UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES

GERMINACIÓN, FACILITACIÓN Y COMPETENCIA ENTRE PLANTAS DEL NORESTE DE MÉXICO Y SU RELACIÓN CON LA FILOGENIA

POR

JONATHAN JESÚS MARROQUÍN CASTILLO

COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS CON ORIENTACIÓN EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

JUNIO, 2018

GERMINACIÓN, FACILITACIÓN Y COMPETENCIA ENTRE PLANTAS DEL NORESTE DE MÉXICO Y SU RELACIÓN CON LA FILOGENIA

Aprobación de Tesis:

Director

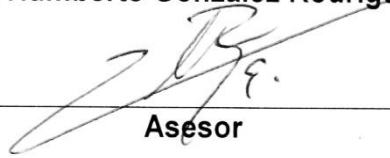
Dr. Enrique Jurado Ybarra

Codirector

Dra. Marisela Pando Moreno

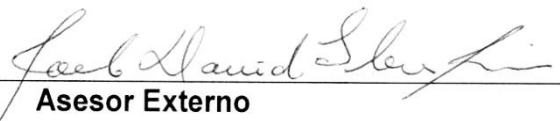
Asesor

Dr. Humberto González Rodríguez



Asesor

Dr. Eduardo Alanís Rodríguez



Asesor Externo

Dr. Joel Flores Rivas

JUNIO, 2018

Manifiesto que la presente investigación es original y fue desarrollada
para obtener el grado de
Doctor en Ciencias con Orientación en Manejo de Recursos Naturales,
donde se utiliza información de otros autores
se otorgan los créditos correspondientes.

M. C. Jonathan Marroquín C.

AGRADECIMIENTOS

Mi más sentido agradecimiento a todas y cada una de las personas que directa e indirectamente participaron en la elaboración y enriquecimiento de este documento, pues sin su valiosa colaboración, hubiese sido imposible concluirlo.

De igual manera al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por brindarme la oportunidad de participar como becario para la realización de esta tesis en el proyecto: Germinación, facilitación y competencia entre plántulas del noreste de México bajo cambio climático inducido y su relación con la filogenia (Convocatoria CB2015, Proyecto 0255453), cuyo responsable es el Dr. Enrique Jurado Ybarra.

Atentamente

Jonathan Marroquín C.·.

DEDICATORIA

"Porque no es nada mío, es todo tuyo, Señor, porque no es nada de nadie"

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y a la Facultad de Ciencias Forestales - UANL por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de Doctorado.

A mi comité de tesis: Dr. Enrique, Dra. Marisela, Dr. Humberto, Dr. Eduardo y Dr. Joel, por ayudarme a enriquecer el presente trabajo, por siempre estar en la mejor disposición de ayudar, aún y cuando su agenda se los impedía. Agradecer de manera infinita la disponibilidad de realizar las correcciones, observaciones y sugerencias pertinentes de mi trabajo de tesis, y por sobretodo, estar ahí para escucharme.

A Juanito, Alejandro, Renata, David, Flor y Gaby por su apoyo en la toma de datos y por acompañarme en varias ocasiones a campo, a realizar parte del presente trabajo de investigación.

Y por sobretodo, mi ***familia***.

A mi esposa ***Celeste*** por su apoyo y compresión, sobre todo por ser la autora principal de mis dos obras maestras, mis dos artículos científicos más invaluables, mi hijas, ***Azul*** que inicio conmigo esta aventura del Doctorado, y luego vino a unirse ***Lilah***. ¡Gracias colores favoritos!

A mi **madre**, Sra. Evelia y mi **padre** Sr. Felipe y **hermana** Giovana, por siempre estar ahí, apoyando.

Contenido

RESUMEN ..... **ii**
ABSTRACT ..... **iii**
ÍNDICE DE TABLAS ..... **iv**
ÍNDICE DE FIGURAS ..... **v**
1. INTRODUCCIÓN **6**
1.1 Objetivos **10**
1.1.1 Objetivo General 10
1.1.2 Objetivos Específicos 10
2. Capítulo 1: ¿Los vecinos más cercanos de las plantas son filogenéticamente distantes? Una prueba en tres tipos de vegetación en el Noreste de México **11**
2.1 Resumen 11
2.2 Introducción 12
2.3 Materiales y Métodos 15
2.4 Resultados 19
2.5 Discusión 25
3. Capítulo 2: Emergencia, supervivencia y biomasa de plántulas será mayor en plantas filogenéticamente distantes y menor con parientes cercanos **29**
3.1 Resumen 29
3.2 Introducción 30
3.3 Materiales y Métodos 33
3.5 Resultados 38
3.6 Discusión 46
5. CONCLUSIONES **50**
6. BIBLIOGRAFÍA **52**

RESUMEN

Las interacciones de las plantas influyen en la distribución de las especies en un ecosistema. Estas interacciones pueden estar relacionadas con la filogenia, porque los parientes cercanos pueden separarse debido a una competencia más fuerte. Los rasgos físicos como el tamaño también pueden influir en la distribución de las especies. La germinación y el establecimiento de plántulas pueden verse de igual manera condicionadas a la relación filogenética entre ellas establecida, la germinación es la etapa más vulnerable en el ciclo de vida de las especies vegetales. Después de las condiciones ambientales, un factor importante es la competencia donde germinan las semillas. La relación filogenética puede influir en la competencia. Se ha determinado que la mayoría de las semillas germinan muy cerca de la planta madre, esto genera competencia por el recurso. Sucede lo contrario en especies que son consumidas y dispersadas lejos de la planta madre, esto facilitaría la germinación al no competir por los mismos recursos, ya que compiten con especies no emparentadas. En la presente investigación de probó si los individuos de especies filogenéticamente distantes se crecen más que los filogenéticamente más cercanos, en el Matorrales Desértico Micrófilo, Bosque de Pino-Encino y Matorral Espinoso Tamaulipeco en el Noreste de México. También se estudió la correlación del diámetro de la corona de la planta con la distancia a las plantas vecinas para ver si el tamaño de la planta influía en la distancia a los individuos vecinos. Se determinó si la germinación, sobrevivencia y crecimiento de plántulas de especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco es mayor creciendo con especies no emparentadas y menor cuando crece con especies filogenéticamente cercanas. En cuanto a La filogenia no se correlacionó con la distancia física entre las plantas. El diámetro de la corona se correlacionó con la distancia al vecino más cercano solo en el Matorral Desértico Micrófilo. Nuestra hipótesis de una mayor distancia física entre especies estrechamente relacionadas no fue respaldada por nuestros resultados, y se encontró lo contrario para el 20% de las especies estudiadas. En lo referente a la germinación, se registró la emergencia (salida de la plántula de la superficie del suelo) el número de días en emerger. A los 30 días se evaluó sobrevivencia, longitud y peso de tallo y raíz. De las trece especies estudiadas, todas emergieron en al menos una de las repeticiones. Solamente se analizaron los datos de nueve especies, que tuvieron una emergencia superior al 30%. Bajo las condiciones estudiadas, las especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco germinaron, sobrevivieron y crecieron de igual forma con o sin competencia, la relación filogenética no influyó en la competencia. El peso de las plántulas a 30 días de su germinación, estuvo correlacionado con el peso de las semillas para todas las especies.

ABSTRACT

The interactions of plants influence the distribution of species in an ecosystem. These interactions may be related to phylogeny, because close relatives may be separated due to stronger competition. Physical features such as size can also influence the distribution of species. The germination and establishment of seedlings can be seen in the same way conditioned to the phylogenetic relationship between them established, germination is the most vulnerable stage in the life cycle of the plant species. After the environmental conditions, an important factor is the competition where the seeds germinate. The phylogenetic relationship can influence the competition. It has been determined that most seeds germinate very close to the mother plant, this generates competition for the resource. The opposite happens in species that are consumed and dispersed far from the mother plant, this would facilitate germination by not competing for the same resources, since they compete with unrelated species. In the present investigation, we tested whether individuals of phylogenetically distant species are closer than the phylogenetically closest ones, in Microphyllus Desert Scrubland, Pine-Oak Forests and Tamaulipan Thornscrub in northeastern Mexico. The correlation of the diameter of the crown of the plant with the distance to the neighboring plants was also studied to see if the size of the plant influenced the distance to neighboring individuals. It was determined if the germination, survival and growth of seedlings of Tamaulipas thorny scrub is greater growing with unrelated species and lower when it grows with phylogenetically close species. As for phylogeny, it did not correlate with the physical distance between the plants. The diameter of the crown correlated with the distance to the nearest neighbor only in the Microphyllus Desert Scrubland. Our hypothesis of a greater physical distance between closely related species was not supported by our results, and the opposite was found for 20% of the species studied. With regard to germination, the emergence (seedling exit from the soil surface) of the number of days to emerge was recorded. After 30 days survival, length and weight of stem and root were evaluated. Of the thirteen species studied, all emerged in at least one of the repetitions. Only data from nine species were analyzed, which had an emergency higher than 30%. Under the studied conditions, Tamaulipan Thornscrub germinated, survived and grew in the same way with or without competition, the phylogenetic relationship did not influence the competition. The weight of the seedlings 30 days after germination was correlated with the weight of the seeds for all the species.

ÍNDICE DE TABLAS

Cuadro		Página
1	Especies y sitios de estudio y vista vertical de los tipos de vegetación.	15
2	Correlación del coeficiente de Pearson para las especies estrella y sus vecinos más cercanos de Matorral Espinoso Tamaulipeco, Matorral Desértico Micrófilo y Bosque de Pino-Encino en NE México. Se estudiaron cinco especies en cada comunidad.	22
3	Distancia media filogenética (millones de años) y física (cm) entre las especies estudiadas de Matorral Espinoso Tamaulipeco, Matorral Desértico Micrófilo y Bosque de Pino-Encino en NE México.	23
4/1	Listado de especies del MET con las que se realizaron los ensayos de germinación (la clave se usará para abreviar el nombre de la especie en el resto del texto).	36
5/2	Porcentaje de emergencia y sobrevivencia, longitud, biomasa y días en emerger de las especies estudiadas. Las letras diferentes indican diferencias entre columnas ($P< 0.05$). * Especies excluidas por tener < 30% de germinación transcurridos los 30 días. ** Datos tomados de Jurado et al. 2001.	39
6/3	Porcentaje de emergencia de las especies estudiadas, las letras a y b representan diferencias entre las combinaciones por líneas. Solo se registran datos de las nueve especies que mostraron una emergencia igual o mayor al 30 por ciento.	42
7/4	Porcentaje de sobrevivencia de las especies estudiadas, la letras a y b representan diferencias entre las combinaciones por líneas.	43
8/5	Longitud de tallo y raíz de las especies estudiadas, la letras a y b representan diferencias entre las combinaciones por líneas.	44
9/6	Peso de tallo y raíz de las especies estudiadas, las letras a y b representan diferencias entre las combinaciones por líneas.	45

10/7 Días en emerger de las especies estudiadas, la letras a y b representan diferencias entre las combinaciones por líneas. 47

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura **Página**

1 Figura 1. Índice de correlación de Pearson (r = 0.385 P = 0.0002) entre la distancia del ancestro común y la distancia de las plantas vecinas más cercanas (las que tocan coronas) para BPE (círculos rellenos, r = 0.14, P = 0.068), MDM (cuadrados abiertos, r = 0.15, P = 0.060) y MET (triángulos rellenos, r = 0.12, P = 0.130), con 5 estrellas de especies para cada comunidad vegetal. 21

2 Índice de correlación de Pearson (r = 0.94 P = 0.0004) entre el diámetro de la copa y la distancia a los tallos de todas las plantas vecinas (aquellas con copas) para el BPE (círculos rellenos, r = 0.36, P = 0.548), MDM (cuadrados abiertos, r = 0.971, P = 0.0058) y MET (triángulos rellenos, r = 0.421, P = 0.0480), había cinco especies para cada comunidad de plantas. 25

3/1 Ubicación del MET de la Facultad de Ciencias Forestales en Linares, Nuevo León. 35

4/2 Correlación de peso de la semilla (Jurado et al., 2001) y peso del tallo y raíz. Especies con semillas de mayor peso tienden a desarrollar mayor biomasa, al menos a los 30 días de emerger. 46

1. INTRODUCCIÓN

Comprender el funcionamiento de los ecosistemas y cómo pueden cambiar bajo presiones naturales o antropogénicas es uno de los desafíos más importantes que enfrentan los ecólogos (Spitz et al., 2014), más aún cuando existe un rápido declive de la biodiversidad (Roscher et al., 2012).

Las interacciones entre las especies son una parte principal de los mecanismos que rigen la respuesta de las comunidades vegetales a los cambios ambientales (Goldberg, 1996; Brooker, 2006), existiendo un balance entre las interacciones positivas o negativas. Si el balance neto es positivo la interacción es de facilitación, y si este es negativo, de competencia (Armas y Pugnaire, 2005).

