta condición de montículos no se da en la generalidad del matorral sarcocaulé, sólo en sitios localizados. La formación de montículos de suelo en las planicies aluviales puede ser el resultado de dos acciones o de la combinación de ambas: la primera es la erosión diferencial que se da en el lugar por la transportación de suelo superficial ante procesos irregulares, pero drásticos, como lo son las lluvias torrenciales, que escurren sobre terrenos con cierta pendiente; la segunda es que, ante el flujo de la escorrentía laminar del suelo, algunos cuerpos, como lo son algunas plantas a través de su tronco, ramaje o incluso la resistencia de la fuerza de cohesión de las raíces a las partículas de suelo, u objetos inanimados como una roca, actúan como barrera y centro de agregación de detritos y partículas de suelo (Parsons *et al.*, 1992).

Además, en las inmediaciones de estas plantas el agua pierde parte de la energía cinética producto de su movimiento en la pendiente y permite la deposición del material que arrastra en suspensión, contribuyendo a la formación del montículo de suelo (Rostagno *et al.*, 1991). En las inmediaciones de las plantas se pierden menos partículas de suelo que en sitios que no tienen ningún agente de resistencia, es decir que actúan como sitios de acumulación de

partículas de suelo, hojarasca y detritos transportados por el viento (Muller, 1953). El resultado es una micro-topografía donde se pierde más suelo en los espacios entre plantas que bajo éstas (García -Moya y McKell, 1970; Parsons *et al.*, 1992).

Las especies vegetales son capaces de modificar su entorno a lo largo del tiempo, en especial el suelo en el que crecen (Miles, 1985; Colinvaux, 1993). En los montículos, las plantas pueden actuar o bien como facilitadoras para la colonización de otras especies de plantas en un proceso de sucesión (Colinvaux, 1993; Pugnaire *et al.*, 1996; Bruno *et al.*, 2003), o bien como nodrizas (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Carrillo-García *et al.*, 2000), entendiendo por facilitación la interacción positiva de especies en la que una es beneficiada, mientras que ninguna es perjudicada, siendo posible además que una de ellas sea capaz de mejorar el hábitat activando el mecanismo de sucesión (Connell y Slatyer, 1977; Colinvaux, 1993; Callaway, 1995; Bruno *et al.*, 2003). Por otra parte el nodricismo, un tipo de facilitación para el establecimiento de plántulas, puede ocurrir no sólo por los nutrientes que hace disponibles la planta nodriza, sino también por la sombra que ofrece (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

En las comunidades vegetales existen especies que están asociadas positivamente, por lo que tienden a presentarse conjuntamente, mientras que existen otras que pueden estar asociadas negativamente y que por lo tanto no co-ocurren en el campo (Whittaker, 1975). Así, este tipo de interacciones positivas sugieren que las plantas no siempre están distribuidas independientemente unas de otras (Callaway, 1995; 1997). En esta planicie aluvial puede observarse la agregación de las plantas en montículos de suelo, formando distribuciones agrupadas de plantas, algunas de ellas asociadas de manera azarosa y otras de manera positiva.

Adicionalmente, bajo y sobre esos vegetales perennes, la fauna encuentra el hábitat para muchas de sus actividades, removiendo el suelo y acumulando materia orgánica, dando lugar a superficies irregularmente distribuidas que han sido denominadas “islas de recursos”. García-Moya y McKell (1970), introdujeron el término “islas de fertilidad” para hacer referencia a sitios localizados con gradientes de nutrientes necesarios para las plantas, pero las condiciones favorables generadas en los micrositos van más allá de la fertilidad por sí misma (Monroy-Ata, *com pers.*). Es por ello que el término “islas de recursos” ha sido utilizado también por varios autores para describir sitios factibles para el establecimiento, desarrollo y permanencia de la vegetación de zonas áridas (Pugnaire *et al.*, 1996; Carrillo-García *et al.*, 1999; Perea *et al.*, 2005; Monroy-Ata *et al.*, 2007), razón por la cual pueden ser parte importante en la dinámica de la comunidad del matorral sarcocaula.

Las condiciones micro-ambientales en el montículo, tales como mayor humedad, menor radiación y temperatura durante el día favorecen tanto la humificación de la materia orgánica como que los ácidos húmicos no se degraden con exposición a la radiación solar. De lo anterior se espera que dentro de los montículos exista una mayor cantidad de nutrientes disponibles para las plantas que ahí germinan, aprovechando la sombra ofrecida y donde encuentran un lugar propicio para su establecimiento.

Por otra parte, las fuentes de recursos alimenticios favorecen el resguardo y actividad de la fauna (roedores, reptiles, aves, invertebrados, microorganismos), debido a que son sitios adecuados para su desarrollo. La fauna a su vez contribuye a la aireación y al movimiento del nitrógeno en el sistema a través de su actividad (excavación de madrigueras, alimentación, forrajeo), depósito de sus heces, orina y de sus cuerpos cuando mueren, lo cual contribuye a

mejorar la calidad del suelo y a aumentar la variación micro topográfica (Garner y Steinberger, 1989; Cameron, 2000; Coleman *et al.*, 2004).

La granivoría de ciertos grupos de fauna es un proceso importante en los montículos porque promueve el flujo de cierto tipo de semillas a estos sitios. En los ambientes desérticos, en donde las semillas son diversas y abundantes, la granivoría es una estrategia de alimentación exitosa (Murray y Dickman, 1994; Campos y Ojeda, 1997). En los desiertos de Norteamérica los roedores son granívoros importantes; de ellos, los más especializados pertenecen a la familia Heteromyidae (Brown *et al.*, 1979; Brown y Harney, 1993). Los individuos de las especies de esta familia remueven las semillas y se les considera buenos dispersores, ya que no consumen las semillas *in situ*, sino que éstas son transportadas en sus abazones hacia las madrigueras que generalmente se encuentran en los montículos de suelo (Gutiérrez-Ramos y Álvarez-Castañeda, 1999).

Las aves también son atraídas por las condiciones de los montículos, ya que aprovechan los recursos vegetales para satisfacer sus necesidades de alimento, descanso y anidación. Las plantas atraen a las aves por sus frutos de colores llamativos y ricos en sustancias nutritivas, además de la disponibilidad de sitios de percheo, sombra o protección contra depredadores. Por otra parte, gracias al traslado de semillas por parte de las aves, se evita la competencia por efectos denso-dependientes o la alopatía producida por la planta madre u otras plantas. Además permite el intercambio de nuevos individuos entre poblaciones, manteniendo así el flujo y la variabilidad genética (Herrera y Jordano, 1981). De esta forma los vertebrados influyen en la distribución y abundancia de las poblaciones de plantas.

2. Justificación

En las extensas zonas áridas que conforman nuestro país, se presenta una heterogeneidad de agrupaciones vegetales, cada una con un tipo particular de adaptaciones funcionales en respuesta a las presiones adaptativas del ambiente y del micro-ambiente. Este trabajo es una contribución al conocimiento de la estructura de la vegetación del Matorral Sarcocaula que se asienta en una planicie aluvial dentro de la Bahía de La Paz, Baja California Sur.

Por la posición cercana a la Ciudad de La Paz, donde el impacto derivado de las actividades humanas crece rápidamente ya que existen múltiples proyectos para vivienda, recreación y muchos cambios de uso de suelo, las zonas silvestres se encuentran seriamente amenazadas sin que aún se disponga de información de la estructura, función y del servicio ambiental que proporcionan al área de influencia. Es conveniente considerar que la vegetación de las zonas desérticas es considerada como comunidades frágiles debido a la escasa oportunidad de germinación de semillas y al reclutamiento de plántulas que formen nuevas generaciones de individuos. La estrategia adaptativa de la vegetación es contar con especies longevas de largo desarrollo, que creen las condiciones para el establecimiento de nuevas generaciones de vegetales. Asimismo, pocos trabajos acoplan la integración del papel de la fauna desde la perspectiva de su papel como facilitadores en el establecimiento de nuevas generaciones de vegetales.

La preocupación por entender las relaciones existentes en los componentes de una comunidad conlleva a la búsqueda y al conocimiento en la que puede ser posible caracterizar las interacciones de los organismos.

En la toma de decisiones para el uso, manejo y conservación de las comunidades vegetales peninsulares es imprescindible entender la composición, dinámica y estructura de las mismas, hecho que proporciona las herramientas necesarias para entender su funcionamiento y conocer los procesos de regeneración naturales, entre ellos la interacción entre los mismos vegetales y las relaciones planta-animal. Entre otros, este conocimiento puede ser de apoyo tanto para conservar como para planificar la recuperación de áreas degradadas.

3. Hipótesis

El matorral sarcocaulé de la planicie aluvial de El Comitán se caracteriza por la presencia de montículos de suelo que contribuyen a sostener una parte importante de la vegetación tanto perenne como anual. Por esta razón, cabría esperar que la distribución de las especies vegetales en esta localidad no responda sólo a eventos estocásticos, sino a interacciones bióticas que ocurren en estos espacios.

Las diferencias que se espera determinar, principalmente en cuanto a la calidad del suelo entre el montículo y el suelo descubierto, permitirían identificar a los primeros dentro del concepto de “islas de recursos”.

4. Objetivos

4.1 Objetivo General

Determinar los patrones de distribución de la vegetación en los montículos de suelo en la planicie aluvial en la que se encuentra el predio El Comitán, donde se plantea la hipótesis de que estos montículos funcionan como islas de recursos promoviendo las interacciones positivas entre especies vegetales.

4.2 Objetivos particulares

1. Documentar la estructura y composición de la vegetación de los montículos de la localidad de estudio.
2. Determinar la relación entre riqueza específica y abundancia de especies vegetales con las características de los montículos.
3. Determinar el tipo de relación ecológica entre estas especies vegetales.
4. Comparar las características del suelo en montículos y en suelo descubierto adyacente como una posible causa que explique las diferencias en el establecimiento de las especies vegetales.

5. Área de estudio

5.1 Ubicación geográfica y delimitación del área de estudio

El predio “El Comitán” se ubica al noroeste de la Ciudad de La Paz en Baja California Sur. Los límites del predio son las coordenadas 21° 07' 97" N / 110° 26' 53" W en el extremo NW y 24° 07' 21" N / 110° 25' 35" W en el extremo SE (Figura 1).

El área se encuentra en el extremo bajo de una planicie aluvial del Valle Carrizal-La Paz, con pendientes por debajo de 10 grados y está disectado por numerosos arroyos que sólo conducen agua después de lluvias copiosas (León de la Luz *et al.*, 1996).

5.2 Descripción del ambiente físico

5.2.1 Clima

De acuerdo con García (1973), El Comitán presenta un clima de tipo BW(h') hw (e), que se traduce como muy cálido-muy seco, con precipitación invernal inferior al 10% del total anual.

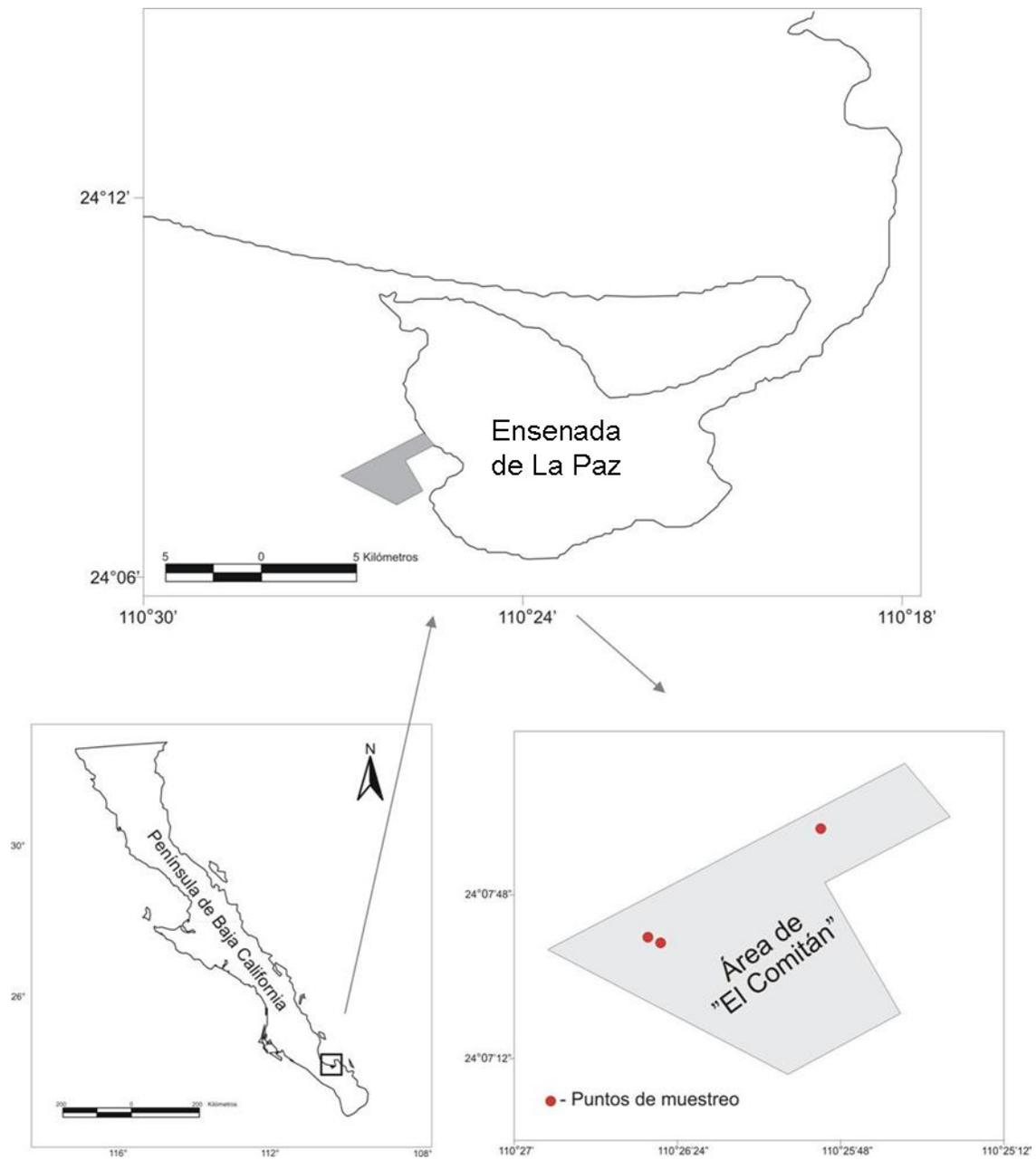


Figura1. Localización del área de estudio “El Comitán”, en la planicie aluvial colindante con la Ensenada de La Paz.

La temperatura mensual promedio más alta se registra en agosto (30° C) y la más baja en enero (18° C). La precipitación anual promedio es de aproximadamente 170 mm y varía desde 460 mm en años con influencia de huracanes a 20 mm en años secos. Los datos de temperatura y precipitación (Figura 2) muestran dos períodos de humedad, el más importante es el de verano (agosto y septiembre), período correspondiente a lluvias de tipo monzónicas. Un pico menos pronunciado corresponde al período invernal, que ocasionalmente presenta precipitaciones denominadas localmente “equipatas”. La temporada seca corresponde al período de marzo a junio.