Gran parte de los modelos de interacción se centran en la competencia (Wilson, 1991), hoy en día se reconoce la importancia ecológica de las interacciones positivas entre plantas, las cuales, toman mayor relevancia en zonas de ambientes extremos (Armas et al., 2011; Pistón et al., 2015). Es necesario tener en cuenta que las interacciones entre las especies son altamente específicas (Callaway, 1995), lo cual induce a pensar que los diferentes rasgos ecológicos de las especies que interactúan (Gross et al., 2009) o su similitud filogenética (Valiente-Banuet y Verdú, 2013) son factores fundamentales que afectan al resultado de estas interacciones.

La germinación juega un papel importante en el desplazamiento de las especies, ya que este desplazamiento depende del éxito de la germinación y del establecimiento de las plántulas (Holtmeier et al., 2005). La germinación y la emergencia de plántulas son estimuladas por factores ambientales (Flores et al., 2004), las plántulas compiten por los recursos de luz/radiación, acceso al agua y a los nutrientes disponibles en el subsuelo y espacio, lo que determina la exclusión competitiva y/o la coexistencia de la planta en una comunidad (Arora y Boer, 2006; Purves y Pacala, 2008; Xiang y Xiaodong, 2014; Shrestha et al., 2016).

Los matorrales son las comunidades vegetales más abundantes en México, cubriendo casi el 40% de su superficie, 800,000 km^2 (Rzedowski, 1978). El matorral espinoso tamaulipeco (MET) se extiende en 200,000 km^2, desde la planicie costera del Golfo de México hasta la ribera sur de Texas en Estados Unidos de América (Foroughbakhch et al., 2005). Poseyendo una vegetación densa de árboles y arbustos, de los cuales la mitad de las especies son espinosas (Jurado et al., 1998; Garrett, 2002). La mayoría de las especies germinan en otoño y algunas en primavera, coincidiendo con los meses de mayor precipitación pluvial (García y Jurado 2003; Jurado et al., 2006). Cambios en estos patrones de precipitación pluvial podrían ocasionar modificaciones en la distribución y abundancia de las especies vegetales (Hughes, 2000), debido a que la precipitación y la temperatura son factores muy relacionados en los procesos de germinación (¿Universidad Politécnica de Valencia, 2012? Considero que se debe eliminar esta ref; Shimono y Kudo, 2005).

Se ha determinado que en las zonas áridas y semiáridas la mayoría de las semillas germinan muy cerca de la planta madre (Ellner y Schmida, 1981), pues ésta se encuentra en un sitio con condiciones adecuadas para el crecimiento. Sin embargo, también se ha registrado un incremento en la germinación de semillas agrupadas en altas densidades, lo cual se ha relacionado con mayor probabilidad de supervivencia en por lo menos un individuo (McMurray et al. 1997). Es decir, la competencia entre plántulas podría justificarse al aumentar la probabilidad de que la planta establezca al menos un descendiente, pero afecta a las semillas que podrían tener un mecanismo para evitar germinar en condiciones de alta competencia (Muro-Pérez et al., 2013).

Las plantas compiten por los recursos de luz/radiación cambiando su altura e índice de área foliar (Purves y Pacala, 2008). Además, cambian la estructura y profundidad de sus raíces para acceder al agua y a los nutrientes disponibles en el subsuelo (Daufresne y Hedin, 2005). Con estos cambios estructurales, las plantas capturan tanto los recursos sobre el suelo como los que están bajo el mismo para aumentar su extensión aérea y superar a sus vecinos (Shrestha et al., 2016). En la dirección horizontal, también se puede encontrar competencia por el espacio, lo que determina la exclusión competitiva y/o la coexistencia de la planta en una comunidad (Arora y Boer, 2006; Xiang y Xiaodong, 2014). El establecimiento de plántulas es la etapa más vulnerable en su ciclo de vida, las reservas limitadas de la semilla, la baja capacidad fotosintética de sus primeras hojas y la ausencia de un sistema radicular bien

desarrollado dificultan la absorción eficiente de agua y nutrimentos (Coyne y Bradford, 1985).

El objetivo de esta investigación es determinar si las plantas establecidas en tres tipos de vegetación del Noreste de México crecen más cuando están con parientes cercanos, que cuando no lo están. Bajo este precepto, se estableció también el estudio de determinar si la emergencia, sobrevivencia, biomasa, longitud de tallo y raíz de plántulas de trece especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco va a ser mayor al crecen con parientes filogenéticamente cercanos que con los filogenéticamente distantes. Se presentan dos capítulos, el primero: Are plants nearest neighbors phylogenetically distant? A test in three vegetation types in Northern Mexico, fue aceptado para su publicación en la revista The Journal of the Torrey Botanical Society, y se presenta en este formato. El Segundo: Seed germination, seedling survival and seedling biomass was higher for plants grown with phylogeny distant species and lower when grown with close relatives, será sometido a Brazilian Journal Botany y se presenta aún sin traducir pero con el formato de la revista.

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo General

Determinar la germinación, crecimiento y supervivencia de plántulas de especies considerando su distancia filogenética.

1.1.2 Objetivos Específicos

a) Las plantas filogenéticamente cercanas crecen más lejos que las filogenéticamente distantes en los tres principales tipos de vegetación del noreste de México.

b) La emergencia, sobrevivencia, biomasa, longitud de tallo y raíz de plántulas de 13 de especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET) es mayor cuando crece con especies no emparentadas y menor cuando lo hace con especies filogenéticamente cercanas.

2. Capítulo 1: ¿Los vecinos más cercanos de las plantas son filogenéticamente distantes? Una prueba en tres tipos de vegetación en el Noreste de México

2.1 Resumen

Las interacciones de las plantas influyen en la distribución de las especies en un ecosistema. Estas interacciones pueden estar relacionadas con la filogenia, porque los parientes cercanos pueden separarse debido a una competencia más fuerte. Los rasgos físicos como el tamaño también pueden influir en la distribución de las especies. Probamos si los individuos de especies filogenéticamente distantes se acercan más que los filogenéticamente más cercanos, en matorrales desérticos, bosques de pino-encino y matorrales espinosos en el noreste de México. El estudio se llevó a cabo utilizando las distancias del vecino más cercano. Se probó la correlación del diámetro de la corona de la planta con la distancia a las plantas vecinas para ver si el tamaño de la planta influía en la distancia a los individuos vecinos. La filogenia no se correlacionó con la distancia física entre las plantas. El diámetro de copa se correlacionó con la distancia al vecino más cercano solo en el Matorral Desértico Micrófilo. La hipótesis de una mayor distancia física entre especies estrechamente relacionadas no fue respaldada por los resultados, y se encontró lo contrario para el 20% de las especies estudiadas.

2.2 Introducción

Los efectos de las interacciones son fundamentales en la estructura de las comunidades vegetales (Wilson 1991, Goldberg 1996, Brooker 2006, Pistón et al., 2015). Las interacciones entre las plantas pueden ser positivas (es decir, facilitación) o negativas (es decir, competencia) (Armas y Pugnaire 2005). La facilitación a través de las plantas mejora el establecimiento, crecimiento y supervivencia de otras plantas y mejora las condiciones microclimáticas y las propiedades físicas y químicas del suelo (Flores y Jurado 2003, Callaway 1995, 2007). La competencia por recursos limitados reduce la tasa de crecimiento y la aptitud de las plantas afectadas (Keddy, 2001).

Las interacciones entre especies son altamente específicas (Callaway 1995), lo que sugiere que los diferentes rasgos funcionales de las especies son características que contribuyen al ensamblaje de las comunidades biológicas (Gross et al., 2009, Schöb et al., 2013). Además, Valiente-Banuet y Verdú (2013) sugirieron que la historia evolutiva de los linajes explica el nicho de regeneración de las especies, que en última instancia determina el equilibrio entre facilitación y competencia y, por lo tanto la dinámica y ensamblaje de la comunidad. Varios estudios han encontrado evidencia para inferir cómo la filogenia influye en la estructura de la planta en los ecosistemas, pero a menudo falta la evidencia de tal proceso (Adler et al., 2007, Lososová 2016). La falta de información filogenética confiable probablemente tenga un impacto en la sensibilidad de los resultados, subestimando la influencia filogenética en las comunidades vegetales (HilleRisLambers et al., 2012, Lososová 2016). La suposición de la

conservación del rasgo a través de la historia evolutiva significa que cuanto más reciente es el ancestro común, mayor es el grado de similitud (Darwin 1859, MacArthur y Levins 1967). Esto parece ampliamente confirmado (Valiente-Banuet et al., 2006, Valiente-Banuet y Verdú 2008, 2013).

La integración de la información filogenética en las comunidades vegetales ha demostrado ser una herramienta poderosa para comprender los cambios en la composición de las especies (Penone et al., 2014). Las especies estrechamente relacionadas son más ecológicamente similares (Burns y Strauss 2011) y tienden a compartir rasgos similares, y por tanto, pueden tener requisitos similares y competir fuertemente, lo que afecta negativamente el crecimiento de los vecinos inmediatos (Violle et al., 2011). Se necesitan más estudios para determinar si los rasgos ecológicos se conservan filogenéticamente o son convergentes para comprender mejor las causas de la estructura filogenética de la comunidad (Cavender-Bares et al., 2009).

Además del parentesco, otro factor que influye en la proximidad o lejanía de los vecinos son los rasgos físicos, como el tamaño de las plantas (Campbell et al., 1991, Wilson 1991). Se espera que las plantas más grandes estén más alejadas unas de otras, contrariamente a las de menor tamaño, debido a una mayor demanda de recursos (Fowler 1984).

Las relaciones filogenéticas para la vegetación en todo el mundo han sido poco estudiadas. El noreste de México alberga una gran biodiversidad que refleja

la transición entre los reinos Neotropical y Holarctic, y un fuerte gradiente altitudinal (Briones y Villarreal 2001), que incluye varios tipos de vegetación (Rzedowski 1978). Los bosques de pino y pino-encino (Silva y González 2001) son las comunidades más comunes en las zonas templadas de México (montañas). El Matorral Desértico Micrófilo es común en la parte sur del Desierto Chihuahuense (Granados et al., 2011). El Matorral Espinoso Tamaulipeco se extiende a través de la planicie costera del Golfo de México hasta la costa sur de Texas en los Estados Unidos de América (Rzedowski 1978, Reid et al., 1990).

El objetivo de esta investigación fue probar si las plantas filogenéticamente cercanas crecen más lejos que las filogenéticamente distantes en los tres principales tipos de vegetación del noreste de México. También, se analizó si el tamaño de la corona estaba relacionado con la distancia entre las plantas vecinas. Para ello, se evaluaron tres comunidades de plantas en en noreste de México, ya sea que las plantas superpuestas a las coronas estuvieran menos relacionadas entre sí que con el resto de las especies de plantas de la comunidad. También se evaluó si la distancia entre las especies de plantas se correlacionó inversamente con la distancia filogenética. Como se espera que las plantas más grandes estén más alejadas entre sí, se probó si el diámetro de la corona está correlacionado negativamente con la distancia entre las plantas.

2.3 Materiales y Métodos

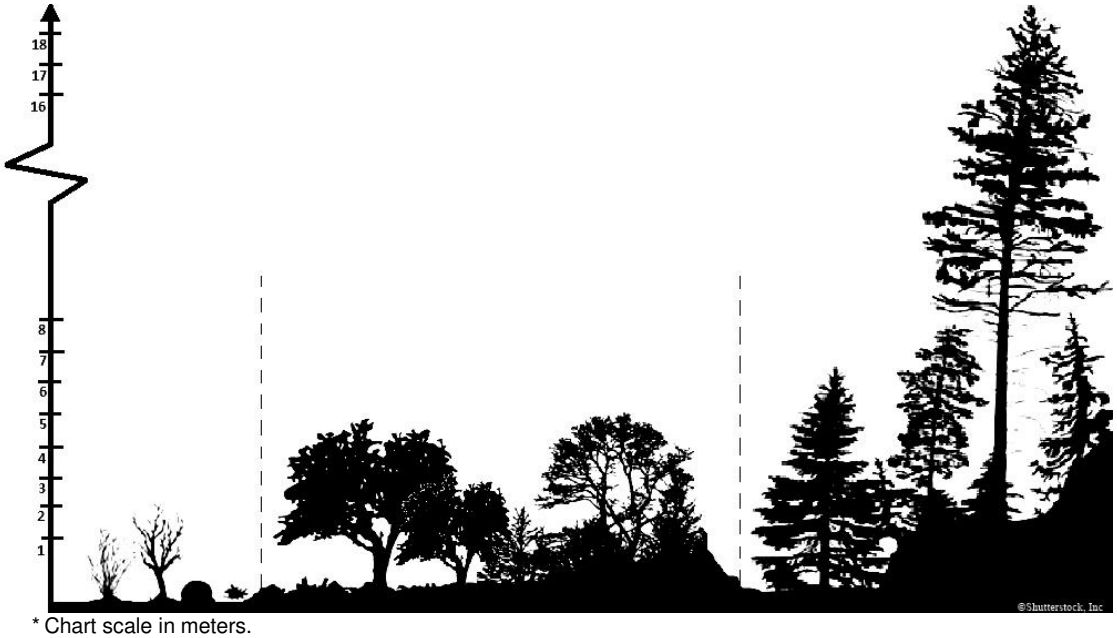
Área de Estudio

La investigación se llevó a cabo durante la primavera de 2016, en tres lugares en el noreste de México (Tabla 1 y mapa con los sitios de estudio). La primera localidad fue el área experimental de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Nuevo León, ubicada en Linares. Su clima es subtropical y semiárido con verano cálido (Reid et al., 1990). El principal tipo de vegetación que se encuentra en el sitio de estudio se conoce como Matorral Espinoso Tamaulipeco, una vegetación de copa cerrada, con cerca de la mitad de las especies espinosas y muchas caducifolias (Jiménez et al., 2009). La segunda área experimental es una estación de campo de la misma universidad ubicada en las montañas de la Sierra Madre Oriental en Iturbide. El principal tipo de vegetación es el Bosque de Pino-Encino. Esta vegetación tiene árboles con alturas mayores a 15 m (Himmelsbach et al., 2011). La tercera área experimental se encuentra en el Desierto Chihuahuense en la comunidad El Llano de La Soledad, ubicada en Galeana, el principal tipo de vegetación es el Matorral Desértico Micrófilo, las especies son arbustos caducifolios con hojas pequeñas (González et al., 2013). Para cada sitio de estudio, se establecieron 3 áreas de muestreo, con una separación mínima de 1.0 km.

Tabla 1. Especies y sitios de estudio y vista vertical de los tipos de vegetación.

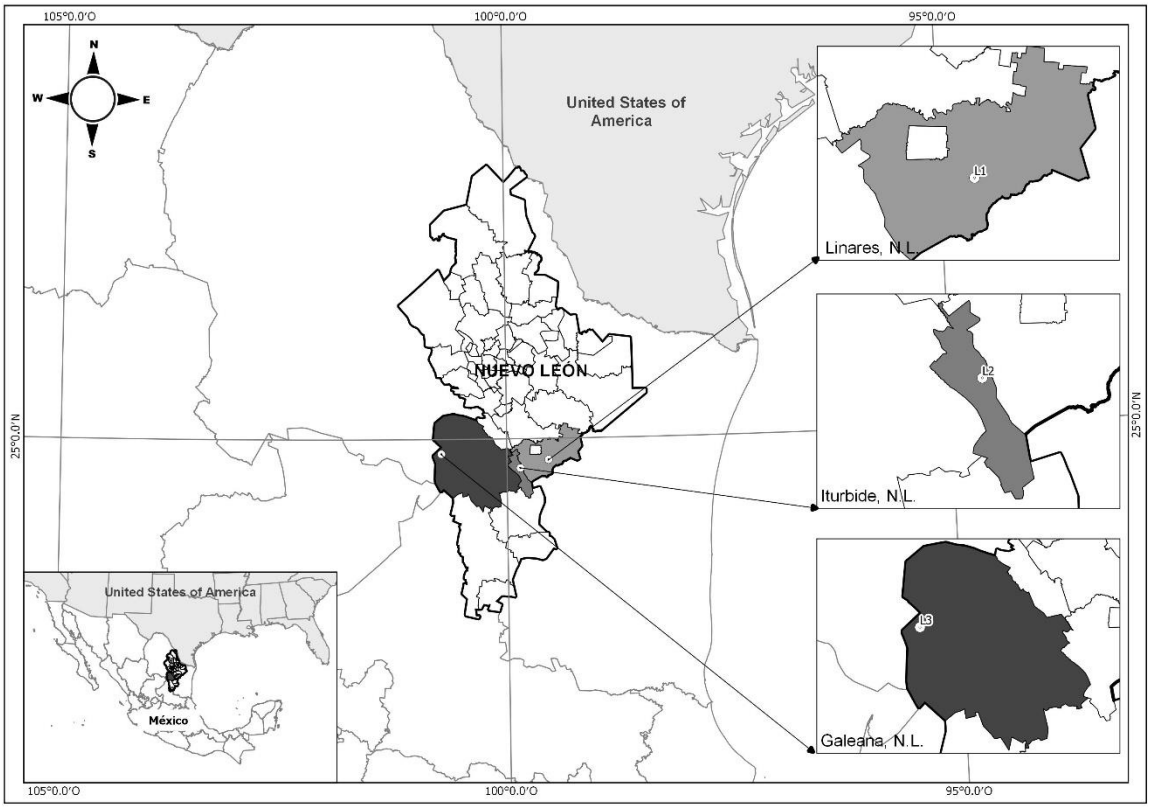
Tipo de vegetación	**Especies estudiadas**
Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET)	*Yucca filifera* Chabaud
	Condalia hookeri M.C.Johnst
	Cordia boissieri A. DC.
	Diospyros texana Scheele
	Vachellia rigidula Benth
Bosque de Pino-Encino (BPE)	*Pinus pseudostrobus* Lindl
	Quercus polymorpha Schltdl & Cham
	Quercus canbyi Trel
	Arbutus xalepensis Kunth
	Juniperus flaccida Schltdl
Matorral Desértico Micrófilo (MDM)	*Larrea tridentata* (Sesse & Moc. Ex Dc) Coville
	Yucca filifera Chabaud
	Prosopis glandulosa Torr
	Flourencia cernua DC
	Opuntia imbricata Haw (DC)

		Temperatura (°C)			**Precipitación (mm)**		
Sitio	**Altitud (m)**	**Media**	**Min**	**Max**	**Media**	**Min**	**Max**
MET 24º 47’ N; 99º 32’ O	350	22	15	30	805	600	1000
BPE 24º 42’ N; 99º 51’ O	1800	17	9	24	671	422	1150
MDM 24º 51’ N; 100º 44’ O	1863	16	9	21	425	159	862



* Chart scale in meters.

MDM MET BPE



Mapa con los sitios de estudio.

Muestreo

El muestreo se realizó utilizando el método vecino más cercano (Saiton y Nei 1987), para lo cual se seleccionaron 5 especies llamadas "especies de estrellas" para cada localidad (Tabla 1). Las especies estrella fueron seleccionadas por su alta densidad. Para cada tipo de vegetación, se midieron tres localidades con diez repeticiones de cada una de cinco especies de estrellas, con un total de 150 muestras (3 localidades por 10 repeticiones por 5 especies). Hubo 450 muestras en total considerando los tres tipos de vegetación.

Cada planta individual de la especie seleccionada se georeferencia y se midió la distancia en cm de cada vecino inmediato, identificado por la cercanía de las coronas. La distancia se midió desde el tallo hasta el tallo hasta el cm más cercano con una cinta métrica. Para cada especie de estrella y sus vecinos, su distancia filogenética se determinó en millones de años a partir de un ancestro común utilizando Timetree (Hedges et al., 2006). Dos diámetros de corona (el más grande y uno perpendicular al anterior) se midieron en cm y se promediaron para cada individuo registrado, para probar la relación entre el diámetro de la corona y la distancia al vecino más cercano. Para aquellas especies con una frecuencia mayor al 10%, se probó la asociación con otras especies.

Análisis Estadístico

Se realizó el análisis de correlación de Pearson ($\alpha = 0.05$) para determinar si la distancia a los vecinos en cm y millones de años desde un ancestro común se relacionó a través de los tipos de vegetación. Hubo 15 puntos para todos los

tipos de vegetación, cinco para cada uno. Cada punto fue el promedio de 30 réplicas. Los análisis de la varianza (ANOVA) se usaron para evaluar si la distancia filogenética entre cada especie de estrella y cinco especies vecinas más cercanas difería de la distancia filogenética de cada especie de estrella con todas las especies encontradas en la comunidad ($\alpha = 0.05$). Los ANOVA también se llevaron a cabo utilizando solo las especies más cercanas a cada especie de estrella en lugar de las cinco especies más cercanas. Las diferencias entre medias se determinaron usando pruebas t. Se llevaron a cabo pruebas de Chi-cuadrado para detectar si las especies con una frecuencia mayor al 10% estaban en contacto con otras especies con mayor frecuencia de la esperada por casualidad utilizando tablas de Contingencia ($P < 0.05$).

2.4 Resultados

Al analizar todas las especies juntas, la distancia en centimetros de especies de plantas a sus vecinos no estuvo relacionada con su distancia filogenética en años desde un ancestro común a través de los tipos de vegetación de Bosque de Pino-Encino ($r = 0.14$, $P = 0.068$, $n = 148$), Matorral Desértico Micrófilo ($r = 0.15$, $P = 0.060$, $n = 148$) y Matorral Espinoso Tamaulipeco ($r = 0.12$, $P = 0.130$, $n = 148$) (Figura 1).

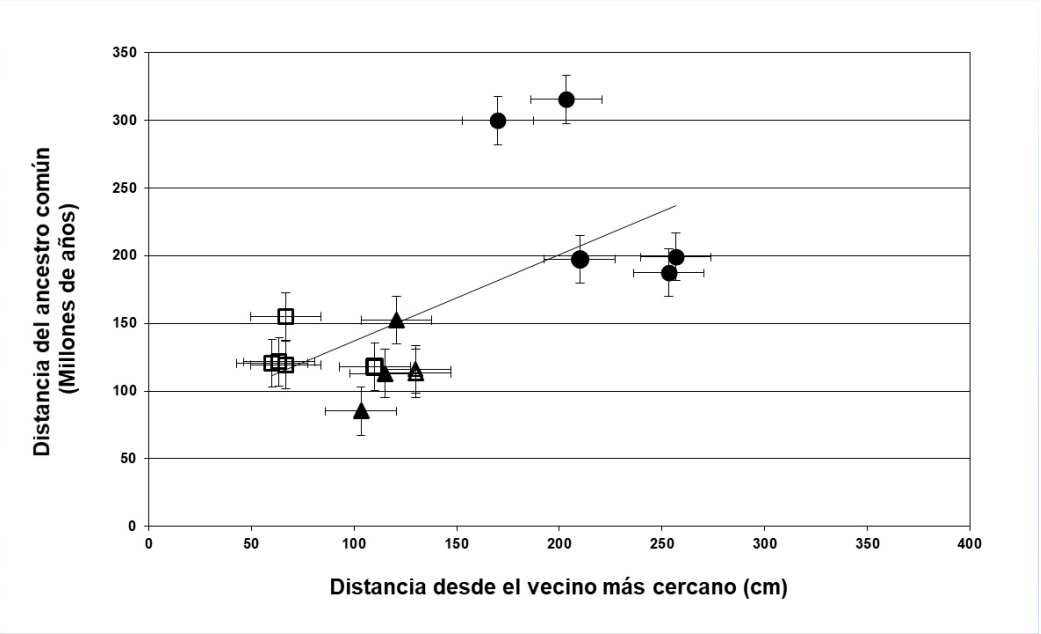


Figura 1. Índice de correlación de Pearson (r = 0.385 P = 0.0002) entre la distancia del ancestro común y la distancia de las plantas vecinas más cercanas (las que tocan o traslapan sus copas) para BPE (círculos rellenos, r = 0.14, P = 0.068), MDM (cuadrados abiertos, r = 0.15, P = 0.060) y MET (triángulos rellenos, r = 0.12, P = 0.130), con 5 estrellas de especies para cada comunidad vegetal.

Contrariamente a la hipótesis, cuando se realizaron pruebas individuales por especie, hubo tres de 15 especies (una por tipo de vegetación) que mostraron una correlación positiva entre la distancia a sus vecinos en cm y años desde un ancestro común (Tabla 2). Contrariamente a la hipótesis, la distancia filogenética promedio entre cada especie de estrella y una o cinco especies vecinas más cercanas fue similar a la distancia filogenética promedio entre cada especie de estrella y todas las especies de plantas encontradas en la comunidad (Tabla 3).

Tabla 2. Coeficiente de correlación (r^2) de Pearson para las especies estrella y sus vecinos más cercanos de Matorral Espinoso Tamaulipeco, Matorral Desértico Micrófilo y Bosque de Pino-Encino en el noreste de México. Se estudiaron cinco especies en cada comunidad.