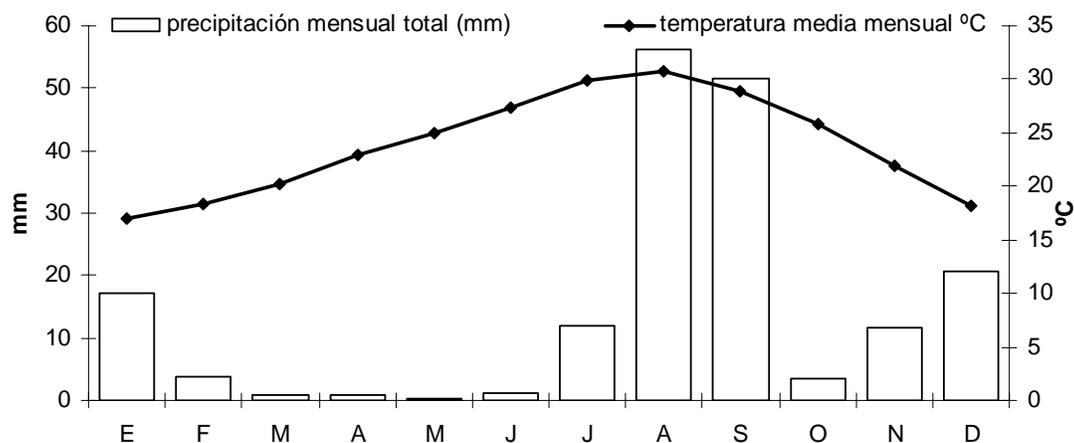


Figura 2. Diagrama de temperatura media y precipitación total (1984-1999) para La Paz, B.C.S. CNA-INEGI

5.2.2 Características edáficas

El suelo superficial de la planicie aluvial en la que El Comitán se ubica, corresponde a depósitos del Pleistoceno acumulados a causa de la actividad erosiva principalmente de las sierras de La Laguna, Las Tarabillas, El Novillo, La Trinchera y de Las Cacachilas, y corresponde a material de rocas graníticas (Hammond, 1954).

Según INEGI (1981) (carta geológica y edáfica 1:1 000 000) el tipo de suelo es Regosol éutrico y Yermosol háplico, de textura gruesa, es decir, de textura arenosa. Se caracterizan por ser suelos jóvenes y presentar capas muy homogéneas de color claro, donde los horizontes no pueden ser definidos. En particular para el predio, el suelo es de tipo arenoso, profundo, con contenido de materia orgánica muy bajo y no se considera salino aún con la influencia de brisa marina (Alcaraz-Melendez y Ayala-Rocha, 1985). En la parte del predio más alejada de la costa existe una terraza marina donde el suelo es más duro y compacto.

5.2.3 Los montículos de El Comitán

A partir de una imagen de satélite se realizó una fotointerpretación de los montículos de El Comitán (Figura 3). La fuente de la imagen es del software Google Earth, 2006, a 350 m de altura. Esta fotointerpretación es para dar una idea generalizada de la distribución de los montículos sobre la superficie del área de estudio.

5.2.4 Vegetación

La Carta de Uso de Suelo y Vegetación 1:1 000 000 de INEGI (1981) denomina matorral sarcocaula a la vegetación del área de estudio. Es vegetación del tipo desértica perteneciente al tipo genérico del Matorral Xerófilo (Rzedowski, 1978).

La vegetación del predio comparte atributos de dos comunidades vegetales bien diferenciadas en su fisonomía y composición florística, el matorral xerófilo y el bosque seco tropical (León de la Luz *et al.*, 1996).

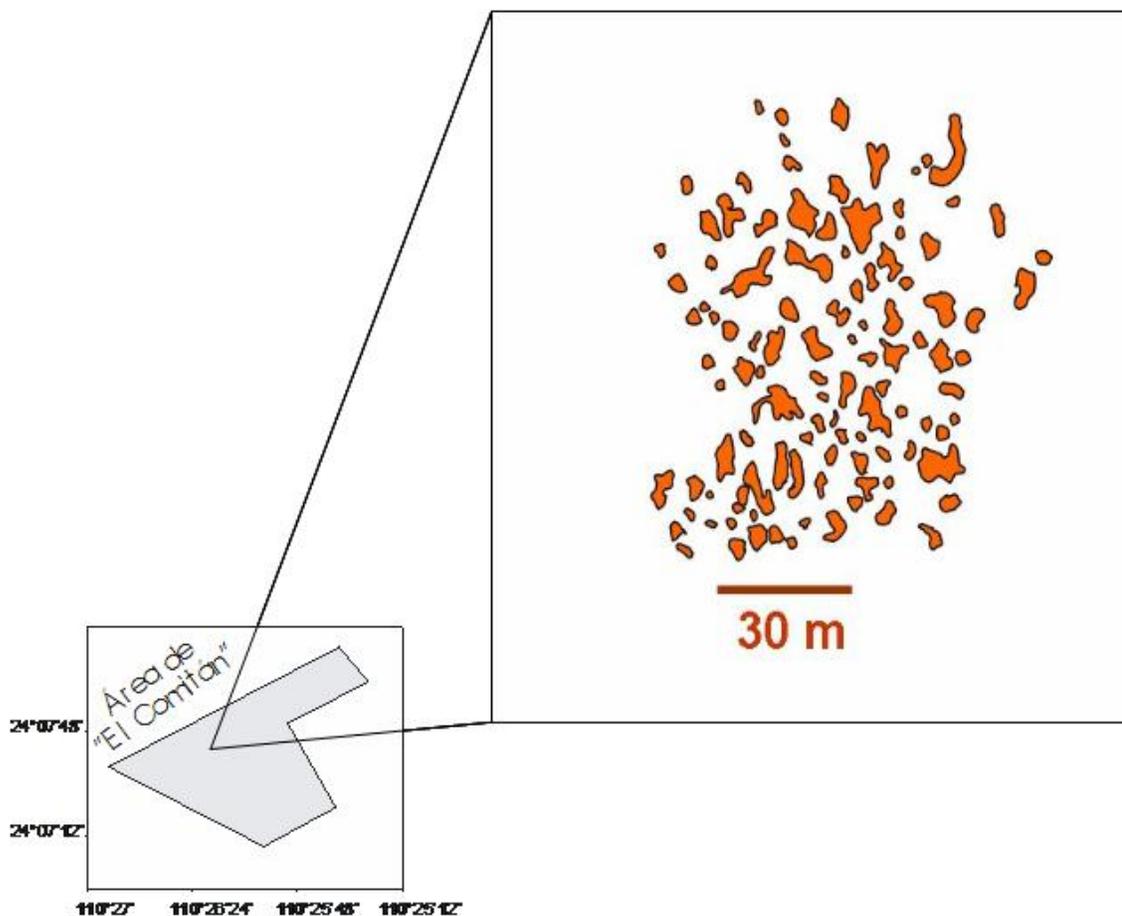


Figura 3. Ejemplo de distribución espacial de los montículos de El Comitán. Fotointerpretación de una imagen Google Earth de noviembre de 2006, 350 m de altura. No pertenece a ninguno de los sitios muestreados, sólo representa una zona donde los montículos son comunes.

5.3 Reserva El Comitán

El Predio El Comitán pertenece al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., además de ser la sede del mismo. Se dedican 115 ha del terreno a aspectos de investigación y conservación de la biodiversidad local (León de la Luz, 2002).

6. Material y métodos

6.1 Estructura de la vegetación

6.1.1 Muestreo de vegetación

Para determinar la estructura de la vegetación de los montículos se muestrearon tres parcelas de 1 000 m² (10 x 100 m) dentro del predio El Comitán, las cuales de ahora en adelante serán llamadas sitio 1, 2 y 3. La determinación del área mínima fue propuesta por León de la Luz *et al.* (1996). En las salidas preliminares se observó heterogeneidad en la vegetación del predio, por lo que se decidió muestrear zonas distintas del matorral para tener una visión más amplia y completa de cómo es la estructura de la vegetación (Figura 1). El sitio 1 formaba parte de la información sobre la comunidad vegetal de la reserva “El Comitán” con que cuenta el Herbario HCIB “Annetta Mary Carter”, del CIBNOR y es el que se encuentra más cercano a la costa. Los sitios 2 y 3 se muestrearon específicamente para este trabajo, siendo éstos los más alejados.

Los sitios de muestreo se delimitaron con una cuerda y se determinó la ubicación, el largo, ancho y alto de cada montículo. Finalmente se registró a cada una de las especies de plantas perennes allí presentes y se determinó para cada individuo su identidad taxonómica, su altura y dos diámetros de su cobertura (proyección vertical de su copa bajo la consideración que forma una elipse).

6.1.2 Componente taxonómico

Las especies se identificaron cuando fue posible *in situ*, eventualmente se colectaron ejemplares para su identificación en el herbario HCIB ya fuera por comparación con ejemplares herborizados o mediante uso de bibliografía especializada (Shreve y Wiggins, 1964, Wiggins, 1980). Los registros de campo se capturaron en una hoja de cálculo Excel. Se determinó la riqueza total de especies por sitio y por montículo.

6.1.3 Formas de vida

Por forma de vida o forma de crecimiento se entiende la forma o estructura que presenta una especie (Shreve y Wiggins, 1964), la cual es el producto de las condiciones ambientales y de las estrategias adaptativas y evolutivas de las plantas. En esta investigación se consideraron las formas de vida para todas las especies registradas y fueron determinadas con base en León de la Luz *et al.* (1996). La descripción de las características de cada forma de vida se encuentra en la Tabla I.

6.1.4 Abundancia relativa e Índice de Valor de Importancia (IVI)

Se determinó la abundancia relativa de individuos para cada una de las especies. Debido a que la importancia o dominancia se refiere en este trabajo a un grupo de mediciones a través de las cuales las especies de una comunidad puedan ser jerarquizadas y comparadas entre sitios, se determinó la importancia de las especies con base en el Índice de Valor de Importancia (IVI) (Brower *et al.*, 1990), que en este caso es una función de la abundancia, altura y cobertura relativas. Debido a que se usaron tres parámetros para su cálculo, el valor máximo que el IVI puede alcanzar por sitio es igual a tres unidades y se consideran de importancia todas aquellas

especies cuyo IVI supera el valor 0.15. El valor cuantitativo del IVI puede ser también referido como dominancia.

Tabla I. Descripción de las formas de vida para la vegetación perenne en los montículos de El Comitán (Shreve y Wiggins, 1964).

	Forma de vida	Descripción
Ar	Árbol	Planta perenne con un tallo lignificado, el cual se ramifica por arriba de la base, generalmente de más de 4 m de altura.
Ab	Arbusto	Planta perenne con el tallo lignificado, el cual se ramifica a partir de la base, generalmente de menos de 4 m de altura.
Hp	Hierba perenne	Planta con tallos no lignificados, renovables anualmente o perennes, las ramificaciones parten de una raíz subterránea, leñosa o suculenta.
Sa	Suculenta columnar	Plantas arborescentes, carnosas, cuyos tallos se encuentran ramificados.
Sc	Suculenta cespitosa	Plantas pequeñas de consistencia gruesa y carnosa que crece de forma aglomerada, con tallos individualizados a ramificados.
Sg	Suculenta globosa	Plantas de tamaño mediano, de consistencia gruesa y carnosa de forma más o menos esférica, generalmente armadas con fuertes espinas.
Sp	Suculenta platicaula o cilindrocaule	Plantas de consistencia suculentas con tallo cilíndrico o aplanado, de crecimiento arbustivo.
Sr	Suculenta arrositada	Plantas de consistencia suculenta con hojas dispuestas radialmente, con tallos erectos, decumbentes o rastreros.
Th	Trepadora herbácea	Planta de tallos largos de consistencia siempre herbácea, con estructuras de sostén, generalmente aparecen desde una raíz-tallo subterráneo leñoso a suculento, perenne.
Tl	Trepadora leñosa	Planta de tallos largos, herbáceos cuando jóvenes pero con el tiempo llegan a lignificarse, requiere del apoyo de distintos soportes.

6.2 Relaciones entre características de los montículos

6.2.1 Particularidades de los montículos

Para conocer las particularidades de las características de los montículos, se aplicaron histogramas de frecuencia para las variables área y altura de los montículos, así como a la riqueza de especies y la abundancia de individuos en los mismos, y del número de formas de vida presentes por montículo.

A partir de los histogramas se hicieron gráficos de caja (*whisker plots*) que expusieran la distribución de los datos, la ubicación de la mediana como medida de tendencia central, y la identificación de los valores extremos (Figura 4).

6.2.2 Correlaciones entre variables

Para determinar si existe relación entre riqueza específica, abundancia de especies, número de formas de vida distintas, área y altura del montículo, para la totalidad de los montículos en los tres sitios, se aplicaron pruebas de Kolmogorov-Smirnov para determinar la normalidad. Posteriormente a eso se determinaron análisis de correlación lineal de Pearson (o su equivalente no paramétrica, Spearman) entre todas estas variables (Zar, 1999).

El resultado del análisis, la r de Spearman, denota la intensidad en la covariación entre las variables que se están analizando, probadas para este trabajo a un nivel de confianza de 95%.

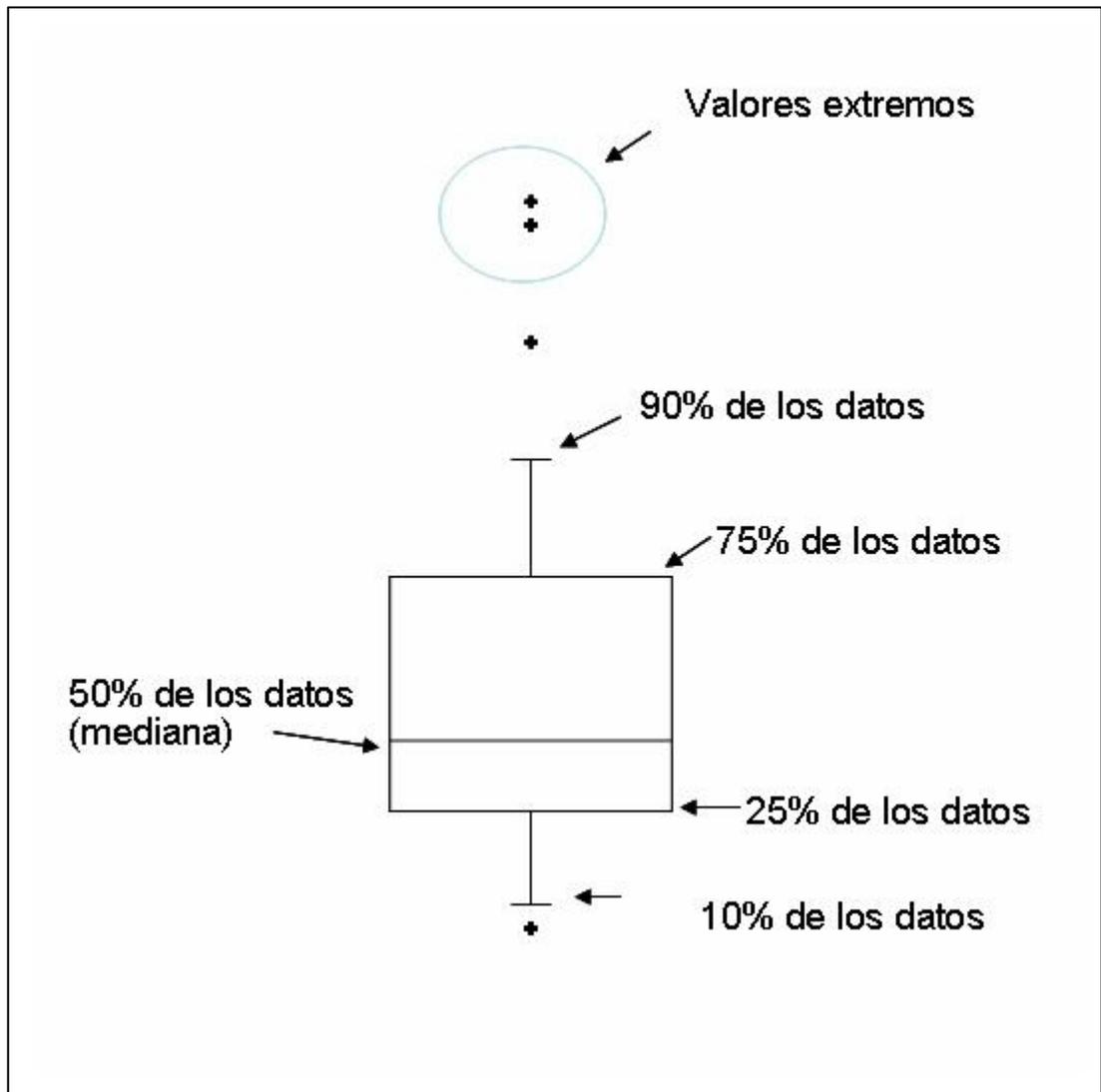


Figura 4. Representación de los elementos que conforman a una gráfica de caja (whisker plot), tales como las que serán usadas para describir a las variables de los montículos. La caja (rectángulo) contiene el 25-75 % de los datos, la línea que la atraviesa es la mediana (50%), las líneas debajo y sobre la caja marcan el 10 y 90 % respectivamente, mientras que las pequeñas cruces representan los valores extremos.