Tipos de Vegetación											
BPE				**MET**				**MDM**			
	n	**r^2**	***P***		***n***	**r^2**	***P***		***n***	**r^2**	***P***
Pinus pseudostrubus	184	0.09	0.195	*Diospyrus texana*	315	0.09	0.090	*Prosopis glandulosa*	173	0.10	0.161
Juniperus flaccida	233	0.05	0.415	*Condalia hookeri*	274	0.04	0.461	*Flourensia cernua*	113	0.03	0.969
Quercus canbyi	233	0.09	0.149	*Yucca filifera*	282	0.20	0.004*	*Larrea tridentata*	132	0.06	0.437
Quercus polymorpha	198	0.03	0.617	*Cordia boissieri*	325	0.04	0.385	*Opuntia imbricata*	137	0.22	0.006*
Arbutus xalapensis	203	0.21	0.001*	*Vachellia rigidula*	240	0.09	0.139	*Yucca filifera*	137	0.01	0.873

Que significa*

Tabla 3. Distancia media filogenética (millones de años) y física (cm) entre las especies estudiadas de Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET), Matorral Desértico Micrófilo (MDM) y Bosque de Pino-Encino (BPE) en el noreste de México.

Tipo de vegetación	Distancia promedio a todos los vecinos (cm)	Distancia filogenética promedio (millones de años) a un vecino más cercano	Distancia filogenética promedio (millones de años) de todos los vecinos	Distancia filogenética promedio de las 5 especies más cercanas (millones de años)	Número total de plantas en contacto con la especie estrella	Promedio de plantas en contacto con la especie estrella	Número de especies en contacto con la especie estrella	Promedio de especies en contacto con la especie estrella
BPE								
Pinus pseudostrobus	197	318a	317a	320a	181	6	14	5.0
Juniperus flaccida	165	318a	297a	318a	229	8	15	5.0
Quercus canbyi	236	318a	198a	279a	213	7	12	4.0
Quercus polymorpha	225	329a	202a	242a	188	6	14	4.5
Arbutus xalapensis	196	318a	198a	278a	198	7	15	5.2
Promedio	203.8	320.2	242.4	287.4	201.8	6.8	14.0	4.7
MDM								
Prosopis laevigata	105	121a	117a	115a	175	6	10	3.5
Flourensia cernua	59	114a	120a	118a	115	4	10	2.6
Larrea tridentata	68	114a	117a	116a	134	4	10	2.8
Opuntia engelmannii	62	121a	121a	116a	139	5	11	3.1
Yucca filifera	66	155a	155a	155a	138	5	11	3.5
Promedio	72.0	125.0	126.0	124.0	140.2	4.7	10.4	3.1

MET								
Diospyrus texana	95	121a	116a	118a	321	11	25	8.4
Condalia hookeri	71	114a	116a	116a	276	9	23	7.8
Yucca filifera	82	155a	152a	154a	284	9	21	7.0
Cordia boissieri	88	121a	118a	118a	327	11	22	7.5
Vachellia rigidula	71	114a	92a	81a	242	8	23	7.8
Promedio	81.4	125.0	118.8	117.4	290.0	9.7	22.8	7.7

Las mismas letras al lado de los medios representan medios similares en las filas para la distancia filogenética promedio ($P < 0.05$).

En el MDM, hubo una correlación positiva (r = 0.97, P = 0.0058, n = 8) entre la distancia física y el diámetro de copa de las plantas vecinas (Figura 2). No hubo correlación para las otras comunidades de plantas estudiadas: MET (r = 0.42, P = 0.480, n = 8) y BPE (r = 0.363, P = 0.548, n = 8). La correlación fue significativa cuando se analizaron las tres comunidades de plantas en conjunto (r = 0.94, P = 0.0004). En el BPE con árboles grandes, las especies mostraron un diámetro de copa y distancia mayor a sus vecinos que pequeños arbustos de MDM y arbustos altos MET (Tabla 3).

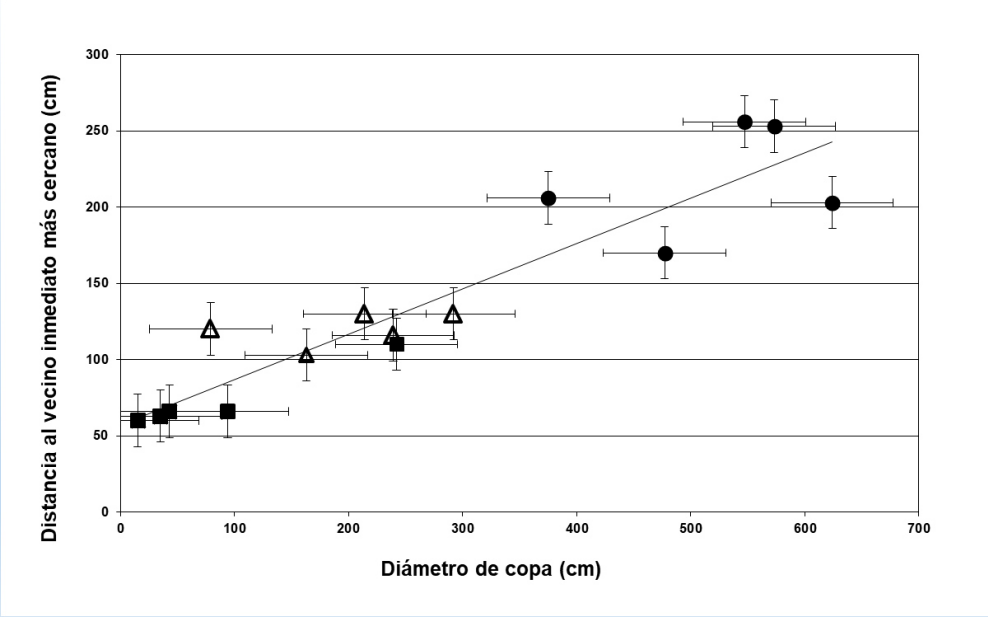


Figura 2. Índice de correlación de Pearson (r = 0.94 P = 0.0004) entre el diámetro de la copa y la distancia a los tallos de todas las plantas vecinas (aquellas con copas) para el BPE (círculos rellenos, r = 0.36, P = 0.548), MDM (cuadrados abiertos o cerrados, r = 0.971, P = 0.0058) y MET (triángulos rellenos, r = 0.421, P = 0.0480), había cinco especies para cada comunidad de plantas.

Hubo ocho pares de especies para MET, seis para MDM y seis para el BPE con una frecuencia mayor al 10%. Cuatro especies estuvieron en contacto con mayor frecuencia de lo esperado por azar ($P < 0.05$) en MET, dos en MDM y una en BPE.

2.5 Discusión

En las tres comunidades de plantas estudiadas, los resultados no mostraron ninguna relación entre la proximidad de la especie y su distancia filogenética, que coincide con los hallazgos de Bennett et al. (2013) en la vegetación de praderas, con Godoy et al. (2014) en bosques de robles, bosques de robles y sabanas de encina y con Kyrkou et al. (2015) en un matorral mediterráneo. Los resultados son, sin embargo, en contraste con los de Navarro et al. (2014), Souza et al. (2016) y Staab et al. (2016) para bosque mixto subtropical, bosque de pinos y prado alpino. Estos estudios encontraron que la competencia o facilitación entre especies depende de su parentesco. En comunidades con áreas abiertas, las distancias filogenéticas suelen ser más pequeñas y por tanto las especies están más relacionadas que en áreas cerradas, donde las distancias filogenéticas son mayores y las especies no están relacionadas, esto se considera un factor importante donde el agua y la temperatura son factores limitantes (Buckley et al., 2010, Best y Stachowicz 2012, Pistón et al., 2015, Martin et al. 2016). Los resultados muestran que no hubo relación entre la distancia de los vecinos más cercanos y la distancia filogenética para BPE, MET y MDM en el noreste de México. Aunque el área de

MDM tiene las condiciones ambientales más severas o adversas?, no mostró una relación de distancia física-distancia filogenética, como se esperaba por Butterfield et al. (2013) que estudiaron comunidades de plantas alpinas y encontraron una mayor agrupación filogenética en ambientes abióticamente estresantes.

Las interacciones competitivas o agresivas ocurren con frecuencia entre especies filogenéticamente cercanas (Delaux 2017). Específicamente, la facilitación tiende a unir especies distantes (no relacionadas), posiblemente porque tienen diferentes nichos de regeneración (Valiente-Banuet y Verdú 2013). Autores como Van der Putten (2009) y Eiserhardt et al. (2017) muestran la capacidad de las plantas para protegerse unas a otras y, por tanto, tienen una mayor capacidad de supervivencia, en comparación con las especies competidoras, lo que aumenta la estructura de la comunidad vegetal. Estas interacciones interespecíficas directas juegan un papel importante en la competencia por los recursos (Souza et al., 2016). Se ha encontrado que la facilitación no ocurre al azar, sino que sigue un patrón filogenético (Valiente-Banuet y Verdú 2013, Gómez et al., 2010). Sin embargo, esto no fue respaldado por los hallazgos de distancia de plantas adultas. Al analizar las especies estrella por separado, hubo tres de 15 especies (una por tipo de vegetación) que mostraron una mayor distancia física a los individuos de sus especies más distantes, lo que contrastó con la hipótesis y otros estudios (Navarro et al., 2014; Souza et al. 2016, Staab et al., 2016), lo que sugiere que al menos en algunos casos los parientes cercanos comparten hábitats.

La correlación encontrada entre el diámetro de la copa y la distancia al vecino más cercano en MDM coincide con los hallazgos de González et al. (2013); Mora et

al. (2014), Mata et al. (2015), Alanís-Rodríguez et al. (2015), Pistón et al. (2015) y Owen (2016) que mencionan que en climas extremos se promueve el establecimiento de especies en puntos pequeños, esto favorece su desarrollo, ya que amortiguan las condiciones climáticas imperantes. La correlación entre la distancia física y el diámetro de la corona de las plantas vecinas fue significativa cuando se analizaron las tres comunidades de plantas juntas, lo que sugiere que podría ser necesario un mayor número de especies para detectar esto en algunos entornos.

Es difícil determinar si la relación de distancia entre las plantas y la distancia del ancestro común son los factores que determinan la distribución de las especies (Delaux 2017), esta hipótesis es difícil de probar y a menudo se asume que la cuestión evolutiva es un factor clave que modela el ecosistema (Connell 1990, Bello et al. 2016). Se determinó que para la mayoría de las especies estudiadas en tres comunidades de plantas no había relación entre el parentesco y la distancia entre las plantas. Si bien en algunos casos, la distribución de las especies se asoció a especies vecinas, esto no se relacionó con la filogenia o contrario a la predicción. Esto coincide con Gerhold et al. (2015) que argumentan que los patrones filogenéticos pueden ser poco útiles como proxy del ensamblaje de la comunidad. Se encontró una relación en la distancia al vecino más cercano y el diámetro de la corona en uno de los tres ecosistemas estudiados. Cahill et al. (2008) y Castillo et al. (2010) sugieren que los rasgos de la planta, como el tamaño y la distancia, podrían estar relacionados con la competencia. Algunos estudios (Burge et al. 2013, Aubert et al., 2014) sugieren que los rasgos ecológicos (altura de la planta, biomasa,

cubierta del dosel) son más valiosos y juegan un papel más importante que la filogenia en la estructuración de las comunidades vegetales (Cahill et al., 2008, Eiserhardt et al., 2017) coincidiendo con los hallazgos del presente estudio.

3. Capítulo 2: Emergencia, supervivencia y biomasa de plántulas será mayor en plantas filogenéticamente distantes y menor con parientes cercanos

3.1 Resumen

La germinación y el establecimiento de plántulas es la etapa más vulnerable en el ciclo de vida de las especies vegetales. Después de las condiciones ambientales, un factor importante es la competencia donde germinan las semillas. La relación filogenética puede influir en la competencia. Se ha determinado que la mayoría de las semillas germinan muy cerca de la planta madre, esto genera competencia por el recurso. Sucede lo contrario en especies que son consumidas y dispersadas lejos de la planta madre, esto facilitaría la germinación al no competir por los mismos recursos, ya que compiten con especies no emparentadas. En el presente estudio se determinó si la germinación, sobrevivencia y crecimiento de plántulas de especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco es mayor creciendo con especies no emparentadas y menor cuando crece con especies filogenéticamente cercanas. El estudio se desarrolló con trece especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco. Se pusieron a germinar en bolsas de vivero con suelo propio de la vegetación. Los tratamientos fueron semillas germinando solas, con otra semilla de su misma especie y con cada una de las otras doce especies, con 16 repeticiones. Se registró la emergencia (salida de la plántula de la superficie del suelo) el número de días en emerger. A los 30 días se evaluó sobrevivencia, longitud y peso de tallo y raíz. De las trece especies estudiadas, todas emergieron en al menos una de las repeticiones. Solamente se analizaron los datos de nueve especies, que tuvieron

una emergencia superior a 30%. Bajo las condiciones estudiadas las especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco germinaron, sobrevivieron y crecieron de igual forma con o sin competencia, la relación filogenética no influyó en la competencia. El peso de las plántulas a 30 días de su germinación estuvo correlacionado con el peso de las semillas para todas las especies.