6.3 Relaciones ecológicas entre especies vegetales

6.3.1 Pruebas de independencia (χ^2)

Para determinar la existencia de relaciones ecológicas entre especies vegetales se hicieron pruebas de independencia a partir de tablas de contingencia 2 x 2, con base en la presencia-ausencia de las especies en los montículos (Figura 5).

		especie y1		
		presencia	ausencia	
especie y2	presencia	a	b	a + b
	ausencia	c	d	c + d
		a + c	b + d	
n = a + b + c + d				

Figura 5. Tabla de contingencia 2 x 2 basada en la presencia – ausencia de las especies (Legendre y Legendre, 1998).

Se calculó un coeficiente probabilístico para datos de presencia – ausencia, es decir la χ^2 (ji cuadrada) introduciendo el factor de corrección de Yates para tamaños de muestra pequeños (ecuación 1) tal y como se sugiere para los datos binarios (Legendre y Legendre, 1998).

$$\chi^2 = \frac{n \left[|ad - bc| - \left(\frac{n}{2} \right) \right]^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} \dots\dots\dots(1)$$

donde

χ^2 = es el estadístico ji cuadrada

a= número de montículos donde la especie y1 y y2 están presentes

b= número de montículos donde y1 está presente y y2 ausente

c= número de montículos donde y1 está ausente y y2 presente

d= número de montículos donde ambas especies (y1 y y2) están ausentes

n= es el número total de montículos

Los grados de libertad para esta prueba se calculan a partir de la tabla de contingencia 2 x 2, para (filas - 1) * (columnas - 1) = 1. Se consideró un nivel de confianza del 95% (Legendre y Legendre, 1998).

6.3.2 Coeficiente de Pearson (Φ)

Para conocer si la relación entre especies es positiva o negativa, en aquellos pares de especies cuya independencia no resultó ser significativa estadísticamente se calculó el coeficiente de Pearson (Legendre y Legendre, 1998). Debido a que su uso es en datos binarios es denominado coeficiente Φ (phi) (Rodríguez-Salazar *et al.*, 2001), utilizando la siguiente función (Ecuación 2):

$$\Phi = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}} \dots\dots\dots(2)$$

donde

Φ = es el coeficiente phi de Pearson

a= número de montículos donde la especie y1 y y2 están presentes

b= número de montículos donde y_1 está presente y y_2 ausente

c= número de montículos donde y_1 está ausente y y_2 presente

d= número de montículos donde ambas especies (y_1 y y_2) están ausentes

Este coeficiente denota la intensidad de la asociación (Rodríguez-Salazar *et al.*, 2001), proporcionando como resultado un valor desde -1 (asociación perfecta negativa) a +1 (asociación perfecta positiva).

6.4 Comparación de fertilidad entre suelo descubierto y en montículos

6.4.1 Muestreo de suelo

Para determinar si los montículos se comportaban como islas de recursos, se realizaron comparaciones entre características del suelo de las áreas desprovistas de vegetación con los montículos. Para ello, se seleccionaron 11 sitios al azar, en los que se muestrearon dos tipos de suelo: del montículo y del suelo descubierto.

Para cada caso se tomaron muestras de 1 kg aproximadamente de suelo superficial (0-20 cm), en bolsas de plástico etiquetadas y se trasladaron al laboratorio para su análisis.

6.4.2 Análisis de laboratorio

Las muestras de suelo se procesaron en el Laboratorio de Edafología y en el de Análisis Químico Proximal del CIBNOR. Las muestras se secaron a temperatura ambiente y se tamizaron para la obtención de la tierra fina (partículas con diámetro $<2\text{mm}$).

Se determinaron pH, conductividad eléctrica, contenido de materia orgánica, fósforo soluble, bicarbonatos, textura y nitrógeno total para cada muestra, con base en los métodos mencionados en la Tabla II.

Tabla II. Métodos empleados para los análisis de suelo.

Análisis	Técnica empleada	Autor
pH	Potenciómetro.	NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT, 2002)
Conductividad eléctrica	Electrodos.	Jackson (1958)
Contenido de materia orgánica	Método volumétrico vía húmeda	NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT, 2002)
Fósforo soluble	Adaptación a microplaca	Jackson (1958)
Carbonatos y bicarbonatos	Método Volumétrico.	Reitemeir (1943)
Textura	Bouyoucos	NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT, 2002)
Nitrógeno total	Microkjeldhal	A.O.A.C. (2005)

6.4.3 Análisis de los datos de suelo

Se aplicó la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov a cada una de las variables. La prueba t de “student” para muestras independientes y variancia heterocedástica fue aplicada para determinar si existían diferencias significativas entre los tipos de suelo para cada una de las variables que resultaran normales en la prueba previa entre los dos tratamientos, suelo descubierto y en montículo (Zar, 1999) Para las variables que no resultaron normales se aplicó la prueba de Mann Whitney (Zar, 1999).

7. Resultados

7.1 Estructura de la vegetación

7.1.1 Componente taxonómico

En el área de montículos para los tres sitios muestreados se identificaron 34 especies de plantas vasculares perennes, la mayor parte leñosas, que se integran en 30 géneros distintos y en 18 familias (Tabla III). Las familias mejor representadas son las cactáceas con 9 especies, seguidas de las euforbiáceas con 4 especies, las burseráceas y las fabáceas con 3 especies cada una.

7.1.2 Formas de vida

En esta localidad, las formas arbustivas fueron las más comunes, constituyendo el 44% de las especies registradas (Figura 6a) y el 52% de los individuos (Figura 6b). Las formas suculentas, en su mayoría cactáceas columnares, resultaron segundas en importancia y en tercer sitio las formas arbóreas (Tabla IV).

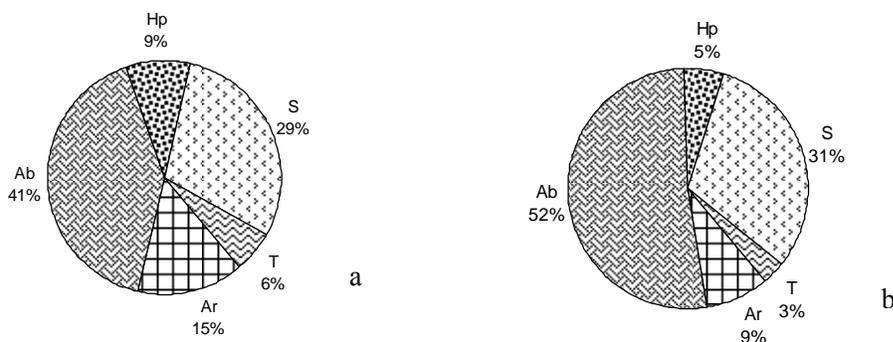


Figura 6 Proporciones de las formas de vida de las especies (a) y de los individuos (b) en los montículos en El Comitán. (Ar) Árboles, (Ab) Arbustos, Hp (Hierbas perennes), (S) Suculentas, (T) Trepadoras.

Tabla III. Listado de las especies registradas en la zona de montículos en la planicie aluvial de El Comitán. Las formas de vida corresponden a plantas perennes.

	Familia	Nombre científico	Abreviatura	Nombre común	FV
1	Agavaceae	<i>Agave datylio</i> var. <i>datylio</i>	Agda	Mezcalillo	Sr
2	Anacardiaceae	<i>Cyrtocarpa edulis</i>	Cyed	Ciruelo	Ar
3	Asteraceae	<i>Encelia farinosa</i>	Enfa	inciense	Ab
4	Burseraceae	<i>Bursera epinnata</i>	Buep	Copal	Ar
5	Burseraceae	<i>Bursera hindsiana</i>	Buhi	Copal	Ar
6	Burseraceae	<i>Bursera microphyla</i>	Bumi	Torote rojo	Ar
7	Cactaceae	<i>Lophocereus schottii</i> ssp. <i>schottii</i>	Losh	Garambullo	Sa
8	Cactaceae	<i>Pachycereus pringlei</i>	Papr	Cardón	Sa
9	Cactaceae	<i>Stenocereus gummosus</i>	Stgu	Pitaya agria	Sa
10	Cactaceae	<i>Stenocereus thurberi</i>	Stth	Pitaya dulce	Sa
11	Cactaceae	<i>Cochemia poselgueri</i>	Copo	Viejito	Sc
12	Cactaceae	<i>Mammillaria dioica</i>	Madi	Viejito	Sc
13	Cactaceae	<i>Ferocactus peninsulae</i>	Fepe	Biznaga	Sg
14	Cactaceae	<i>Cylindropuntia cholla</i>	Cych	Cholla	Sa
15	Cactaceae	<i>Cylindropuntia alcahes</i>	Cyal	Tasajillo	Sp
16	Capparaceae	<i>Capparis atamisquea</i>	Caat	Juaiven	Ab
17	Celastraceae	<i>Maytenus phyllantoides</i>	Maph	Mangle dulce	Ab
18	Cucurbitaceae	<i>Ibervillea sonora</i>	Ibso	Melón de coyote	Th
19	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia californica</i>	Euca	Liga	Ab
20	Euphorbiaceae	<i>Jatropha cinerea</i>	Jaci	Lomboy blanco	Ab
21	Euphorbiaceae	<i>Jatropha cuneata</i>	Jacu	Matacora	Ab
22	Euphorbiaceae	<i>Pedilanthus macrocarpus</i>	Pema	Candelilla	Ab
23	Fabaceae	<i>Marina paryi</i>	Mapa	-	Hp
24	Fabaceae	<i>Caesalpinia placida</i>	Capl	Barbas de gallos	Ab
25	Fabaceae	<i>Prosopis articulata</i>	Prar	Mezquite	Ar
26	Fouquieriaceae	<i>Fouquieria diguetii</i>	Fodi	Palo Adán Rojo	Ab
27	Krameriaceae	<i>Krameria paucifolia</i>	Krpa	Mezquitillo	Hp
28	Poaceae	<i>Pennisetum ciliaris</i>	Peci	Zacate Buffel	Hp
29	Rhamnaceae	<i>Condalia globosa</i>	Cogl	Palo Negrito	Ab
30	Solanaceae	<i>Lycium brevipes</i>	Lybr	Frutilla	Ab
31	Solanaceae	<i>Solanum hindsianum</i>	Sohi	Mariola	Ab
32	Sterculiaceae	<i>Melochia tomentosa</i>	Meto	Malva Rosa	Ab
33	Vitaceae	<i>Cissus trifoliata</i>	Citr	Tripa de aura	TI
34	Zygophyllaceae	<i>Larrea divaricata</i>	Ladi	Gobernadora	Ab

Formas de vida en la tabla: Ar (árbol), Ab (arbusto), Hp (hierba perenne), Sa (suculenta columnar), Sc (suculenta cespitosa), Sg (suculenta globosa), Sp (suculenta cilindrocaule), Sr (suculenta arrositada), Th (trepadora herbácea), TI (Trepadora leñosa).

Tabla IV. Formas de vida consideradas para la vegetación en montículos en la planicie aluvial El Comitán, por especies e individuos, así como para cada uno de los sitios muestreados.

		Total de especies		Número de especies		
		especies	individuos	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3
Árboles	Ar	5	43	4	3	2
Arbustos	Ab	14	260	10	9	6
Hierbas perennes	Hp	3	27	3	0	0
Suculentas	S	10	155	8	6	7
Trepadoras	T	2	16	2	1	0
Total de especies		34	501	27	19	15
Géneros		30				
Familias		18				

De igual manera, la suma individual de la cobertura de las formas arbustivas fue la que alcanzó el mayor valor, patrón que se repite en los tres sitios (Figura 7).

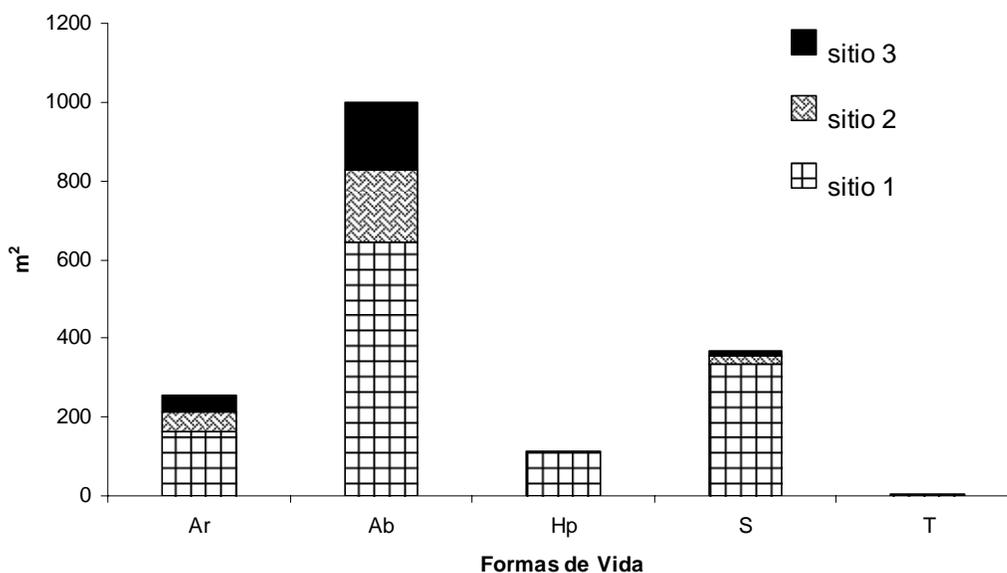


Figura 7. Cobertura en m² de las distintas Formas de Vida registradas para los 3 sitios muestreados. (Ar) Árboles, (Ab) Arbustos, Hp (Hierbas perennes), (S) Suculentas, (T) Trepadoras.

Por otra parte la mayoría de los montículos presentaron al menos una especie arbustiva. En el sitio 1, las formas arbustivas y las suculentas columnares fueron las más comunes en los montículos. Cuando éstas no estuvieron presentes las herbáceas perennes fueron quienes

constituyeron el montículo (Figura 8). En contraparte, los sitios 2 y 3 presentan una dominancia casi total de las formas arbustivas, pues en esos sitios hubo sólo un montículo que mostró ausencia de las formas arbustivas (Figuras 9 y 10).

Se registraron diferencias en cuanto al número de formas de vida para los tres sitios muestreados, mientras que para el sitio 1, más cercano a la costa, se observó mayor diversidad de formas de vida por montículo, se mostró una disminución de las mismas a través del gradiente altitudinal hacia los sitios 2 y 3, más alejados (Figura 11).

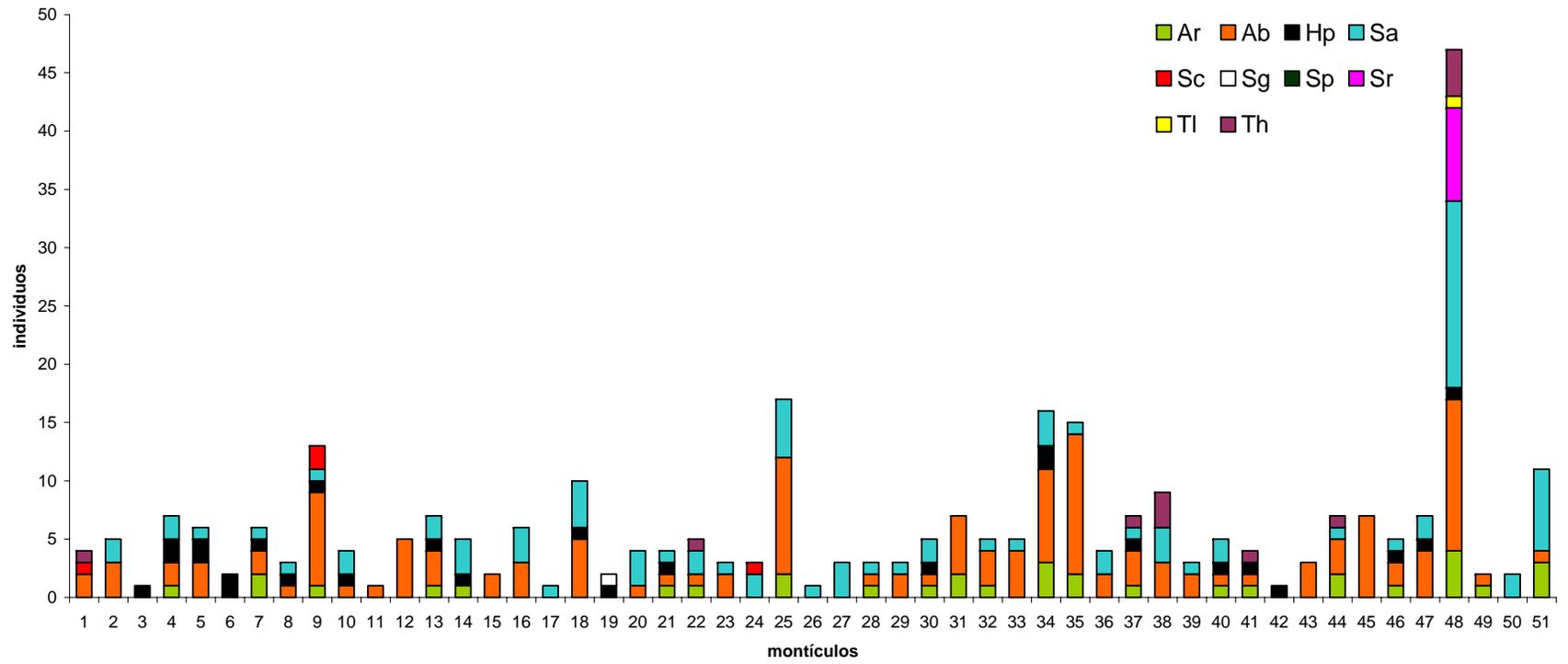


Figura 8. Formas de vida y su frecuencia para cada uno de los montículos del sitio 1.

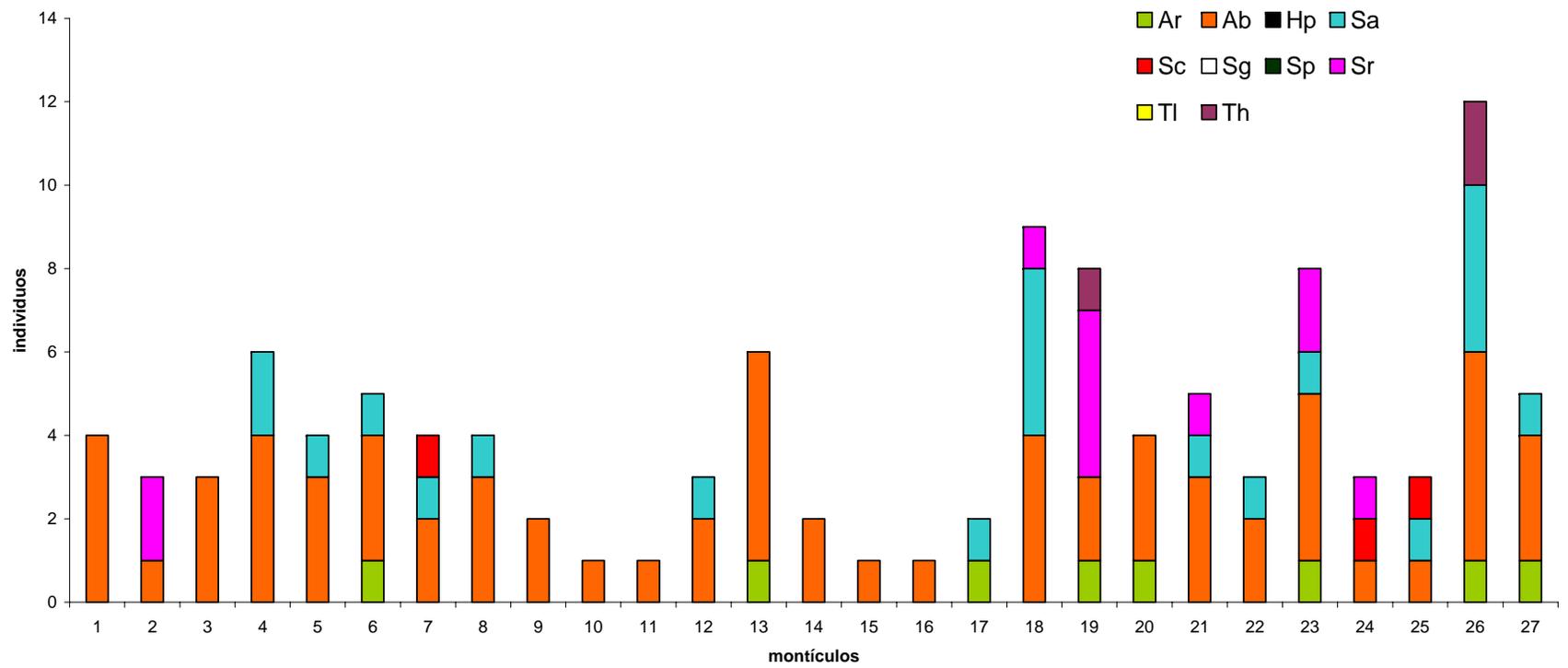


Figura 9. Formas de vida y su frecuencia para cada uno de los montículos del sitio 2.

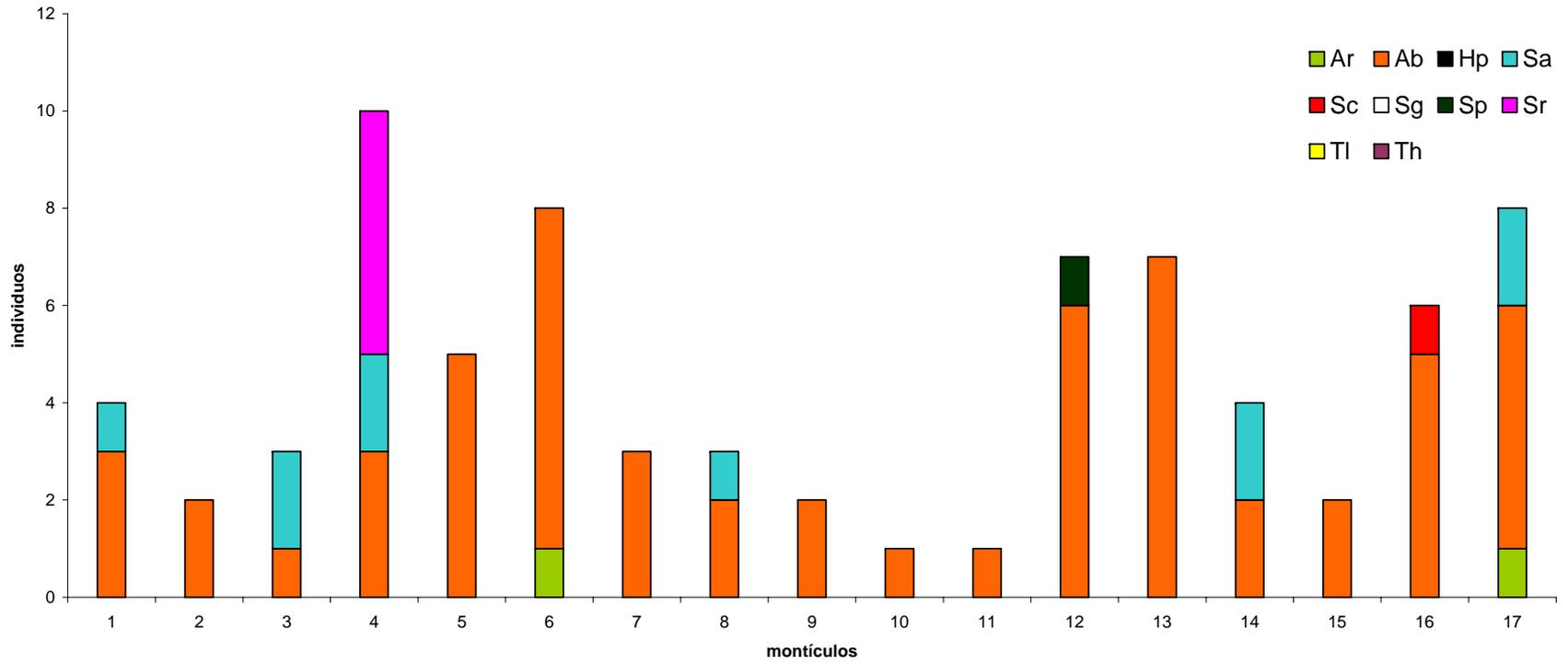


Figura 10. Formas de vida y su frecuencia para cada uno de los montículos del sitio 3.

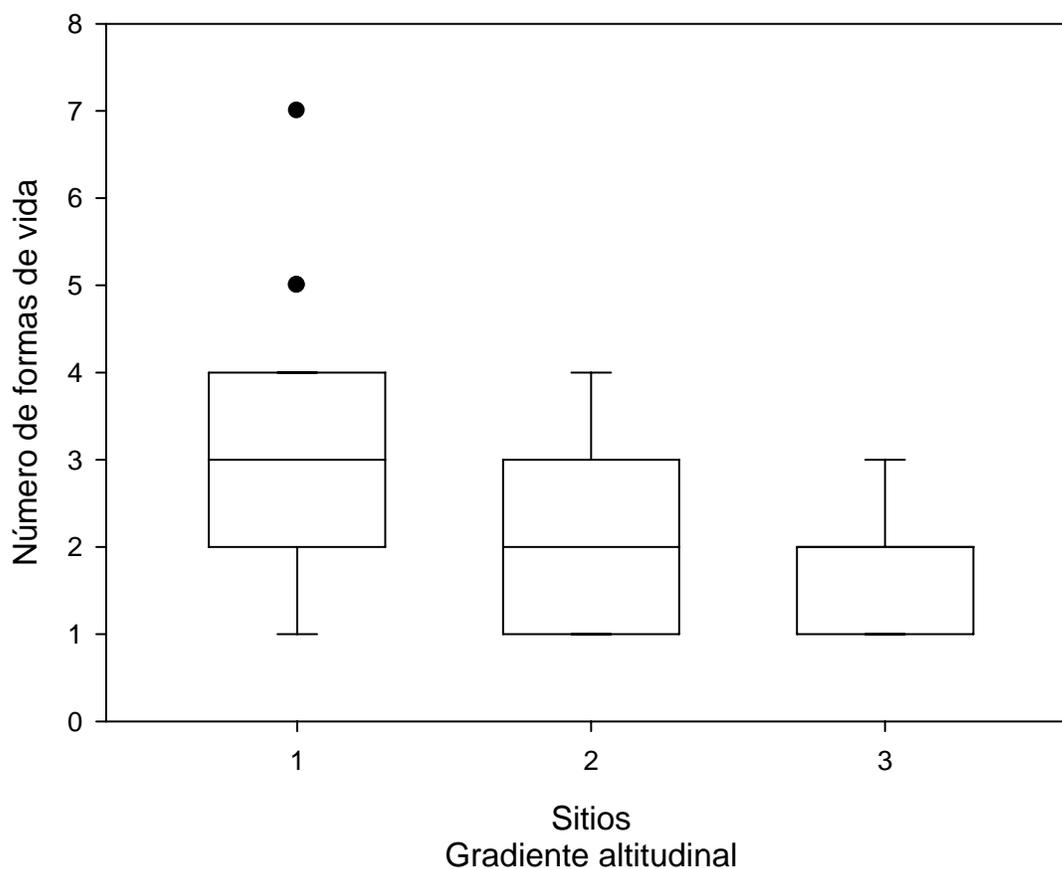


Figura 11. Comparación del número de las formas de vida a través del gradiente altitudinal para los tres sitios. Los elementos del gráfico se describen en la figura 4.

7.1.3 Abundancia relativa e Índice de Valor de Importancia (IVI)

El análisis de la abundancia relativa señaló que un total 17 especies representaron el 80% de la abundancia para cada sitio. Sólo tres de las especies fueron constantes para este parámetro en los tres sitios: la matacora *Jatropha cuneata* (Jacu), el cardón *Pachycereus pringlei* (Papr) y la pitaya agria *Stenocereus gummosus* (Stgu) (Tabla V).

Muchas de las especies que resultaron abundantes para el sitio 1 no lo fueron para el 2 y 3 y viceversa. Para los sitios 2 y 3, los más alejados de la línea de costa, *Caesalpinia placida* (Capl) fue fisonómicamente la especie más abundante, no obstante no se registró para el sitio 1. Por otra parte, la abundancia de la matorra *Jatropha cuneata* (Jacu) fue similar para los tres sitios (Figura 12).