3.2 Introducción

Comprender el funcionamiento de los ecosistemas y cómo pueden cambiar bajo presiones naturales o antropogénicas es uno de los desafíos más importantes que enfrentan los ecólogos (Spitz et al., 2014), más aún cuando existe un rápido declive de la biodiversidad (Roscher et al., 2012). Uno de los principales factores que influye en el cambio de los ecosistemas es el cambio climático, ya que los nichos en cada ecosistema dependen de la respuesta de las plantas a los distintos gradientes de temperatura y humedad (Silvertown et al., 2015).

Los cambios ambientales y aumentos en la temperatura predichos por algunos modelos climatológicos para las próximas décadas (IPCC 1997, Schroter et al., 2005), no son alentadores para las especies y los diferentes ecosistemas. Conocer los rasgos (germinación, emergencia, crecimiento) de cada especie en los nichos que interactúan ayudará a comprender las relaciones entre las especies y su ambiente (Luck et al., 2012), ello permitirá predecir la dinámica de la vegetación local y mundial (Scholze, 2006).

La germinación juega un papel importante en el desplazamiento de las especies, ya que este desplazamiento depende del éxito de la germinación y del establecimiento de las plántulas (Holtmeier et al., 2005). La germinación y la emergencia de plántulas son estimuladas por factores ambientales (Flores et al., 2004), las plántulas compiten por los recursos de luz/radiación, acceso al agua y a los nutrientes disponibles en el subsuelo y espacio, lo que determina la exclusión competitiva y/o la coexistencia de la planta en una comunidad (Arora y Boer, 2006; Purves y Pacala, 2008; Xiang y Xiaodong, 2014; Shrestha et al., 2016).

Se ha determinado que en las zonas áridas la mayoría de las semillas germinan muy cerca de la planta madre (Ellner y Schmida, 1981), pues ésta se encuentra en un sitio con condiciones adecuadas para el crecimiento. Sin embargo, también se ha registrado un incremento en la germinación de semillas agrupadas en altas densidades, lo cual se ha relacionado con mayor probabilidad de supervivencia en por lo menos un individuo (McMurray et al., 1997). Es decir, la competencia entre plántulas podría justificarse al aumentar la probabilidad de que la planta establezca al menos un descendiente, pero afecta a las semillas que podrían tener un mecanismo para evitar germinar en condiciones de alta competencia (Muro-Pérez et al., 2013). Una importante influencia en la germinación es la dispersión, por ejemplo, los frutos que poseen pulpa son consumidos principalmente por vertebrados frugívoros, quienes dispersan las semillas en grupos

al regurgitar o al defecar, la ingesta de semillas promueve la germinación de muchas plantas de las zonas áridas (Traveset, 1998; Verdú y Traveset, 2004).

Varios estudios han encontrado evidencia para inferir cómo la filogenia influye en la estructura de la planta en los ecosistemas (Lososová, 2016). La suposición de la conservación del rasgo a través de la historia evolutiva significa que cuanto más reciente es el ancestro común, mayor es el grado de similitud (Darwin 1859; MacArthur y Levins, 1967). Esto parece ampliamente confirmado (Valiente-Banuet et al., 2006; Valiente-Banuet y Verdú, 2008, 2013). Es decir, Las especies estrechamente relacionadas son más similares ecológicamente (Burns y Strauss, 2011) tienden a compartir rasgos similares, y por tanto, pueden tener requisitos similares y competir fuertemente, lo que afecta negativamente el crecimiento de los vecinos inmediatos (Violle et al., 2011).

Especies no emparentadas promueven una alta diversidad filogenética y por ende facilitan la coexistencia entre las especies, lo que no solo reduce la competencia, sino que también evita enemigos específicos de cada planta (Van der Putten, 2009). Esto lo robustece un gran número de investigaciones (Gravel et al., 2006; Adler et al., 2007; Valiente-Banuet y Verdú, 2013), las cuales mencionan que las comunidades con alta diversidad filogenética facilitan la coexistencia, favoreciendo a las especies con bajas densidades.

El objetivo de este estudio es determinar si la emergencia, sobrevivencia, biomasa, longitud de tallo y raíz de plántulas de 13 de especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET) es mayor cuando crece con especies no emparentadas y menor cuando lo hace con especies filogenéticamente cercanas. Adicionalmente, se evaluó si el tamaño de las semillas influye en el peso y longitud de las plántulas 30 días después de su germinación y en la velocidad y porcentaje de germinación.

3.3 Materiales y Métodos

Área de Estudio

El presente estudio se realizó en el vivero del Campus de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León (Figura 1). El principal tipo de vegetación que se encuentra en el sitio de estudio es el Matorral Espinoso Tamaulipeco. Este tipo de vegetación se caracteriza por ser una vegetación de dosel cerrado, donde muchas especies de plantas son caducifolias y alrededor de la mitad son espinosas (Jiménez et al., 2009). Se encuentra en las coordenadas 24º 47’ N; 99º 32’ O a una altitud promedio de 350 m.s.n.m, con temperatura media de 22°C y una precipitación media de 805mm (López-Hernández et al. 2013).

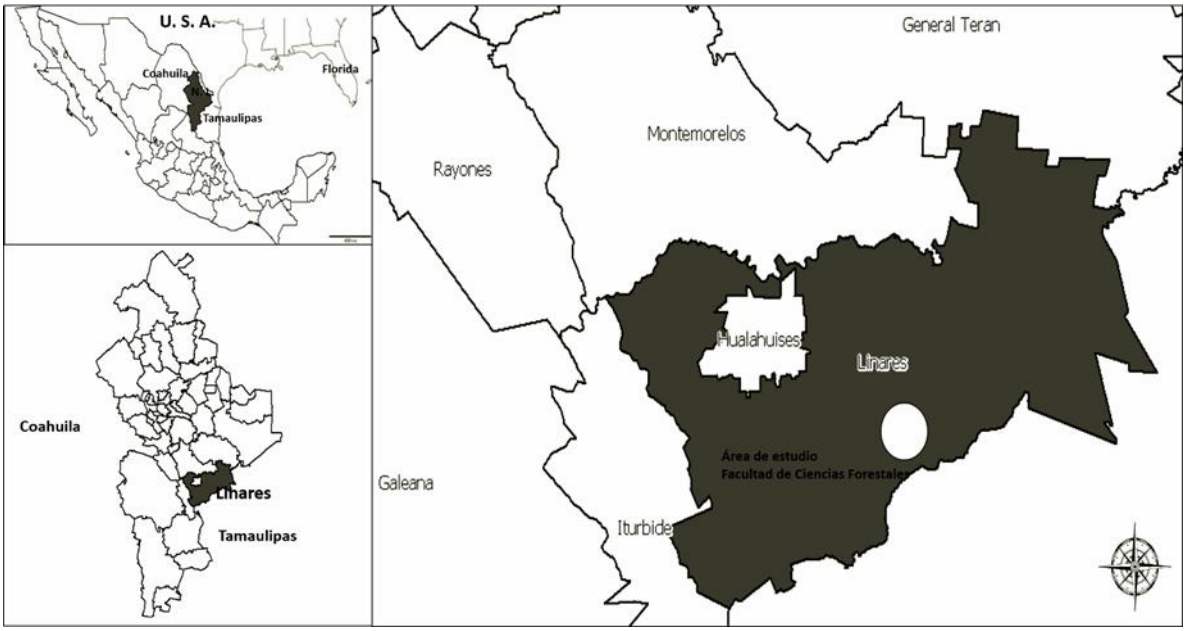


Figura 1. Ubicación del MET de la Facultad de Ciencias Forestales en Linares, Nuevo León.

Procesamiento de semillas - El estudio se desarrolló con 13 especies del MET (Tabla 1); la colecta de semillas se llevó a cabo de frutos maduros en al menos 10 plantas madre con el fin de permitir la variación genética de las poblaciones durante el verano de 2015 - 2016. Se seleccionaron semillas con apariencia sana que no mostraban daños físicos visibles, que no mostraran evidencia de hongos o de daño por insectos.

Las semillas secas fueron separadas de sus frutos y conservadas a temperatura ambiente dentro de frascos con alcanforina para evitar el daño por insectos. Las especies del género *Vachellia* y en general las leguminosas tienen una testa dura e impermeable, éstas presentan latencia física (Martínez et al., 2006). Con el fin de promover la mayor germinación posible, previo a los ensayos de germinación, se aplicó un tratamiento de escarificación mecánica manual con lija

fina a todas las semillas, removiendo una parte de los tegumentos en el área por donde emerge la raíz (Flores y Jurado, 1998).

Tabla 1. Listado de especies del MET con las que se realizaron los ensayos de germinación (la clave se usará para abreviar el nombre de la especie en el resto del texto).

Clave - Especies de estudio	**Familia**
CEPA - *Celtis pallida* Torrey	Cannabaceae
COBO - *Cordia boissieri* A.DC.	Boraginaceae
COHO - *Condalia hookeri* M. C. Johnst	Rhamnaceae
EBEB - *Ebenopsis ebano* (Berland.) Barneby & J.W.Grimes	Leguminosae
EHAN - *Ehretia anacua* (Terán & Berland.) I.M.Johnst.	Boraginaceae
ERME - *Erythrostemon mexicana* (A.Gray 1861) E. Gagnon & G. P. Lewis 2016	Fabaceae
HAPA - *Havardia pallens* (Berl.) Britton & Rose	Fabaceae
PAAC - *Parkinsonia aculeata* L., Sp. Pl.	Fabaceae
PRLA - *Prosopis laevigata* (Humb. et Bonpl. ex Willd) M.C. Johns	Fabaceae
SEGR - *Senegalia greggii* (A. Gray) Britton & Rose	Fabaceae
VAFA - *Vachellia farnesiana* (L.) Wight et Arn.	Fabaceae
VARI - *Vachellia rigidula* (Benth.) Seigler & Ebinger	Fabaceae
VASH - *Vachellia schaffneri* (S. Watson) Seigler & Ebinger	Fabaceae

Diseño y desarrollo del ensayo

Cada semilla fue depositada a 0.5 cm bajo el suelo en una bolsa de plástico con dimensiones de 10 cm de diámetro por 25 cm de altura, estas bolsas se llenaron con suelo de monte del mismo sitio donde se colectaron las semillas. Cada bolsa

fue colocada en una platabanda, a la cual se le colocó un cerco y maya sombra de 40% (durante el día se retiraba para simular el ambiente natural) para evitar el daño a semillas y plántulas por mamíferos, aves e insectos. Las bolsas en la platabanda se regaron para mantener el suelo húmedo y simular las condiciones del mes de septiembre, que es cuando emergen las plántulas del Matorral Espinoso Tamaulipeco.

Las semillas se sembraron bajo los siguientes tratamientos, solas, con otra semilla de la misma especie y con una semilla de cada una de las otras 12 especies. Se determinó la distancia filogenética entre especies medida en millones de años desde un antecesor común utilizando la base de datos Timetree (Hedges et al. 2006). Se obtuvo un total de 104 combinaciones en un total de 16 repeticiones. La emergencia y sobrevivencia de plántulas se midió diariamente. Transcurridos 30 días se extrajeron las plántulas del suelo, para lo cual se sumergieron en agua, reblandeciendo el suelo o medio de crecimiento y disminuyendo al máximo la pérdida de raíces durante la extracción.

Una vez extraídas las plántulas, fueron medidas las longitudes de tallos y raíces (cm) desde el cuello de la plántula hasta la punta de raíz y el tallo. Estas se colocaron en bolsas de papel, tallos y raíces por separado, y se procedió a secar en una estufa a 60°C hasta obtener un peso constante para su posterior pesado. Con esto se obtuvo el peso seco de raíces y tallos para su posterior análisis.

Para determinar si el peso de las semillas influye en el peso de las plántulas 30 días posteriores a la germinación, se realizó un análisis de correlación en el cual

se tomó el peso de la semilla como variable independiente y el de las plántulas como dependiente. Los pesos de las semillas tomados de un estudio previo de matorral (Jurado et al., 2001).