Tabla V. Abundancia relativa para las 17 especies que representan el 80% del valor total de ese parámetro para cada uno de los tres sitios de muestreo. En negritas se resalta el valor cuando participa en ese sitio en particular.

Especie	Abundancia Relativa		
	sitio 1	sitio 2	sitio 3
Agda	0.02555911	0.0982143	0.0657895
Bumi	0	0.0446429	0
Caat	0.0830671	0	0
Capl	0	0.1964286	0.4605263
Cych	0.0734824	0.01785714	0.01315789
Cyed	0.028754	0.01785714	0.01315789
Ibso	0.0383387	0.02678571	0
Jaci	0.1214058	0.0357143	0.03947368
Jacu	0.0734824	0.0982143	0.1184211
Krpa	0.0766773	0	0
Ladi	0	0.125	0.0789474
Maph	0.0830671	0	0
Papr	0.0415335	0.0982143	0.0657895
Pema	0.02875399	0.0357143	0.02631579
Prar	0.0479233	0.00892857	0.01315789
Sohi	0	0.0357143	0
Stgu	0.1373802	0.0625	0.0394737

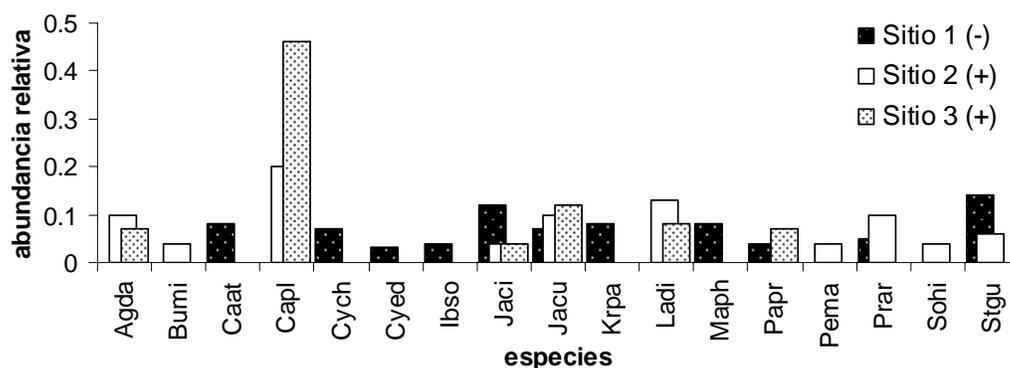


Figura 12. Abundancia relativa de 17 especies en los tres sitios de muestreo. Las especies corresponden a las que conforman el 80% de la abundancia para cada sitio.

Analizando el valor del IVI obtenido para cada especie se observó que, al igual que para la abundancia relativa, algunas especies revelaron altos valores en un sitio, aunque en otro sitio no resultaron importantes, o simplemente no estuvieron presentes o no fueron registradas en el muestreo (Tabla VI). Recordar que el valor máximo que el IVI puede alcanzar para cada sitio es tres.

Para el sitio 1 fue la pitaya Agria, *Stenocereus gummosus* (Stgu) la especie de mayor importancia de acuerdo al IVI, mientras que *Caesalpinia placida* (Capl) lo fue de los sitios 2 y 3. La única especie que fue importante para los tres sitios es la Matacora, *Jatropha cuneata* (Jacu) (Figura 13).

Tabla VI. Índice de valor de Importancia (IVI) para las 13 especies que superan el valor 0.15 para cada uno de los tres sitios de muestreo. En negrito se resalta el valor cuando participa en ese sitio en particular. El valor máximo para cada sitio es 3.

Especie	IVI		
	sitio 1	sitio 2	sitio 3
Bumi	0	0.193	0
Caat	0.275	0	0
Capl	0	0.637	1.29
Cych	0.15	0.042	0.03
Fodi	0.106	0.203	0.168
Jaci	0.363	0.136	0.121
Jacu	0.197	0.263	0.321
Krpa	0.214	0	0
Ladi	0	0.359	0.273
Maph	0.353	0	0
Papr	0.122	0.35	0.193
Prar	0.215	0.054	0.12
Stgu	0.448	0.172	0.114

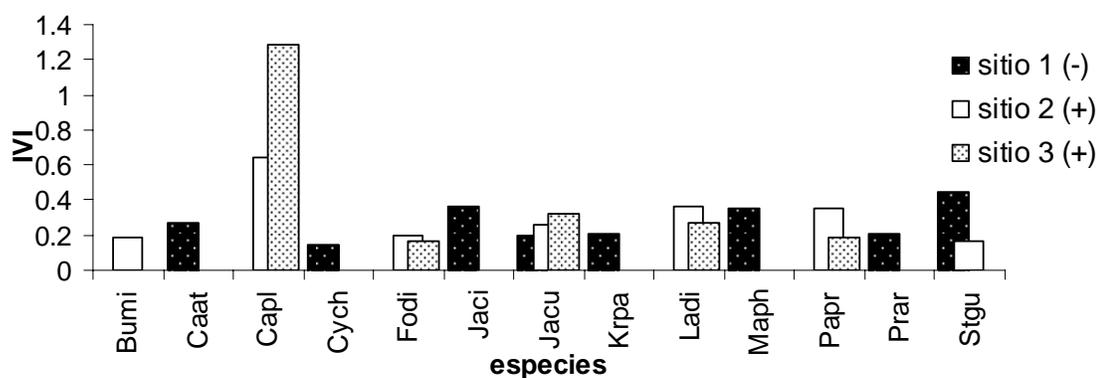


Figura 13. Valores del IVI en los tres sitios de muestreo, sólo se muestra a las especies con IVI mayor a 0.15.

7.2 Relaciones entre características de los montículos

7.2.1 Particularidades de los montículos

El 75% de los montículos muestreados en El Comitán manifestaron una superficie entre tres y ocho m². La altura sobre el nivel del suelo para el 75% de los montículos fue de entre 10 y 25 cm, donde se registraron entre tres y siete individuos, los cuales eran de 2 a 5 especies distintas y de 1 a 3 formas de vida distintos (Figura 14). La representación de los elementos para el gráfico se muestra en la figura 4 (ver apartado de Metodología).

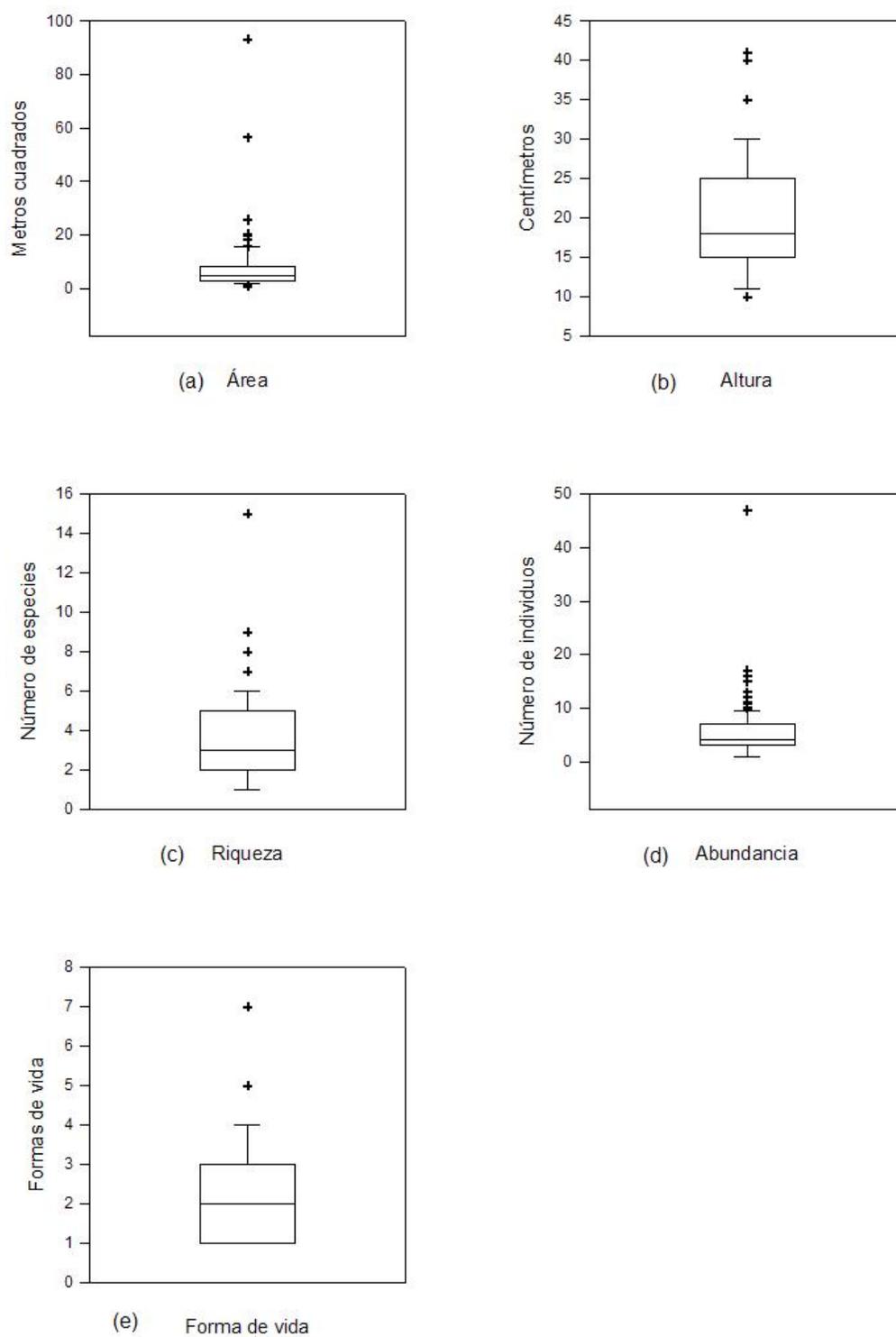


Figura 14. Gráficos de caja para las variables analizadas para los montículos: (a) área, (b) altura, (c) riqueza, (d) abundancia, (e) formas de vida. La descripción de los elementos del gráfico se encuentra en la figura 4.

El sitio 1, más cercano a la costa, presenta mayor número de montículos y tamaño de los mismos (figura 15), en comparación con los sitios 2 y 3, más alejados. Lo mismo ocurre con la superficie ocupada por los montículos en cada sitio (figura 16), y con el número de especies y de individuos (figura 17).

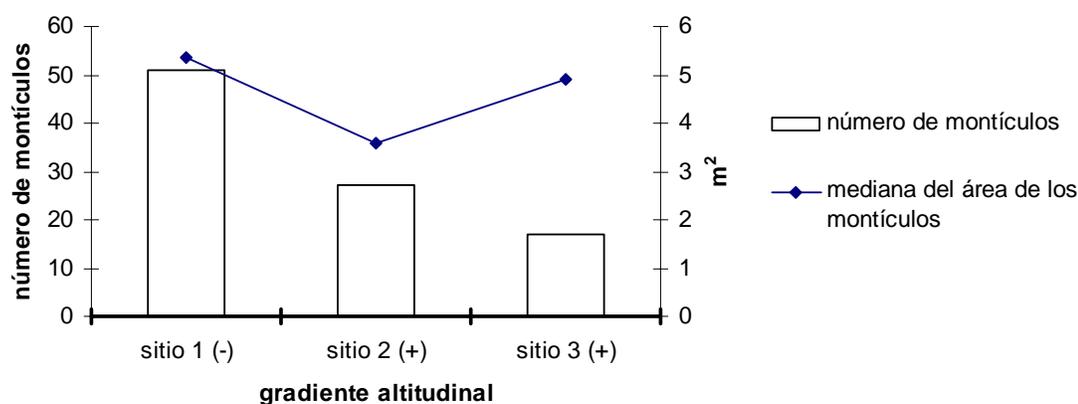


Figura 15. Comparación entre el número de montículos y la mediana del área para cada uno de los sitios

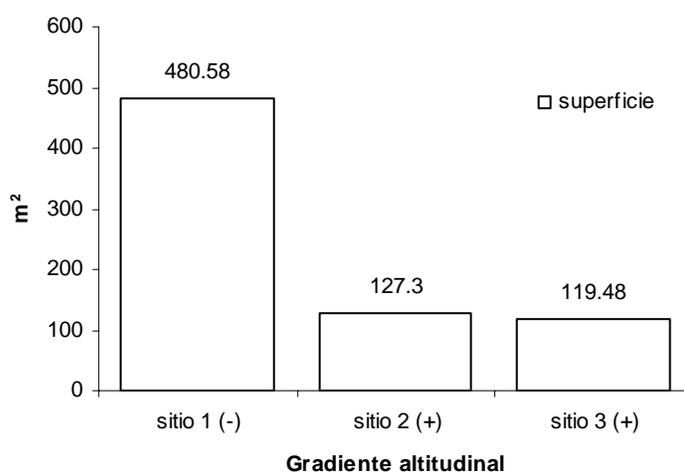


Figura 16. Superficie en m² cubierta por los montículos en los 1 000 m² que mide cada sitio muestreado.

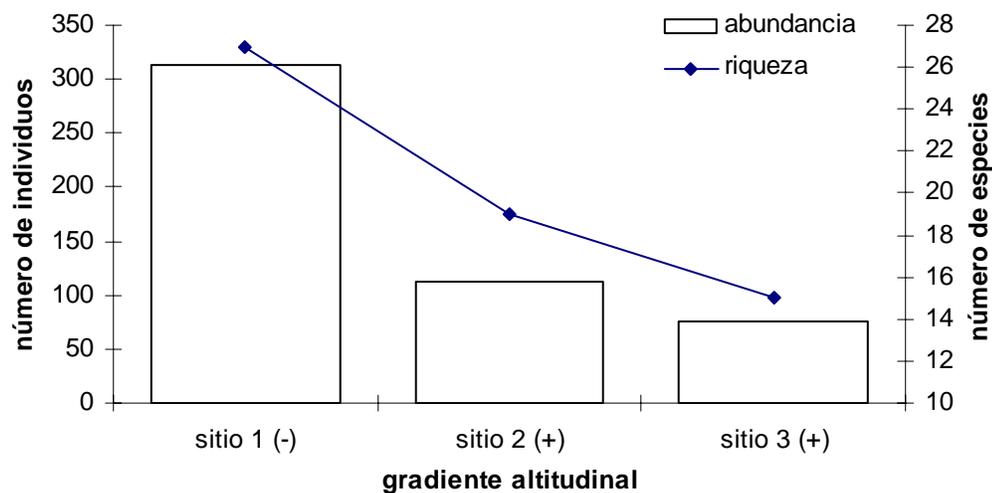


Figura 17. Comparación entre el número de individuos (abundancia) y el número de especies (riqueza) para los tres sitios.

En cada sitio muestreado, la superficie que la vegetación cubre es siempre mayor a la superficie de los montículos (Figura 18).

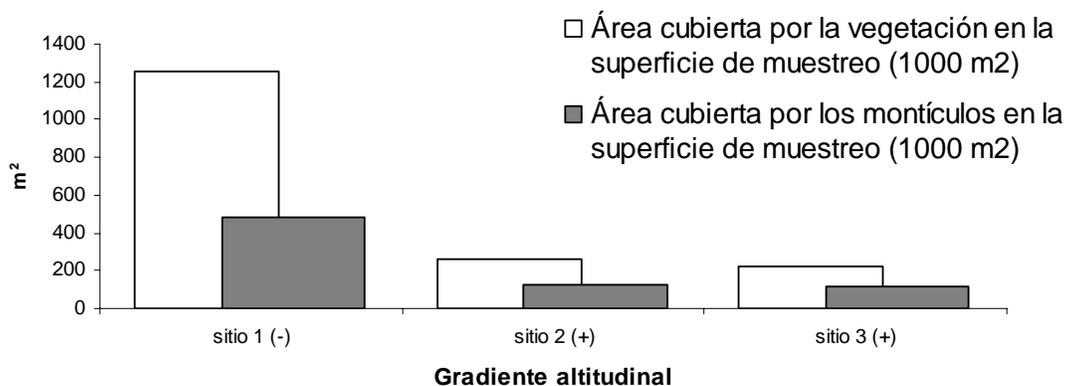


Figura 18. Comparación de la superficie cubierta por vegetación y por montículos para cada sitio.

7.2.2 Correlaciones entre variables de los montículos

Ninguna de las variables analizadas siguió una distribución normal, razón por la que se aplicaron correlaciones de Spearman. Hubo 10 combinaciones posibles entre las variables (altura y área del montículo, riqueza y abundancia de especies, y número de formas de vida). Todas, a excepción de la correlación lineal de la combinación altura – forma de vida, resultaron significativas (Tabla VII).

Tabla VII. Valor de r para las correlaciones de Spearman para las variables altura y área de los montículos, riqueza y abundancia de especies, y formas de vida. Se resaltan aquellas correlaciones que resultaron significativas al 95% de confianza.

	altura	área	riqueza	abundancia	FV
altura	*				
área	0.360336	*			
riqueza	0.213526	0.562156	*		
abundancia	0.226165	0.641964	0.907582	*	
FV	0.133848	0.41858	0.811532	0.691904	*

7.3 Relaciones ecológicas entre especies vegetales

Para el primer sitio se determinó la combinación de 351 pares de especies, de los cuales solo 39 pares presentaron co-ocurrencia significativa entre sus presencias-ausencias. Fueron descartados aquellos pares de especies en los que uno de sus componentes tuvo frecuencia igual a uno, resultando así sólo 9 pares de especies (Tabla VIII). De éstos, cinco de ellos fueron asociaciones negativas y cuatro, positivas (Figura 19).

Para el segundo sitio se determinó la combinación de 171 pares de especies, de los cuales sólo 6 pares presentaron co-ocurrencia significativa entre sus presencias-ausencias. Descartando aquellos pares de especies en los que uno de sus componentes tuviera frecuencia igual a uno, resultaron sólo 3 pares de especies (Tabla VIII). De éstos, uno de ellos resultó como asociación negativa y dos en positivas (Figura 19).

Para el sitio 3 no se registraron asociaciones vegetales que resultaran estadísticamente significativas.

Tabla VIII. Resultado de los análisis de independencia entre las presencias-ausencias para cada par de especies que no presentaron independencia significativa ($\alpha=0.05$) y cuya frecuencia fue mayor a 1. Se incluye el índice de asociación de Pearson (ϕ), donde el signo indica si la asociación es negativa o positiva. El valor de ϕ va desde -1 a +1. Se resaltan las asociaciones positivas.

	Pares de Especies	FV	χ^2	P	Phi
Sitio 1	Agda-Buhi	Sr - Ar	5.748	0.0165	-0.0285
	Agda-Cogl	Sr - Ab	5.748	0.0165	-0.0285
	Agda-Peci	Sr - Hp	5.748	0.0165	-0.0285
	Caat-Krpa	Ab - Hp	5.028	0.02494	-0.3583
	Caat-Stgu	Ab - Sa	5.028	0.02494	-0.3583
	Ibso-Jacu	Th - Ab	8.395	0.00376	0.4671
	Ibso-Prar	Th - Ar	5.528	0.01871	0.3930
	Jacu-Prar	Ab - Ar	4.417	0.03558	0.3416
	Maph-Pema	Ab - Ab	7.686	0.00556	0.4683
	Sitio 2	Bumi-Pema	Ar - Ab	6.02	0.01414
Capl-Ladi		Ab - Ab	7.727	0.0054	-0.6175
Ibso-Pema		Th - Ab	6.2	0.0127	0.6782

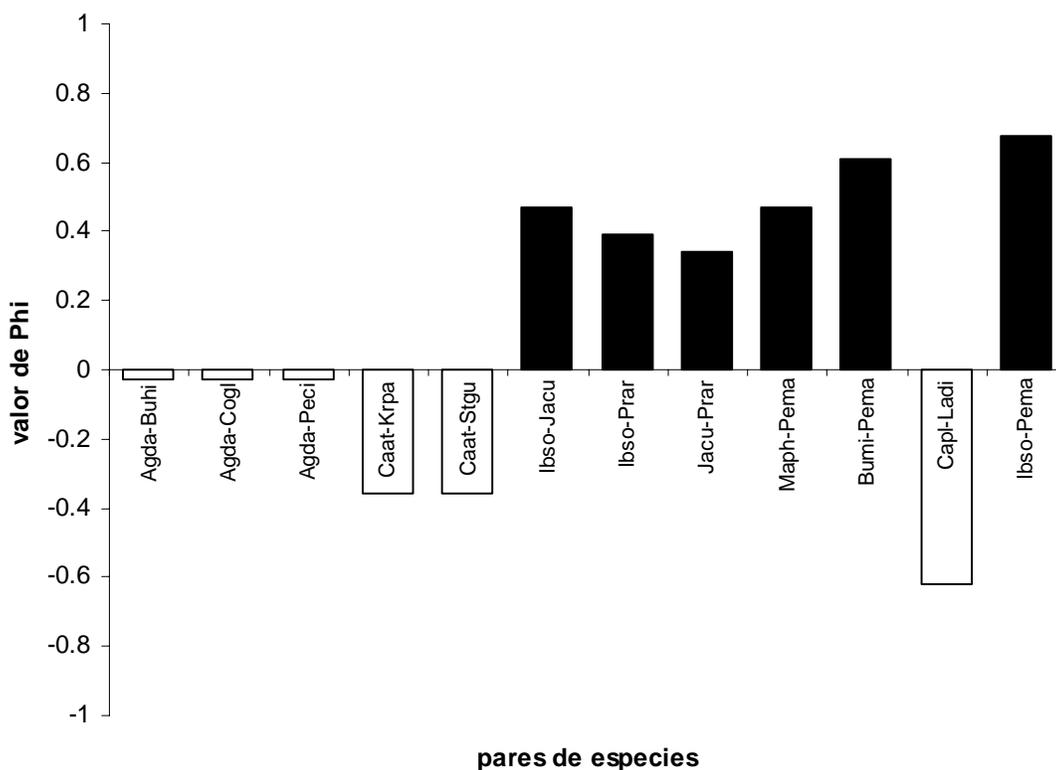


Figura 19. Asociaciones positivas y negativas para las especies de los montículos en El Comitán. Valor de phi para identificar el grado de asociación entre las especies (phi oscila entre -1 y 1) así como si las asociaciones son positivas (negro) o negativas (blanco).

7.4 Comparación de fertilidad entre suelo descubierto y en montículos

Las variables del suelo pH, bicarbonatos, textura, fósforo soluble y contenido total de nitrógeno no presentaron diferencias significativas dentro y fuera de los montículos; mientras que el contenido de materia orgánica y la salinidad (conductividad eléctrica) sí lo hicieron. (Tabla IX).

Tabla IX. Propiedades del suelo en montículo y en suelo descubierto. Los datos representan la media \pm 1 desviación estándar (n=11). Se marca con * las diferencias entre suelos (montículo y descubierto) que fueron significativas a $P<0.05$; NS, no significativo (prueba t)

variable	Suelo en montículo		Suelo descubierto		
pH (U. de pH)	8.60	\pm 0.54	8.59	\pm 0.34	NS
Conductividad eléctrica (μ S/cm)	181.94	\pm 59.55	105.77	\pm 26.18	*
Carbonatos (mg/Kg)	83.18	\pm 13.44	82.07	\pm 9.59	NS
Materia orgánica (%)	0.72	\pm 0.52	0.33	\pm 0.27	*
Arena (%)	83.76	\pm 11.44	84.97	\pm 8.50	NS
Limo (%)	12.35	\pm 5.65	12.53	\pm 7.85	NS
Arcilla (%)	10.65	\pm 7.64	10.84	\pm 7.09	NS
Nitrógeno total (%)	0.06	\pm 0.04	0.04	\pm 0.02	NS
Fósforo soluble (mg/Kg)	4.89	\pm 2.44	23.87	\pm 59.25	NS

8. Discusión

8.1 Estructura de la vegetación

8.1.1 Componente taxonómico

Un estudio florístico previo realizado en el área de estudio (León de la Luz *et al.*, 1996) estableció que en El Comitán existen alrededor de 136 especies de plantas de las cuales 41 son perennes, es decir son herbáceas y trepadoras perennes, arbustivas y arbóreas (Perea *et al.*, 2005). En los montículos, considerando sólo la vegetación perenne, se registraron 34 especies perennes, siendo las familias mejor representadas las leguminosas y las cactáceas, una combinación de éstas es la que conforma la asociación denominada cardonal (Tabla III).

Existe también el gremio de especies anuales, mismas que no fueron tomadas en cuenta para este trabajo, ya que se consideró que para los montículos, son las perennes las que de manera permanente conforman su estructura. Las especies anuales tienen un sistema radicular poco profuso y, aparentemente, poco contribuyen a mantener la estructura de los montículos; sin embargo, en su oportunidad son particularmente abundantes bajo éstos ya que este tipo de plantas prefieren crecer en la sombra que allí encuentran. Es importante mencionar que las anuales (formas herbáceas y/o efímeras) en las zonas áridas tienen un comportamiento de evasión a la temporada de mayor aridez, por lo que sólo se desarrollan al término de la respectiva estación húmeda y terminan su ciclo vital hasta un par de meses después. En la localidad básicamente se presentan dos tipos, las anuales de verano (Sep-Nov), y las de invierno (Ene-Mar) (Cruz-Estrada, 1992).

8.1.2 Formas de Vida

En comunidades desérticas, las formas arbustivas son dominantes (Tabla IV), tanto por la proporción de sus especies, por su abundancia y por la cobertura de su dosel, aspectos generales que concuerdan con lo reportado por Perea *et al.*(2005), para el mismo sitio. Otras publicaciones además resaltan a estas formas como iniciadoras de parches en zonas áridas (García-Moya y McKell, 1970; Aguiar y Sala, 1994; 1999; Bertiller *et al.*, 2004; Monroy-Ata *et al.*, 2007).

Uno de los rasgos más importantes en la conformación de los montículos en el gradiente altitudinal radica en una progresiva dominancia de las formas arbustivas conforme el sitio se eleva de la línea de costa (Figuras 8, 9, 10). Sólo para el primer sitio, cuando no se presentan formas arbustivas en el montículo (situación poco frecuente), éstos estarían conformados por la hierba perenne *Krameria paucifolia* (Krupa) y la suculenta columnar *Stenocereus gummosus* (Stgu), pero con la característica de establecerse en montículos de área pequeña, prácticamente reducidos a la proyección vertical de la cobertura de los individuos que los forman. Adicionalmente, para los otros dos sitios de muestreo, la ocurrencia de formas arbustivas en cada montículo es casi obligada.

De acuerdo a Perea *et al.* (2005), existe una mayor diversidad de formas de vida en el primer sitio y menor en los sitios alejados de la costa (Figura 11); alternativamente, esta diferencia puede explicarse en función de razones edáficas, por la presencia de una antigua terraza marina que aflora en la zona más alejada de la costa, donde el suelo es de mayor dureza o resistencia al crecimiento de raíces y por consecuencia el establecimiento de los vegetales tiene más presión

de selección que en los sitios donde esta no existe o se encuentra a mayor profundidad desde la superficie.

8.1.3 Abundancia relativa e Índice de Valor de Importancia (IVI)

En El Comitán se observa también heterogeneidad en la abundancia y la importancia de las especies vegetales registradas (Figuras 12 y 13). Mientras que algunas especies tienen un valor de IVI alto para un sitio, en el otro pueden tener un valor sensiblemente más bajo o incluso ni siquiera haber sido registradas en el muestreo, hecho que soporta la hipótesis de la conformación en “parches” de la vegetación de las zonas áridas, hecho ampliamente reportado para comunidades tropicales y boscosas en el planeta. Además, se ha considerado que en comunidades áridas, la distribución de las especies es muy sensible a cambios en el ambiente, particularmente al edáfico (Kikkawa, 1974). Sin embargo existen especies que son constantes en los distintos sitios, tanto en abundancia como en importancia, tal es el caso de la Matacora, *Jatropha cuneata* (Jacu), el Cardón, *Pachycereus pringlei* (Papr) y la pitaya agria, *Stenocereus gummosus* (Stgu).

El valor del IVI depende del balance entre las variables elegidas para conformarlo, es decir, si una especie es numéricamente abundante pero posee escasa cobertura, su valor de IVI puede ser inferior comparada con otras numéricamente escasas pero con alto nivel de cobertura. La pitaya agria (Stgu), cacto suculento columnar de brazos largos y torcidos, si bien se encontró en los tres sitios, fue la especie más relevante del primero. Para los otros dos sitios la especie más importante fue la leguminosa *Caesalpinia placida* (Capl) seguida por la gobernadora, *Larrea divaricata* (Ladi), ambas formas arbustivas y de dosel semejante.

8.2 Características de los montículos

8.2.1 Particularidades de los montículos

De acuerdo con la revisión que Aguiar y Sala (1999) realizan acerca de la estructura en parches en las zonas áridas del mundo, los montículos de El Comitán pertenecen a la clasificación de parches en *spot* o “leopardo”, es decir parches de vegetación densa de forma circular irregular, isodiamétrica, de tamaño variable que puede ir de 1 m hasta poco menos de 100 m de diámetro (Figura 3). Este tipo de parches de vegetación están reportados para muchas regiones de Norteamérica y Sudamérica. De esta última, es en la Patagonia en donde además de parches de vegetación se han descrito montículos de suelo (Rostagno *et al.*, 1991), en los que no se toma en cuenta el área del montículo sólo la altura, por lo que no se cuenta con esa información para efecto de comparaciones.

En El Comitán la mayoría de los montículos cubren una superficie entre 3 y 8 m² (Figura 14), pero en los datos registrados sobresalen algunos valores extremos, como un montículo de 93 m², la cual es una condición poco común en el sitio. Esta fue también la razón por la que se escogió a la mediana como medida de tendencia central que representara la realidad, ya que los promedios se veían afectados por los valores extremos. Los montículos de gran tamaño manifiestan una condición especial en el sitio, que puede ser resultado del desarrollo de la unión de pequeños montículos, debido a la escorrentía y la erosión diferencial, para formar uno más grande, o de manera contraria, que sea un montículo que se haya protegido de la erosión por algún tipo de barrera, por ejemplo un cardón o un árbol derribado, y haya tenido oportunidad de crecer a ese tamaño.