Análisis de datos

Las variables dependientes fueron: germinación y sobrevivencia, velocidad de germinación (días), peso y longitud de raíces y tallos, mientras que la variable independiente fue la especie con la que se puso a competir la especie focal. Solo se realizaron análisis a las especies con un porcentaje de emergencia superior al 30 por ciento. Los análisis fueron realizados en el software estadístico R versión 3.4.2 (R Core Team, 2017). Se elaboraron modelos lineales generalizados ajustando las distribuciones de acuerdo a la naturaleza de los datos obtenidos (Dobson y Barnett, 2008; Fox, 2016). Primero se observó si la combinación de especies competidoras tuvo un efecto sobre la especie focal y posteriormente, mediante el mismo modelo, se realizó una comparación de los diferentes tratamientos (especies competidoras) para saber cuáles eran los tratamientos que tuvieron un efecto sobre las variables de respuesta. Se realizaron análisis de correlación de Pearson ($\alpha = 0.05$) para determinar si las variables estaban relacionadas, así como el grado de significancia de los datos.

3.5 Resultados

Todas las especies estudiadas registraron germinación en al menos una de las 16 repeticiones, sin embargo, algunas especies germinaron por debajo de lo esperado, estas especies *Celtis pallida, Cordia boissieri, Condalia hookeri* y *Ehretia anacua* no fueron consideradas para los análisis de competencia, pero si para los de correlación de peso. Se registró un 52.9% de emergencia, una vez pasado los 30 días la sobrevivencia fue del 44.9%. El promedio de la longitud fluctuó alrededor de los 9.13 cm para tallo y de 10.68 cm para la raíz. En referencia al peso de tallo y raíz fue de 0.0720 mg y 0.0287 mg, respectivamente. Un promedio de 7.8 días en germinar fue lo registrado por las especies estudiadas (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje de emergencia y sobrevivencia, longitud, biomasa y días en emerger de las especies estudiadas. Las letras diferentes indican diferencias entre especies (P< 0.05).* Especies excluidas por tener < 30% de germinación transcurridos los 30 días.** Datos tomados de Jurado et al. 2001.

	Emergencia %	Sobrevivencia %	Longitud (cm)		Peso (mg)	Peso (mg)		Días en emerger
			Tallo	Raíz	Semillas**	Tallo	Raíz	
***CEPA**	24.5b	22.4b	4.67b	7.45b	46.83	0.0323b	0.0677b	8.5b
***COBO**	24b	19.3a	11.12b	8.43b	591.46	0.1106b	0.0602b	8.8b
***COHO**	16.1a	12.5a	8.14b	10.12b	17.11	0.0276b	0.0025b	7.8b
EBEB	60.9b	43.8b	10.19b	16.73b	597.63	0.1918b	0.0209b	7.6b
***EHAN**	14.6a	10.8a	7.9b	8.37b	67.46	0.0324b	0.0286b	7.0b
ERME	55.7a	49.5b	11.96b	12.63b	46.83	0.1287b	0.0253b	7.7b
HAPA	94a	78.6b	7.78b	12.58b	42.79	0.0429b	0.014b	8.4b
PAAC	47.4b	41.7b	12.0b	10.26b	112.07	0.1067a	0.028a	7.9b
PRLA	45.3b	41.1b	8.18b	10.44b	54.78	0.0506b	0.0281b	7.0b
SEGR	70.3b	63.5b	11.34b	12.63b	63.18	0.0604b	0.0171b	7.2b
VAFA	80.2b	73b	11.5b	10.36b	61.45	0.0536b	0.0372b	7.4b
VASH	65.1b	57.8b	8.86a	9.76a	82.06	0.0649b	0.0302b	7.9b
VARI	90b	70b	5.05b	9.19b	24.97	0.0331b	0.0141b	8.6b
	52.9%	44.9%	9.13	10.69	139.12	0.0720	0.0287	7.8

La presencia de otras semillas o plántulas de la misma u otra especie no influyó en la germinación de las especies estudiadas, ya que el porcentaje de germinación (emergencia inferida de las plántulas) fue similar para cada especie en los tratamientos ($p > 0.05$) (Tabla 2). La velocidad de germinación medida como el día cuando emergió más del 50% de las semillas germinadas, también fue similar para cada especie en todos los tratamientos ($p > 0.05$) (Tabla 3). La supervivencia de las plántulas no se vio afectada por la presencia de otras plántulas ($p > 0.05$) (Tabla 4). La longitud de las plántulas no estuvo afectada por el tratamiento ($p > 0.05$), excepto para *Vachellia schaffneri* que tenía raíces más cortas cuando creció junto a *Ebenopsis ebano* ($D_{9, 104} = 24556$, $p = 0.031$) (Tabla 5). El peso de los tallos no se vio afectado por el tratamiento para la mayoría de las especies. Sin embargo, los tallos de *Parkinsonia aculeata* fueron más ligeros cuando crecieron con *Prosopis laevigata*, *Vachellia rigidula* o *Havardia pallens* ($D_{9, 45} = 19.175$, $p = 0.015$) (Tabla 6). El peso de la raíz de la mayoría de las especies no se vio afectado por el tratamiento, excepto los de *Havardia pallens* ($D_{9, 105} = 33.079$, $p < 0.001$) y *Senegalia greggii* ($D_{9, 101} = 0.025$, $p < 0.001$) que fueron más pesados cuando crecieron juntos (Tabla 6).

La masa de semilla no pronosticó días para la emergencia de plántulas del suelo, porcentaje de semillas germinadas, supervivencia o longitud de plántula ($p > 0.05$), pero el peso de plántulas a 30 días se explicó por la masa de semilla (Coeficiente de correlación = 0.7991, Coeficiente de determinación $R^2 = 0.6386$, $F = 19.44$, $p = 0.001$); las especies con semillas más pesadas desarrollaron plántulas más pesadas (Gráfico 1).

Tabla 3. Porcentaje de emergencia de las especies estudiadas; letras a y b representan diferencias entre las combinaciones por líneas. Solo se registran datos de las nueve especies que mostraron una emergencia igual o mayor al 30 por ciento.

	S/C	EBEB	ERME	HAPA	PAAC	PRLA	SEGR	VAFA	VARI	VASH
EBEB	31 a	69 a	56 a	94 a	81 a	88 a	50 a	31 a	69 a	63 a
ERME	56 b	69 b	59 b	100 a	50 b	38 b	63 b	56 b	69 b	63 b
HAPA	56 b	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a
PAAC	44 a	44 a	44 a	75 a	38 a	38 a	56 a	56 a	63 a	25 a
PRLA	38 a	63 a	56 a	44 a	44 a	28 a	44 a	44 a	50 a	63 a
SEGR	88 a	75 a	63 a	75 a	75 a	63 a	88 a	69 a	100 a	50 a
VAFA	63 a	88 a	60 a	94 a	69 a	56 a	100 a	69 a	100 a	75 a
VARI	75 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a
VASH	69 a	63 a	44 a	88 a	63 a	69 a	69 a	63 a	69 a	47 a

Valores en %. S/C = Sin Competencia

Tabla 4. Porcentaje de sobrevivencia de las especies estudiadas; letras a y b representan diferencias entre las combinaciones por líneas.

	S/C	EBEB	ERME	HAPA	PAAC	PRLA	SEGR	VAFA	VARI	VASH
EBEB	31 a	50 a	50 a	44 a	56 a	56 a	44 a	31 a	56 a	44 a
ERME	56 a	56 a	53 a	75 a	50 a	38 a	56 a	56 a	50 a	56 a
HAPA	56 a	81 a	63 a	66 a	63 a	69 a	88 a	94 a	94 a	81 a
PAAC	44 a	44 a	44 a	56 a	38 a	38 a	56 a	31 a	56 a	25 a
PRLA	38 a	56 a	56 a	38 a	38 a	28 a	38 a	44 a	38 a	56 a
SEGR	81 a	69 a	50 a	56 a	75 a	56 a	75 a	69 a	94 a	50 a
VAFA	69 a	75 a	56 a	88 a	63 a	50 a	94 a	56 a	88 a	75 a
VARI	75 a	81 a	69 a	75 a	75 a	88 a	75 a	75 a	66 a	69 a
VASH	56 a	50 a	44 a	69 a	50 a	63 a	63 a	63 a	56 a	47 a

Valores en %. S/C = Sin Competencia

Tabla 5. Longitud de tallo y raíz de las especies estudiadas, la letras a y b representan diferencias entre las combinaciones por líneas.

LONGITUD DE TALLO										
	S/C	EBEB	ERME	HAPA	PAAC	PRLA	SEGR	VAFA	VARI	VASH
EBEB	11.0 a	10.7 a	11.1 a	9.8 a	10.8 a	10.4 a	11.7 a	10.1 a	9.7 a	10.6 a
ERME	9.5 a	12.2 a	10.8 a	12.5 a	13.6 a	10.7 a	13.5 a	12.3 a	12.2 a	10.0 a
HAPA	4.3 a	7.7 a	8.5 a	7.3 a	8.7 a	8.3 a	8.1 a	7.2 a	9.1 a	6.8 a
PAAC	10.0 a	10.0 a	14.5 a	13.9 a	12.3 a	7.4 a	12.0 a	10.6 a	12.8 a	13.7 a
PRLA	13.1 a	10.1 a	8.9 a	8.6 a	6.8 a	7.0 a	8.5 a	10.5 a	5.6 a	9.7 a
SEGR	9.6 a	10.6 a	9.5 a	11.4 a	9.7 a	9.7 a	10.1 a	11.3 a	11.1 a	27.0 a
VAFA	7.7 a	11.4 a	12.3 a	10.4 a	12.0 a	11.5 a	11.3 a	10.4 a	11.2 a	11.2 a
VARI	13.8 a	6.8 a	5.0 a	5.1 a	4.6 a	5.2 a	4.7 a	5.0 a	5.2 a	5.3 a
VASH	6.7 a	10.4 a	8.5 a	8.6 a	8.8 a	8.1 a	9.8 a	9.6 a	6.6 a	8.8 a
LONGITUD DE RAIZ										
	S/C	EBEB	ERME	HAPA	PAAC	PRLA	SEGR	VAFA	VARI	VASH
EBEB	10.8 a	19.3 a	19.3 a	14.4 a	14.0 a	17.1 a	22.9 a	16.7 a	14.9 a	15.6 a
ERME	10.7 a	10.5 a	11.4 a	11.6 a	13.3 a	14.6 a	16.8 a	13.4 a	11.2 a	13.0 a
HAPA	7.5 a	12.6 a	11.5 a	10.2 a	12.1 a	12.8 a	11.1 a	9.9 a	29.3 a	10.6 a
PAAC	11.3 a	11.3 a	10.0 a	11.9 a	8.6 a	7.4 a	11.6 a	10.0 a	9.6 a	12.2 a
PRLA	12.5 a	8.7 a	12.1 a	11.4 a	7.3 a	10.0 a	14.7 a	10.6 a	10.0 a	10.1 a
SEGR	15.7 a	11.0 a	11.1 a	11.5 a	10.2 a	14.8 a	10.5 a	12.7 a	31.2 a	11.3 a
VAFA	11.9 a	12.0 a	8.4 a	9.9 a	12.3 a	7.6 a	9.5 a	12.1 a	11.7 a	8.8 a
VARI	8.7 a	9.8 a	6.7 a	8.4 a	9.1 a	9.9 a	7.5 a	20.3 a	8.4 a	9.1 a
VASH	11.5 a	7 b	12.7 a	8.2 a	11.5 a	9.6 a	8.4 a	11.3 a	9.3 a	9.5 a

Valores en cm. S/C = Sin Competencia

Tabla 6. Peso de tallo y raíz de las especies estudiadas, las letras a y b representan diferencias entre las combinaciones por líneas.