Rostagno *et al.* (1991), en la Patagonia, encontraron montículos de hasta 50 cm de altura, es decir semejantes a los de El Comitán (Figura 14), y establecieron que entre más alto fuera un montículo éste sería de mayor edad, lo que no tiene mucha consistencia con otros autores como Parsons *et al.* (1992) y con el presente trabajo, ya que la altura puede estar en función de la pendiente del sitio, la actividad de la fauna, o de la escorrentía del flujo del agua y la capacidad de agregación de partículas del suelo que tenga la planta. Al igual que Parsons *et al.* (1992) se considera en este trabajo que la altura no es una variable confiable para determinar la edad de los montículos, sino que ésta tendrá que ver más con la cobertura vegetal o el área basal a la que está asociado o el montículo.

La suma de la cobertura de cada una de las plantas que lo conforman resulta mayor al área ocupada por el montículo, lo cual se explica por el patrón de estructura vertical de la vegetación, donde unas plantas se desarrollan bajo el dosel de otras, superponiendo su respectiva cobertura (Figura 18).

8.2.2 Acerca de las correlaciones

De todas las correlaciones calculadas la que presentó valores r más bajos, aunque significativa, fue la altura de montículo con el resto de las otras variables. Esta se podría considerar como una evidencia más que señala a la altura como una variable poco confiable para determinar edad en los montículos (Tabla VII). El valor r más alto en las correlaciones se obtuvo entre el área del montículo y la abundancia de plantas, en otras palabras, es directamente proporcional o covarían de la misma manera, por tanto es evidencia de que el montículo requiere un mayor número de individuos para aumentar su área.

Los datos analizados sugieren una tendencia al crecimiento en el área de los montículos a través del tiempo, entendiendo por ello el aumento en la superficie al reclutar más individuos. Otra evidencia de esta tendencia se encuentra en la correlación significativa entre el área del montículo y el número de formas de vida presentes en ellos, lo que sugiere una tendencia hacia la complejidad. El montículo presenta esta tendencia de desarrollo hasta que los vegetales que lo constituyen, o al menos dominantes, por alguna razón se debiliten y mueran. En el apartado 8.4.1 se discutirá más extensamente.

8.3 Relaciones ecológicas entre especies

8.3.1 Interacciones negativas

Las pruebas de independencia y los coeficientes de asociación aplicados en este trabajo sirvieron para identificar asociaciones positivas y negativas entre especies de plantas perennes en los montículos de El Comitán (Tabla VIII; Figura 19). Whittaker (1975) señala que las asociaciones negativas pueden implicar que cualquiera de las especies involucradas excluya a la otra por algún efecto o que las dos especies tengan distintos requerimientos ambientales, o bien incluso el hecho de que no presentarse juntas puede deberse al azar. Debido a lo anterior es que, aún cuando la prueba de independencia indica significancia (es decir, dependencia) para pares de especies con un valor de Φ (phi) negativo, no se cuenta con recursos estadísticos para determinar si dicha interacción entre las especies es debida a la competencia o al azar.

Analizando los pares de especies que presentaron valor negativo en cuanto al coeficiente phi de Pearson, resalta que las asociaciones en las que participa el Mezcalillo, *Agave datylio* var. *datylio* (Agda), tienen un valor muy bajo (Tabla VIII), lo que señala la debilidad de la

asociación y que podría sugerir que aunque resultaron significativas, dichas interacciones negativas son debidas a la distribución azarosa de esas especies.

Otras interacciones negativas de mayor valor ocurren entre el Juaiven, *Capparis atamisquea* (Caat), y el Mezquitillo, *Krameria paucifolia* (Krpa) (Tabla VIII), las cuales comparten una fisonomía similar, extendida y muy ramificada, pese a que el Juaiven es un arbusto y el Mezquitillo, una hierba perenne. El Juaiven también tiene interacción negativa con la Pitaya agria (Stgu). Al parecer la cobertura vegetal es lo que podría sugerir una relación de competencia. Al Juaiven también se le encuentra formando montículos mono-específicos de uno o varios individuos, de la misma manera que sus supuestas competidoras (Krpa y Stgu).

Una de las interacciones cuyo valor de phi fue de los más altos, es entre *Caesalpinia* (Capl) y la Gobernadora, *Larrea divaricaria* (Ladi) (Tabla VIII), las especies más importantes de la zona más abierta del matorral. De nuevo es la forma de vida, muy similar entre ellas, la que sugiere la interacción negativa entre estas especies.

8.3.2 Interacciones positivas

Whittaker (1975) también menciona que las interacciones positivas entre especies pueden implicar que las especies se relacionen por interdependencia, o porque responden de manera similar a las diferencias en pequeña escala que existen en la comunidad.

Las pruebas realizadas fueron sensibles para registrar la necesidad que tienen las trepadoras como el Melón de coyote, *Ibervillea sonora* (Ibso) de crecer sobre otras plantas. Ya que se trata de una trepadora herbácea, no va a matar a la planta que la soporta. En este caso las

especies con las que se relaciona de manera positiva son la Matacora (Jacu), el Mezquite, *Prosopis articulata* (Prar) y la Candelilla, *Pedilanthus macrocarpus* (Pema). En los montículos de El Comitán existe otra especie trepadora, *Cissus trifoliata* (Citr), la cual se registró sólo una vez y no pudo ser tomada en cuenta para el análisis de asociación.

La Matacora (Jacu), y el Mezquite (Prar) al parecer tienen un valor positivo de phi (Tabla VIII) por responder de manera similar al ambiente, además de tratarse de especies comunes y abundantes en el matorral. Por otra parte la Candelilla (Pema) presentó valores altos y positivos de phi (Tabla VIII) al encontrar refugio bajo la sombra de especie como el Mangle Dulce, *Maythenus phyllantoides* (Maph) y el Torote Rojo, *Bursera microphylla* (Bumi), que son plantas de gran tamaño en cuanto a la cobertura y sombreado que proveen.

8.3.3 Las asociaciones vegetales en el matorral sarcocaulé

No se obtuvo consistencia en las asociaciones de plantas para los distintos sitios, lo que se explicaría con los resultados de Monroy-Ata *et al.* para parches de vegetación (2007), en este caso los montículos, sobre la gran variabilidad que existe entre ellos; cada uno tiene su propia dinámica y no es unidireccional con el resto del paisaje (Aguar y Sala, 1999).

Respecto a este tema se observa que se asocian especies que son dominantes o importantes en el matorral con otras que lo son en menor grado, pero no necesariamente son las mismas de manera constante, por lo que se puede sugerir que las asociaciones no son específicas sino que están relacionadas con la manera en que las especies de plantas pioneras son capaces de

modificar el entorno y hacerlo más atractivo para otras especies, o incluso son debidas a razones de oportunidad (Callaway, 1995).

Para los montículos de El Comitán no puede hablarse de una especie vegetal que actúe de facilitadora, más bien son varias que actúan de manera directa e indirecta en el establecimiento de otras especies. Se trata de especies de formas arbustivas y arbóreas de familias como las leguminosas (Mesquite, *Caesalpinia*), las cactáceas (Cardón, Pitayas, Chollas) Euforbias (Lomboy, Matacora) y torotes que son dominantes en el matorral de El Comitán (Figuras 12 y 13).

Tomando en cuenta lo expuesto por Callaway (1995), para efectos de este trabajo la manera directa en que las plantas dominantes en los montículos facilitan a otras especies es mediante el incremento de la disponibilidad de sombra, el mejoramiento del ambiente a través de la reducción en la temperatura debido a esta sombra y modificando las características del sustrato con un aumento en la materia orgánica (Tabla IX). De manera indirecta, la planta facilitadora proporciona protección contra herbivoría y favorece el desarrollo de organismo benéficos, micorrizas por ejemplo, tal y como lo señalan Monroy-Ata *et al.* (2007).

Las especies anuales, no consideradas para esta investigación, también se benefician de la facilitación que ocurre en los montículos. Estas plantas, descritas anteriormente, necesitan del resguardo de los montículos donde las especies facilitadoras a través de su sombra las protegen de las temperaturas altas extremas y reducen la pérdida de agua (Callaway, 1995).

Cabe señalar que, el nodricismo entre leguminosas y cactáceas (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991) no fue un objetivo específico de esta investigación por lo que los datos tomados fueron de todos los individuos, la mayoría adultos, y no se hizo un muestreo selectivo de individuos jóvenes o de plántulas establecidas, que serían los indicados para requerir de una nodriza. Además, como explican algunos autores, las interacciones positivas pueden ocurrir en el establecimiento de las plántulas en las proximidades de una especie facilitadora cuando no significa una amenaza para ellas y posteriormente, esta interacción puede convertirse en competencia una vez que la especie facilitada ha crecido lo suficiente para competir por recursos (Aguiar y Sala, 1994; Callaway, 1995; Graff *et al.*, 2007).

8.4 Las islas de recursos

8.4.1 ¿Son los montículos islas de recursos?

Anteriormente se ha hablado extensamente de los montículos, sus características y las especies de plantas que los conforman. Los análisis de suelo elaborados para este trabajo intentaban responder si los montículos actúan como una isla de recursos.

Existen trabajos como los de García-Moya y McKell (1970), Carrillo-García *et al.* (2000), Pugnaire *et al.* (1996), que han descrito islas de recursos sin la acumulación obligada de suelo formando montículos; otros como Parsons *et al.* (1992) en los que existen montículos sin necesidad de ser isla de recursos; y por último, algunos trabajos como los de Rostagno *et al.* (1991), Aguiar y Sala (1994), Sala y Aguiar (1996) en los que los montículos son identificados como islas de recursos.

Para efectos de esta investigación, de las nueve variables de suelo comparadas, sólo dos resultaron ser significativamente distintas entre el suelo descubierto y en montículo: la salinidad (conductividad eléctrica) y el contenido de materia orgánica (Tabla IX).

La mayor concentración de sales solubles en los montículos, medida a través de la conductividad eléctrica, puede ser explicada como el resultado de la acumulación de la hojarasca o *litter*, la cual al descomponerse lixivia las sales hacia el suelo tal y como proponen Rostagno *et al.* (1991). Aunado a lo anterior, las zonas descubiertas entre los montículos se encuentran más vulnerables a los lavados debidos a la esorrentía del agua, perdiendo de esta manera las sales solubles y arrastrándolas hacia los mismos montículos, sitios de acumulación tal como lo exponen García-Moya y McKell (1970).

El mayor contenido de materia orgánica en los montículos, en contraste con las áreas adyacentes desprovistas de vegetación, puede explicarse: (1) por la producción de hojarasca por los componentes del montículo, que se acumula y mineraliza *in situ*; (2) por la actividad de la fauna, con el consecuente depósito de desechos orgánicos de los alimentos, cadáveres y heces, y (3) por la eliminación y transporte de los nutrientes en las áreas desnudas por el lavado, y su posterior depositación en los montículos (García-Moya y McKell, 1970).

Con respecto a la distribución del nitrógeno bajo el dosel de ciertas especies arbustivas, en este trabajo no se encontraron diferencias en cuanto a la cantidad de nitrógeno total dentro y fuera de los montículos de suelo, lo que puede explicarse por la cercanía que existe entre los montículos. Mientras que en trabajos como Pugnaire (1996) y García-Moya y McKell (1970), los arbustos son escasos y los espacios bajo la cobertura de los mismos están separados entre sí,

en El Comitán las formas arbustivas son muy abundantes, la cobertura vegetal es mayor y los espacios bajo esta cobertura son más cercanos entre sí. Lo anterior se relaciona con lo reportado por García-Moya y McKell (1970) con respecto a que la distribución del nitrógeno parece seguir la distribución de las raíces y en El Comitán los sitios descubiertos están desprovistos de vegetación pero no de raíces: las plantas crecen sobre los montículos, pero sus raíces no están de manera exclusiva directamente bajo de ellas, sino que pueden extenderse mucho más allá de los límites del montículo. Este comportamiento de las raíces es una adaptación de las plantas en zonas áridas para poder disponer de manera rápida y efectiva del agua que de manera escasa se deposita en la superficie del suelo (lluvia ligera, condensación matutina, etc.), recurso de baja disponibilidad e impredecible en este tipo de ambientes (Evenari, 1985).

Rostagno *et al.* (1991) realizaron un estudio con montículos en la Patagonia, los cuales son de características similares a los de esta investigación, pero los autores sí encontraron diferencias en cuanto al contenido de nitrógeno. Con respecto a eso, Bertiller *et al.* (2004), mencionan que los valores de nitrógeno en el suelo producto de la mineralización están estrechamente relacionados con la humedad edáfica, por lo que en condiciones de escasa humedad las diferencias entre la cantidad de nitrógeno pueden resultar no significativas entre parches de vegetación y el suelo descubierto. Esta podría ser otra razón, además de la distribución de las raíces, ya que el muestreo se llevó a cabo a finales de enero, cuando la humedad no es muy abundante. Podría decirse entonces, que las diferencias en cuanto al contenido de N que se encuentran en los sitios con vegetación dispersa, no se hallan en aquellas partes donde la vegetación está asociada en parches muy cercanos entre sí.

Con todo lo comentado, los montículos de El Comitán pueden considerarse islas de recursos, ya que se trata de parches que actúan como sitios factibles para el establecimiento de vegetación, en cuyas características edáficas existen diferencias con respecto al suelo desnudo que los hacen más propicios para el establecimiento de las plantas y en cuya dinámica la facilitación entre especies vegetales juega un papel importante en el establecimiento de nuevos individuos y en consecuencia en el crecimiento del montículo. Kruckeberg (1969) describió las ventajas que estos micrositios ofrecen a la vegetación, y que crean diferencias locales en la distribución de las especies.

8.4.2 Formación de las islas de recursos

Sala y Aguiar (1996) proponen un modelo del ciclo formación/destrucción de parches que, adaptado al matorral sarcocaulé de los montículos de El Comitán, se explica a continuación.

Existen arbustos de especies dominantes que germinan, se establecen y conforme crecen modifican las condiciones ambientales circundantes facilitando el establecimiento de otras especies vegetales. Esa es la fase de construcción, al mismo tiempo, la especie dominante y los nuevos individuos actúan como agentes de resistencia a la escorrentía laminar formando el montículo. El montículo formado con su respectiva vegetación asociada funciona como una isla de recursos, un sitio propicio para nuevos vegetales, y atractivo para la fauna, brindándole beneficios de diferente clase.

Las especies facilitadoras mueren por causas naturales en tiempo variable, dependiendo de la especie que se trate y del número de individuos que hayan colonizado el montículo, iniciándose

entonces la degradación del montículo por la ausencia de las ventajas brindadas por dicha especie. Las especies que permanecen en el montículo empiezan a competir por la desaparición de las condiciones de facilitación. La pérdida gradual de agentes de resistencia permite la erosión a través de los escurrimientos hasta que el montículo desaparece.

Existen causas exógenas (fuego, plagas, disturbios de la fauna) y endógenas (debilitamiento, muerte de las especies protectoras) que pueden disturbar a los montículos y hacerlos desaparecer. Aguiar y Sala (1999) proponen que son las causas endógenas las que predominan.

8.5 Contribución de la fauna en la dinámica de los montículos

La cantidad de semillas y plántulas reclutadas disminuye conforme aumenta la distancia desde la vegetación de los montículos y tienen una baja densidad en el suelo descubierto, tal como señalan Aguiar y Sala (1994).