PESO DE TALLO										
	S/C	EBEB	ERME	HAPA	PAAC	PRLA	SEGR	VAFA	VARI	VASH
EBEB	0.1619 a	0.1940 a	0.2015 a	0.1454 a	0.2092 a	0.1610 a	0.2626 a	0.1908 a	0.1413 a	0.1605 a
ERME	0.1245 a	0.1804 a	0.1287 a	0.0999 a	0.1804 a	0.0980 a	0.1068 a	0.1028 a	0.1073 a	0.1077 a
HAPA	0.0433 a	0.0817 a	0.0659 a	0.0324 a	0.0592 a	0.0342 a	0.0298 a	0.0272 a	0.0255 a	0.0478 a
PAAC	0.1120 a	0.1472 a	0.1101 a	0.0327 a	0.1149 a	0.0354 a	0.0560 a	0.2156 a	0.0385 a	0.2871 a
PRLA	0.0500 a	0.0426 a	0.0536 a	0.0701 a	0.0262 a	0.0489 a	0.0385 a	0.0506 a	0.0824 a	0.0692 a
SEGR	0.0392 a	0.1018 a	0.0325 a	0.0538 a	0.0507 a	0.0432 a	0.0633 a	0.0542 a	0.0680 a	0.0503 a
VAFA	0.0429 a	0.0619 a	0.0319 a	0.0450 a	0.1345 a	0.0497 a	0.0551 a	0.0516 a	0.0361 a	0.0470 a
VARI	0.0311 a	0.0207 a	0.0309 a	0.0207 a	0.0160 a	0.0122 a	0.0741 a	0.0151 a	0.0227 a	0.1056 a
VASH	0.1460 a	0.0534 a	0.0404 a	0.0434 a	0.0442 a	0.0676 a	0.0365 a	0.0361 a	0.0615 a	0.0515 a
PESO DE RAIZ										
	S/C	EBEB	ERME	HAPA	PAAC	PRLA	SEGR	VAFA	VARI	VASH
EBEB	0.0000 a	0.0000 a	0.0137 a	0.0024 a	0.0000 a	0.0000 a	0.0000 a	0.0000 a	0.0098 a	0.0000 a
ERME	0.0211 a	0.0403 a	0.0644 a	0.0741 a	0.0213 a	0.0183 a	0.0360 a	0.0924 a	0.0274 a	0.0340 a
HAPA	0.0146 a	0.0084 a	0.0142 a	0.0048 a	0.0126 a	0.0053 a	0.0179 a	0.0181 a	0.0088 a	0.0241 a
PAAC	0.0157 a	0.0093 a	0.0288 a	0.0878 a	0.0799 a	0.0082 a	0.0093 a	0.0349 a	0.0212 a	0.0608 a
PRLA	0.0209 a	0.0040 a	0.0102 a	0.1570 a	0.0099 a	0.0125 a	0.0102 a	0.0084 a	0.0665 a	0.0036 a
SEGR	0.0280 a	0.0108 a	0.0319 a	0.0193 a	0.0184 a	0.0099 a	0.0082 a	0.0083 a	0.0157 a	0.0243 a
VAFA	0.0073 a	0.0088 a	0.0122 a	0.0091 a	0.0578 a	0.0135 a	0.0057 a	0.0193 a	0.3085 a	0.0204 a
VARI	0.0346 a	0.0033 a	0.0080 a	0.0043 a	0.0060 a	0.0118 a	0.0105 a	0.0051 a	0.0085 a	0.0202 a
VASH	0.0085 a	0.0044 a	0.0097 a	0.0046 a	0.0485 a	0.0159 a	0.0349 a	0.0280 a	0.0074 a	0.0367 a

Valores en g. S/C = Sin Competencia

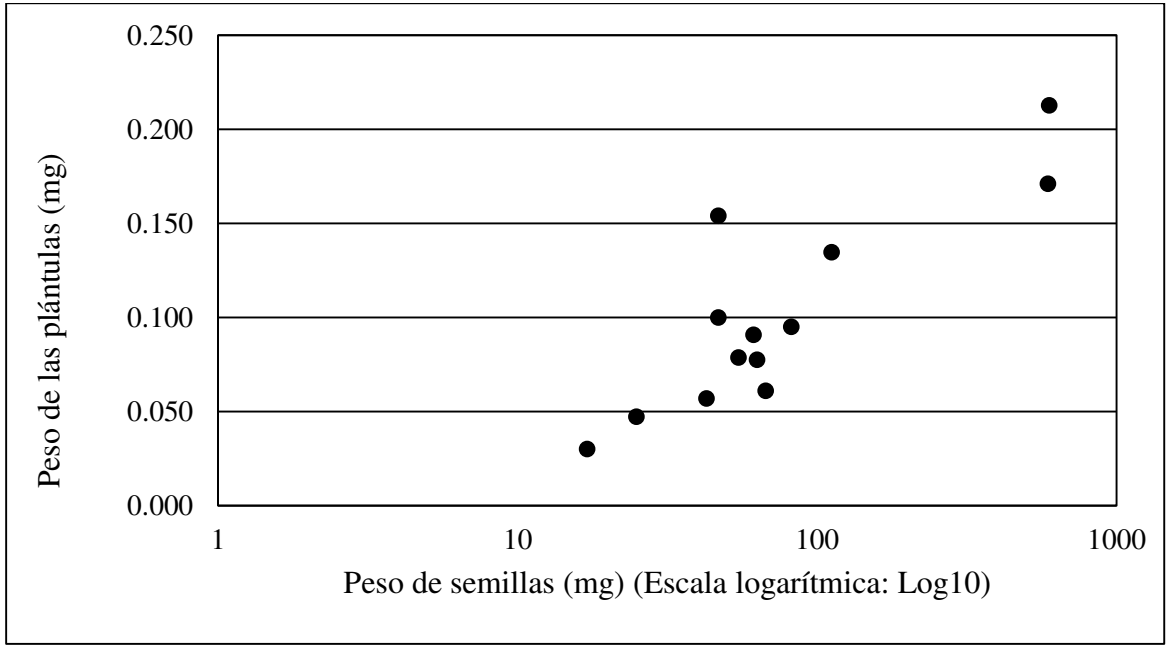


Gráfico 1. Correlación de peso de la semilla (Jurado et al., 2001) y peso del tallo y raíz. Especies con semillas de mayor peso tienden a desarrollar mayor biomasa, al menos a los 30 días de emerger.

Días en emerger

Se registró un promedio de 7.8 días de emergencia para las plántulas de las trece especies seleccionadas, no existiendo diferencias ($p > 0.05$) para ninguna especie al interactuar en ninguno de los tratamientos (Tabla 7). *Vachellia schaffneri* emergió al segundo día, siendo la más rápida, el resto entre el día tres y cuatro (Tabla 2).

Tabla 7. Días en emerger de las especies estudiadas, letras a y b representan diferencias entre las combinaciones por líneas.

	S/C	EBEB	ERME	HAPA	PAAC	PRLA	SEGR	VAFA	VARI	VASH
EBEB	2.8 a	4.3 a	3.1 a	5.3 a	3.1 a	2.3 a	2.3 a	4.8 a	3.4 a	4.1 a
ERME	4.8 a	4.1 a	4.1 a	5.8 a	3.9 a	1.8 a	5.4 a	5.0 a	4.5 a	4.3 a
HAPA	5.4 a	6.6 a	4.5 a	5.3 a	5.8 a	5.5 a	6.9 a	7.1 a	8.6 a	6.8 a
PAAC	2.8 a	3.6 a	2.3 a	5.0 a	3.6 a	2.8 a	4.1 a	2.8 a	4.2 a	2.1 a
PRLA	1.9 a	3.3 a	4.3 a	2.1 a	2.5 a	1.7 a	2.5 a	2.9 a	4.0 a	4.2 a
SEGR	5.1 a	4.3 a	3.5 a	3.9 a	6.1 a	3.4 a	5.8 a	5.1 a	7.6 a	3.9 a
VAFA	4.9 a	5.6 a	4.5 a	6.4 a	4.8 a	3.7 a	6.7 a	3.8 a	6.3 a	5.4 a
VARI	5.4 a	7.3 a	7.3 a	6.0 a	6.8 a	7.0 a	7.3 a	6.7 a	6.0 a	7.1 a
VASH	4.3 a	3.4 a	3.0 a	6.6 a	3.4 a	5.1 a	5.2 a	4.4 a	5.0 a	4.3 a

Valores en días. S/C = Sin Competencia

Relación filogenética

Las trece especies seleccionadas corresponden al Matorral Espinoso Tamaulipeco, existiendo un parentesco entre ellas de 5.1 a 118 millones de años, esto no afectó la emergencia, sobrevivencia, longitud, peso y días en germinar de las plántulas estudiadas ($D_{12, 1311} = 35.519$, $p > 0.966$).

3.6 Discusión

Emergencia y sobrevivencia

La germinación de las semillas, es un proceso importante en la propagación de una planta que finaliza con la emergencia, esta, en muchas ocasiones está relacionada con el vigor de la semillas, es decir la cantidad de reservas contenida (Windauer et al., 2012), la respuesta al ambiente o condiciones que se le provea (Baskin y Baskin, 2001; Pavón et al., 2011). Los resultados del presente estudio señalan que en las etapas iniciales (30 días) de crecimiento/establecimiento de las plantas, si bien algunas especies emergieron más con competencia, en general bajo las condiciones experimentales no se detectó efecto de competencia en las especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco, estos resultados son similares a los reportados por Franco-Pizaña et al. (1996), quienes analizaron la emergencia y crecimiento en diferentes microambientes de tres especies del MET en el estado de Texas.

La capacidad de una especie para remplazarse es de gran importancia ecológica y económica (Cavanagh, 1980), una de las características de las especies del genero *Vachellia* es la emergencia y establecimiento en los primeros días, esto favorece su distribución y densidad (Halevy, 1974; Fenner, 1986). En el presente estudio de las nueve especies analizadas, cuatro son especies del genero *Vachellia* (Halevy, 1974; Fenner, 1986), las cuales no mostraron diferencias al emerger,

defiriendo de lo citado por diversos autores; en general las especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco emergieron de manera similar.

La sobrevivencia de las plántulas depende de otros factores, principalmente ambientales (Vázquez et al., 2011), como lo es la luz, espacio y posible presencia de enfermedades, lo que dificultará el desarrollo posterior (Godínez-Ibarra et al., 2007). Una vez pasados los 30 días que se establecieron para la sobrevivencia, no se detectaron (en ese lapso de tiempo) diferencias entre las combinaciones, las especies no mostraron diferencias al estar en competencia o solas.

Longitud y Peso de Plantas

Vachellia schaffneri desarrollo raíces pequeñas en comparación con las demás especies, esto al tener competencia. Sin embargo, en cuanto a la longitud de raíz y tallo, las especies estudiadas no mostraron diferencias. La especie *Parkinsonia aculeata* se ve beneficiada al competir contra *Vachellia schaffneri* y *Havardia pallens*, tienden a desarrollar mayor peso en la parte de la raíz. No obstante, *Parkinsonia aculeata* se ve en desventaja en la biomasa del tallo, ya que esta fue la única que mostró diferencias al estar en competencia con las demás especies.

En condiciones de competencia a menudo las plantas aumentan su biomasa de raíz, inhibiendo el crecimiento del tallo en favor de las raíces, esto para aumentar el área de superficie de absorción y mejorar la adquisición de nutrientes (Lynch y Brown, 2008). Esto es algo común según ciertos autores (Eissenstat et al., 2000; Taylor et al., 2005), ya que las plantas típicamente favorecen el desarrollo de raíces finas, que requieren menos energía para crecer y su función de absorción de nutrientes es mayor (Lambers et al., 2008).

Sin embargo, al mostrar diferencias en los resultados para las especies *Parkinsonia aculeata, Havardia pallens* y *Senegalia greggii* mostraron diferencia en el desarrollo de raíz y tallo; en general no hubo diferencias entre el desarrollo del raíz y tallo, estas crecieron de manera similar.

Días en emerger y relación filogenética

Las especies analizadas en el presente estudio, no mostraron diferencias en los días de germinación, estas emergen del suelo en los mismos días, no importando si están o no en competencia. Cuando existe una fuerte competencia entre parientes cercanos con rasgos ecológicos similares el resultado da comunidades filogenéticamente más diversas (Bennett y Cahill, 2013), Sin embargo, estos procesos se basan en suposiciones (Wiens y Graham, 2005) que han sido cuestionados (Araya et al., 2012; Gerhold et al., 2015) y siguen sin resolverse. Se reconoce que el valor de la información filogenética para la teoría de

la ecología de la comunidad depende en parte de tales suposiciones que todavía no se comprenden completamente y que representan vías importantes para futuras investigaciones ecológicas y evolutivas.

El parentesco entre las especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco no es una limitante para su establecimiento, ya que no importó con qué especie estuviesen interactuando, casi todas se comportaron de manera similar, en todas las combinaciones abordadas en el presente estudio. En general bajo las condiciones experimentales no se detectó efecto de competencia en las especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco, crecen de igual forma con o sin competencia, la relación filogenética entre ellas no es factor para limitar o potencializar su crecimiento.

Es importante destacar que la ausencia de competencia en 30 días puede ser efecto de las condiciones experimentales, por lo que se recomienda hacer estudios con menos cantidad de recursos como suelo y agua, o de mayor duración, por ejemplo, de 6 meses a un año para promover la competencia.

5. CONCLUSIONES

Las especies investigadas de manera independiente, además de los tres tipos de vegetación analizados del Noreste de México, no mostraron diferencias al estar creciendo o coexistiendo con parientes cercanos o con especies de rasgos ecológicos similares; esto no influyó en su crecimiento y desarrollo.