Aguiar y Sala (1999) señalan que en los parches tipo spot o leopardo, como los montículos de El Comitán, la distribución y concentración de las semillas se relaciona de manera directa con el viento y la fauna (remoción y dispersión).

En la planicie aluvial existen algunas investigaciones acerca del consumo y remoción de semillas por parte de la fauna. El contenido de madrigueras del ratón *Chaetodipus rudinoris* analizado por Álvarez-Castañeda *et al.* (2005), revela que esta especie de roedor se alimenta o al menos transporta semillas, en distintas proporciones, de una gran variedad de especies (Tabla X). Si bien principalmente son semillas de cactáceas abundantes como *Cylindropuntia cholla* y

Pachycereus pringlei, en el listado también se encuentran semillas de especies arbustivas como *Krameria paucifolia*, *Larrea divaricata* y *Prosopis articulata*, de importancia relevante en la dinámica de los montículos.

Tovar-Gerardo (1999), al revisar las semillas en las excretas de varias especies de aves, reportó que el 79% de éstas son de cactáceas, principalmente pitahayas (*Stenocereus spp.*). Por otra parte, (Anguiano, 1996) es su tesis acerca del comportamiento de dos especies de aves, el Güiribo y la Matraca (*Toxostoma cinereum* y *Campylorhynchus bunneicapillus*), registró el forrajeo de éstas sobre distintas especies de plantas, siendo la principal el Cardón, *P. pringlei* (Tabla X).

Con lo anterior se puede elucidar que las semillas de cactáceas son las más consumidas tanto por roedores como por aves, siendo las especies más relevantes: cardón, cholla y pitahayas (Tabla X). Sin embargo los roedores tienen una variedad más amplia de especies de las cuales remueven semillas, por lo que podría pensarse que participan más activamente en la dinámica de los montículos de suelo modificando los patrones de riqueza de especies, diversidad y productividad tal como lo señala Cameron (2000).

Tabla X. Especies de plantas reportadas como parte de la alimentación para roedores (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2005) y aves (Anguiano, 1996; Tovar-Gerardo, 1999) para el predio El Comitán. La tercera columna indica si la especie figura como especie importante según el IVI.

Especie vegetal	Roedores	Aves	IVI
<i>Bursera microphyla</i>	*	*	*
<i>Cenchrus palmeri</i>	*		
<i>Condalia globosa</i>		*	
<i>Cylindropuntia cholla</i>	*		*
<i>Fouquieria diguetii</i>		*	*
<i>Ibervillea sonora</i>	*		
<i>Krameria paucifolia</i>	*		*
<i>Larrea divaricata</i>	*		*
<i>Lycium brevipes</i>	*		
<i>Mammillaria dioica</i>		*	
<i>Pachycereus pringlei</i>	*	*	*
<i>Pennisetum ciliaris</i>	*		
<i>Prosopis articulata</i>	*		*
<i>Ruellia peninsularis</i>	*		
<i>Stenocereus gummosus</i>		*	*
<i>Stenocereus thurberi</i>		*	
<i>Zizyphus obstusifolia</i>		*	

Los roedores son capaces de crear sitios favorables para la germinación, remover semillas y transportarlas y, en contraste, Cameron (2000) menciona que también pueden afectar a la vegetación a través de disturbios causados por la creación de madrigueras y la herbivoría de plántulas establecidas. Si esto es así, entonces los roedores tendrían aportaciones tanto positivas como negativas hacia los montículos.

9. Conclusiones

1. Las especies registradas en este trabajo en los montículos de El Comitán corresponden al grupo representativo del matorral sarcocaula, la vegetación más característica de la Península de Baja California. Las formas de vida arbustivas son las dominantes.
2. Las especies más importantes en los montículos de El Comitán son de acuerdo al IVI: *Jatropha cuneata*, *J. cinerea*, *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus gummosus*, *Caesalpinia placida* y *Larrea divaricata*. (Ver Tabla VI y figura 13).
3. Los montículos de El Comitán pueden ser clasificados como parches tipo *spots* o de “leopardo”, pequeños, de forma isodiamétrica, automantenidos por viento y fauna.
4. El área de los montículos es directamente proporcional al número de individuos vegetales que contiene, por lo que necesita de un mayor número de individuos para incrementar su área hasta que las especies relevantes mueren: a partir de entonces el montículo entra en fase de decadencia hasta su desaparición.
5. El área es una variable confiable para determinar la edad de los montículos.
6. Se propuso un modelo de formación de los montículos como islas de recursos para el matorral sarcocaula: los arbustos de las especies dominantes crean condiciones adecuadas para el establecimiento de otras especies, formando al mismo tiempo el montículo por la agregación de suelo. El montículo actúa como isla de recursos hasta que las especies facilitadoras mueren y se inicia su degradación.
7. Entre las especies vegetales arbustivas registradas en los muestreos, no se determinaron interacciones negativas y positivas específicas consistentes, lo cual permite sugerir que el agrupamiento de especies tiene un componente aleatorio.

8. Los resultados sugieren que varias especies arbustivas y arbóreas de familias como las leguminosas (Mesquite, *Caesalpinia*), las cactáceas (Cardón, Pitayas, Chollas) Euforbias (Lomboy, Matacora) y torotes, que son dominantes en el matorral de El Comitán, actúan como las principales especies facilitadoras de montículos.
9. Las diferencias en la salinidad (conductividad eléctrica) y el contenido de materia orgánica entre el suelo en montículo y el suelo descubierto permiten identificar a los montículos como islas de recursos.

10. Literatura citada

- A.O.A.C. 2005. Official methods of analysis. Association of Analytical Chemists. 18. Arlington, Virginia, USA. pp.
- Aguiar, M. y O. Sala. 1994. Competition, facilitation, seed distribution, and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70:26-34
- Aguiar, M. y O. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14(7):273-277.
- Alcaraz-Melendez, L. y B. Ayala-Rocha. 1985. Análisis Edafológico del Comitán, Baja California Sur. Uso y Preservación de los Recursos Biológicos Marinos y de Zonas Áridas, La Paz, B.C.S., México. CIBNOR, Universidad agrícola de Suecia. 214 pp.
- Álvarez-Castañeda, S. T., P. Cortés-Calva y M. R. Vázquez. 2005. Structure and contents of burrows of the pocket mouse (*Chaetodipus ruidinoris*) near La Paz, Baja California Sur, Mexico. En: S.-C. V. y M. R.A. Contribuciones matozoológicas en homenaje a Bernardo Villa. Instituto de Ecología, UNAM; CONABIO. México, D.F: 706 p pp.
- Anguiano, F. 1996. Ecología reproductiva y métodos de forrajeo de *Toxostoma cinereum* (Xantus de Vasey) y *Campylorhynchus brunneicapillus* (Lafresnaye) en el matorral sarcocaula de la Región del Cabo, B.C.S., México. Universidad nacional Autónoma de México, Maestría. 98 pp.
- Bertiller, M. B., A. J. Bisigato, A. L. Carrera y H. F. Valle. 2004. Estructura de la vegetación y funcionamiento de los ecosistemas del Monte Chubutense. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 39(3-4):139-158.
- Brower, J. E., J. H. Zar y V. E. C.N. 1990. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Pub. 3. Dubuque, Iowa. 237 pp.
- Brown, J. H. y B. A. Harney. 1993. Populations and community ecology of hetromyid rodents in temperate habitats. En: H. H. Genoways and J. H. Brown. Biology of heteromyidae. Special Publications American Society of Mammalogist **10**: 1-719 pp.
- Brown, J. H., R. O.J. y D. D.W. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:201-227.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz y M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18(3):119-125.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61(4):306-349.

- Callaway, R. M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112(2):143-149.
- Cameron, G. N. 2000. Community Ecology of Subterranean Rodents. En: E. A. Lacey, J. L. Patton and G. N. Cameron. *Life Underground. The biology of subterranean rodents*. The University of Chicago Press. Chicago, USA: 449 pp.
- Campos, C. y R. Ojeda. 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments* 35:707-714.
- Carrillo-García, A., Y. Bashan, E. Díaz-Rivera y G. J. Bethlenfalvay. 2000. Effects of resource-island soils, competition, and inoculation with *Azospirillum* on survival and growth of *Pachycereus pringlei*, the Giant Cactus of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 8(1):65-73.
- Carrillo-García, A., J. L. León de la Luz, Y. Bashan y G. J. Bethlenfalvay. 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 7(4):321-335.
- Coleman, D. C., D. A. J. Crossley y P. F. Hendrix. 2004. *Fundamentals of soil Ecology*. Elsevier Academic. second edition. USA. 386 pp.
- Colinvaux, P. 1993. *Ecology 2*. Joh Wiley & sons, Inc. USA. 688 pp.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization *American Naturalist* 111(982):1119-1144.
- Cruz-Estrada, M. 1992. Ecología y evaluación del efecto de la temperatura en la germinación de plantas anuales en un área árido-tropical de Baja California Sur, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. Licenciatura. pp.
- Evenari, M. 1985. *Hot desert and arid shrublands*. Elsevier. Amsterdam. pp.
- García-Moya, B. y C. M. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51:81-88.
- García -Moya, B. y C. M. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51:81-88.
- García, E. (1973). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpenn para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana, Instituto de Geografía de la UNAM: 246.
- Garner, W. y Y. Steinberger. 1989. A proposed mechanism for the formation of "Fertile Islands" in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environments* 16:257-262.
- Graff, P., M. Aguiar y E. Chaneton. 2007. Shift in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology* 88(1):188-199.

Gutiérrez-Ramos, A. y S. T. Álvarez-Castañeda. 1999. Seed removal by heteromyd rodents in three habitats of tropical Mexico. En: P. F. Follot and A. Ortega-Rubio. Ecology and Management of forests, woodlands, and shrublands in the dryland regions of the United States and México: Perspectives of the 21th century. University of Arizona CIBNOR: 211-222 pp.

Hammond, E. H. 1954. A geomorphic study of the Cape Region of Baja California. University of California Press. Berkeley. 94 pp.

Hernández, H. 2006. La vida en los desiertos mexicanos. Fondo de cultura económica. México, D.F. 188 pp.

Herrera, C. M. y P. Jordano. 1981. Prunus mahaleb and Birds: The High-Efficiency Seed Dispersal System of a Temperate Fruiting Tree Ecological Monographs 51(2):203-218.

INEGI (1981). Carta de Uso de Suelo y Vegetación 1:100 000. Hoja La Paz, Secretaría de Programación y Presupuesto, Dirección General de Geografía del Territorio Nacional, México.

INEGI (1981). Carta Edáfica 1:1 000 000. Hoja La Paz, Secretaría de Programación y Presupuesto, Dirección General de Geografía del Territorio Nacional, México.

Jackson, M. L. 1958. Soil chemical analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliff, N.J. 145-200 pp.

Kikkawa, J. 1974. Comparison of avian communities between wet and semiarid habitats of eastern Australia. Aust. Wildland Res. 1:107-116.

Kruckeberg, A. R. 1969. Soil diversity and the distributions of plants, with examples from western North America. Madroño 20(3):129-154.

Legendre, P. y L. Legendre. 1998. Numerical Ecology. Elsevier. second. Amsterdam, Netherlands. 853 pp.

León de la Luz, J. L. 2002. "Zona de Reserva Ecológica e Investigación El Comitán." from <http://www.cibnor.mx/colecciones/reserva/ereserva.html>.

León de la Luz, J. L., R. Coria-Benet y M. Cruz-Estrada. 1996. Fenología floral de una comunidad árido-tropical de Baja California Sur, México. Acata Botánica Mexicana 35:45-64.

León de la Luz, J. L., J. Pérez-Navarro y A. Breceda. 2000. A transitional xerophytic tropical plant community of the Cape Region, Baja California. Journal of Vegetation Science 11(4):555-564.

Medel-Narvaez, A., J. L. León de la Luz, F. Freaner-Martinez y F. Molina-Freaner. 2006. Patterns of abundance and population structure of *Pachycereus pringlei* (Cactaceae), columnar cactus of the Sonoran Desert. Plant Ecology 187:1-14.

- Miles, J. 1985. The pedogenic effects of different species and vegetation types and the implications of sucesions. *Journal of Soil Science* 36:571-584.
- Monroy-Ata, A., J. Estevez-Torres, R. García-Sánchez y R. Ríos-Gómez. 2007. Establecimiento de plantas mediante el uso de micorrizas y de islas de recursos en un matorral xerófilo deteriorado. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80(suplemento):49-57.
- Muller, C. 1953. The association of desert annuals with shrubs. *American Journal of Botany* 40:53-60.
- Murray, B. y C. Dickman. 1994. Granivory and microhabitat use in Australian Desert rodents: are seeds important? *Oecologia* 99:216-225.
- Parsons, A., A. Abraham y R. Simanton. 1992. Microtopography and soil surface materials on semi-arid piedmont hillslopes, southern Arizona. *Journal of Arid Environments* 22:107-115.
- Perea, M. C., E. Ezcurra y J. L. L. d. I. Luz. 2005. Functional morphology of a sarcocaulous desert scrub in the bay of La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Journal of Arid Environments* 62(3):413-426.
- Pugnaire, F., P. Hasse y J. PuigdeFábregas. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.
- Reitemeir, R. F. 1943. Semimicroanalysis of Saline Soil Solutions. *Industrial & Engineering Chemistry Analytical Edition* 15:393-402.
- Rodríguez-Salazar, M., S. Á. Hernández y E. Bravo-Núñez. 2001. Coeficientes de asociación. Plaza y Valdés Editores. México, D.F. 168 pp.
- Rostagno, C. M., F. F. d. Valle y L. Videla. 1991. The influence of shrubs on some chemical and physical properties of an aridic soil in north-esatern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 20:179-188.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México. 432 pp.
- Sala, O. y M. Aguiar. 1996. Origin, maintenance, and ecosystem effect of vegetation patches in arid lands. *Proceedings Vth International Rangeland Congress, Salt Lake City, Utah*. 29-32 pp.
- SEMARNAT, 2002. *Norma Oficial Mexicana*. NOM-021-RECNAT-2000. Diario Oficial de la Federación. 31/12/2002. 2º sección. México. 1-75
- Shreve, F. y I. L. Wiggins. 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press. California, USA. 1685 pp.
- Tovar-Gerardo, A. R. 1999. Colocación de perchas en áreas desmontadas del matorral sarcocaulo de Baja California Sur: una evaluación experimental de su efecto en las aves

dispersoras de semillas con fines de restauración. Facultad de ciencias. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C. licenciatura. 89 pp.

Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, M. Nuñez, G. Barnard y E. Vázquez. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2:15-20.

Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79:961-971.

Whitford, W. 2002. *Ecology of Desert Systems*. San Diego Academic Press. 343 pp.

Whittaker, R. 1975. *Communities and Ecosystems*. Macmillan Publishing. second. New York, USA. 385 pp.

Wiggins, I. L. 1960. The origins and relationships of the land flora. The biogeography of Baja California and adjacent seas. Part III. Terrestrial and fresh water biotas. *Syst.Zoll.* 9:148-165.

Wiggins, I. L. 1980. *Flora of Baja California*. Stanford University Press. Stanford, California. 1025 pp.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall Inc. 4th edition. Englewood Cliffs, N.J. 663 pp.