Al comparar todas las especies estudiadas, no se detectó relación entre la distancia física y la distancia filogenética entre las especies estudiadas para el bosque de pino-encino, el matorral espinoso tamaulipeco y el matorral desértico micrófilo en el noreste de México. Hubo tres de 15 especies (una por tipo de vegetación) que mostraron una mayor distancia física a los individuos de sus especies más distantes. La hipótesis de una mayor distancia física entre especies estrechamente relacionadas no fue respaldada por los resultados observados.

En matorral desértico micrófilo, el diámetro de la copa de las especies estudiadas se correlacionó con la distancia de sus vecinos más cercanos. Este patrón no se encontró en MET o BPE. Para al menos una comunidad del Noreste de México, el diámetro de copa influye de manera importante entre la distancia de las especies adultas y la información filogenética.

En lo referente a la germinación, emergencia y desarrollo de biomasa y longitud, el parentesco entre las especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco no es una limitante para su establecimiento, ya que no importó con qué especie estuviesen interactuando, casi todas se comportaron de manera similar, en todas las combinaciones abordadas en el presente estudio. Las especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco crecen de igual forma con o sin competencia, la relación filogenética entre ellas no es factor para limitar o potencializar su crecimiento.

6. BIBLIOGRAFÍA

Adler P, HilleRis Lambers J, Levine J. 2007. A niche for neutrality. Ecology Letter 10:95-104

Alanís-Rodríguez, E., A. Mora-Olivo, J. Jiménez-Pérez, M. González-Tagle, I. Yerena-Yamallel, J. Martínez-Ávalos and J. González-Rodríguez. 2015. Composición y diversidad del matorral desértico rosetófilo en dos tipos de suelo en el Noreste de México. Acta Bot. Mex. 110: 105–117.

Armas, C. and F. Pugnaire. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. J. Ecol. 93: 978–989.

Aubert, S., F. Boucher, S. Lavergne, J. Renaud and P. Choler. 2014. A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. Alp. Bot. 124: 59–70.

Araya Y, Silvertown J, Gowing D, McConway K, Linder H, Midgley G. 2012. Do niche-structured plant communities exhibit phylogenetic conservatism? A test case in an endemic clade. Journal of Ecology, 100, 1434–1439

Arora V, Boer G. 2006). Simulating competition and coexistence between plant functional types in a dynamic vegetation model. Earth Interact 10:1-29

Baskin C, Baskin J (2001) Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego, California.

Bennett J, & Cahill J. 2013. Conservatism of responses to environmental change is rare under natural conditions in a native grassland. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 15, 328–337

Bello, F., P. Smilauer, J. Diniz-Filho, C. Carmona, Z. Lososova, T. Herben and L. Götzenberger. 2017. Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. Methods Ecol. Evol. 8: 1200–1211.

Bennett, J., E. Lamb, J. Hall, W. Cardinal-McTeague and J. Cahill. 2013. Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. Ecol. Lett. 16: 1168–1176.

Best, R. J. and J . J. Stachowicz. 2012. Trophic cascades in seagrass meadows depend on mesograzer variation in feeding rates, predation susceptibility, and abundance. Mar. Ecol. Prog. Ser. 456: 29–42.

Buckley, Y., S. Buckley, S. Ramula, J. Blomberg, E. Burns, J. Crone, T. Ehrlén, B. Knight, H. Pichancourt and G. Quested. 2010. Causes and consequences of variation in plant population growth rate: a synthesis of matrix population models in a phylogenetic context. Ecol. Lett. 13: 1182–1197.

Burns, J. and S. Strauss. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 108: 5302–5307.

Burge D., Mugford K., Hastings A., Agrawal A. 2013. Phylogeny of the plant genus Pachypodium (Apocynaceae). Peer J., 1: e70; DOI 10.7717/peerj.70.

Butterfield, B., L. Cavieres, R. Callaway, B. Cook, Z. Kikvidze, C. Lortie, R. Michalet, F. Pugnaire, C. Schöb and S. Xiao. 2013. Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. Ecol. Lett. 16: 478–486.

Briones, O. and J. Villarreal. 2001. Vegetación y flora de un ecotono entre las provincias del altiplano y de la Planicie Costera del Noreste de México. Acta Bot. Mex. 55: 39–67.

Brooker, R. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. New Phytol. 171: 271–284.

Cavanagh A. 1980. A review of some aspects of the gennination of Acacias. Proceeding of the Royal Society of Victoria 9:161-180.

Cahill, Jr., F. Kembel, S. Lamb and E. Keddy. 2008. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 10: 41–50.

Callaway, R. 1995. Positive interactions among plants. Bot. Rev. 61: 306–349.

Callaway, R. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Sprinter-Verlag, Dordrecht. The Netherlands.

Campbell, D. G. 1991. Gap formation in tropical forest canopy by elephants, Oveng, Gabon, Central Africa. Biotropica 23: 195–196.

Castillo, J., M. Verdú and A. Valiente-Banuet. 2010. Neighborhood phylodiversity affects plant performance. Ecology 91: 3656–3663.

Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine and S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. Ecol. Lett. 12: 693–715.

Connell, J. H. 1990. Apparent versus 'real' competition in plants, pp. 9–23. In Grace, J. D. and D. Tilman [eds.]. Perspectives on Plant Competition. Academic Press Inc, San Diego.

Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. John Murray, London.

Delaux, P. M. 2017. Comparative phylogenomics of symbiotic associations. New Phytol. 213, 89–94.

Dobson A, Barnett A. 2008. An introduction to generalized linear models. Third Edition. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton Florida, United States

Eissenstat D, Wells C, Yanai R, Whitbeck J. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. New Phytol. 147, 33–42

Eiserhardt, W., T. Couvreur and W. Baker. 2017. Plant phylogeny as a window on the evolution of hyperdiversity in the tropical rainforest biome. New Phytol. 214: 1–15.

Ellner S, Schmida A. 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? Oecologia 51:133-144.

Franco-Pizaña G, Fulbright T, Gardiner D, Tipton A. 1996. Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by Prosopis glandulosa. Journal of Vegetation Science, 7(2), 257-264.

Fenner M. 1986. Seed ecology. Chapman & Hall, London.

Flores J, Jurado E. 1998. Germination and early growth traits of 14 plants species native to northern Mexico. Southwestern Naturalist 43:40-46

Flores J, Briones O, Flores A, Sánchez–Colón S. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life–forms. Journal of Arid Environments 58:1–18.

Fowler, N. L. 1984. The role of germination date, spatial arrangement, and neighborhood effects in competitive interactions in Linum. J. Ecol. 72: 307–318.

Gerhold P, Cahill J, Winter M, Bartish I, Prinzing A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). Functional Ecology, 29, 600–614

Godínez-Ibarra O, Ángeles-Pérez G, López-Mata L, García-Moya E, Valdez-Hernández J, Santos-Posadas D, Trinidad-Santos A (2007) Lluvia de semillas y emergencia de plántulas de Fagus grandifolia subsp. mexicana en La Mojonera, Hidalgo, México. Revista mexicana de biodiversidad, 78(1), 117-128.

Godoy, O., N. Kraft and J. Levine. 2014. Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. Ecol. Lett. 17: 836–844.

Goldberg, D. E. 1996. Competitive ability: Definitions, contingency and correlated traits. Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci. 351: 1377–1385.

Gómez, J. M., M. Verdú and F. Perfectti. 2010. Ecological interactions are evolutionarily conserved across the entire tree of life. Nature 465: 918–921.

González H., G. Ramírez, I. Cantú, M. Gómez, M. Cotera, A. Carrillo and J. Marroquín. 2013. Producción de hojarasca y retorno de nutrientes vía foliar en un matorral desértico micrófilo en el noreste de México. Rev. Chapingo Ser. Cie. For. Amb. 17: 249–262.

Granados-Sánchez, D., A. Sánchez-González, G. Victorino, R. Linnx and A. Borja de la Rosa. 2011. Ecología de la vegetación del Desierto Chihuahuense. Rev. Chapingo Ser. Cie. For. Amb.17: 111–130.

Gravel D, Canham D, Beaudet M, Messier C. 2006. Reconciling niche andneutrality: the continuum hypothesis. Ecology Letter 9:399-409

Gross, N., G. Kunstler, P. Liancourt, F. de Bello, K. Suding and S. Lavorel. 2009. Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. Funct. Ecol. 23: 1167–1178.

Halevy G. 1974. Effects of gazelle on seed beetles (Bruchidae) on germination and establishment of Acacia species. Israeli Journal of Botany 23:120-126.

Hedges S, Dudley J, Kumar S. 2006. TimeTree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. Bioinformatics 22(23):2971-2972

HilleRisLambers, J., P. Adler, W. Harpole, J. Levine and M. Mayfield. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 43: 227–248.

Himmelsbach, W., E. Treviño., H. González, M. González, M. Gómez, O. Aguirre, E. Estrada and R. Mitlöhner. 2011. Acclimation of three co-occurring tree species to water stress and their role as site indicators in mixed pine-oak forests in the Sierra Madre Oriental, México. Eur. J. For. Res. 131: 355–367.

Holtmeier F, Broll G. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. Global Ecol. Biogeogr. 14:395-410

Intergovernmental Panel On Climate Change (IPCC) 1995. Climate Change. The Supplementary Report To The IPCC Scientific Assessment. Cambridge University Press. Cambridge, Ingland.

Jiménez, J., E. Alanís, O. Aguirre, M. Pando and M. González M. 2009. Análisis sobre el efecto del uso del suelo en la diversidad estructural del matorral espinoso tamaulipeco. Madera Bosques 15: 5–20.

Jurado E, Estrada E, Moles A. 2001. Characterizing plant attributes with particular emphasis on seeds in Tamaulipas thornscrub in semi-arid Mexico. J. Arid Environ., 48: 309-321

Keddy, P. A. 2001. Competition, 2nd ed. Dordrecht, Kluwer Academic. The Netherlands.

Kyrkou, I., J. Iriondo and A. García-Fernandez. 2015. A glacial survivor of the alpine Mediterranean region: phylogenetic and phylogeographic insights into Silene ciliata Pourr. (Caryophyllaceae). PeerJ e1193.

Lambers H, Chapin F, Pons T. 2008. Plant Physiological Ecology. Springer

Leishman M, Westoby M, Jurado E. 1995. Correlates of seed size variation: a comparison across five temperate floras. Journal of Ecology, 83: 517–530

Lososová Z, Chytrý M, Danihelka J, Tichý L, Ricotta C. 2016. Biotic homogenization of urban floras by alien species: the role of species turnover and richness differences. Journal of Vegetation Science, 27(3), 452-459.

López-Hernández M, González-Rodríguez H, Ramírez-Lozano R, Cantú-Silva I, Gómez-Meza M, Pando-Moreno M, Estrada-Castillón E. 2013. Producción de hojarasca y retorno potencial de nutrientes en tres sitios del estado de Nuevo León, México. Polibotánica, (35), 41-64.

Luck G, Lavorel S, McIntyre S, Lumb K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. Journal of Animal Ecology 81(5):1065-1076

Lynch J, Brown K. 2008. Chapter 5: root strategies for phoshprus acqusition. In: White, P.J., Hammond, J. (Eds.), The Ecophysiology of Plant-Phosphorus Interactions. Springer, Dordrecht, London

Martin, P., C. Freshwater and C. Ghalambor C. 2016. The outcomes of most aggressive interactions among closely related bird species are asymmetric, PeerJ 5: e2847.

Martínez-Pérez G, Orozco-Segovia A, Martorell C. 2006. Efectividad de algunos tratamientos pre-germinativos para ocho especies leñosas de la Mixteca Alta Oaxaqueña con características relevantes para la restauración. Boletín de la Sociedad Botánica de México 79:9-20

Mata, M., E. Treviño, J. Jiménez, O. Aguirre, E. Alanís and A. Mora. 2015. Estructura y composición florística del matorral desértico rosétofilo del noreste de México. Ciencia UANL 18(75): 67–74.

McMurray M, Jenkins S, Longland W. 1997. Effects of seed density on germination and establishment of a native and an introduced grass species dispersed by granivorous rodents. American Midland Naturalist 138: 322-330.

MacArthur R, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Amer. Naturalist 101: 377–385.

Mora, C., E. Rubio, E. Alanís, J. Jiménez, M. González, M. Mata and A. Mora. 2014. Composición y diversidad vegetal de un área de matorral desértico micrófilo con historial pecuario en el noreste de México. Polibotánica 38: 53–66.

Muro-Pérez G, Jurado E, Flores J. Sánchez-Salas J. 2013. Efecto de la densidad de semillas en la germinación de tres especies del género Astrophytum (Cactaceae). Gayana. Botánica, 70(1), 26-30.

Navarro, J., M. Goberna, A. Valiente-Banuet, A. Montesinos, C. García and M. Verdú. 2014. Plant phylodiversity enhances soil microbial productivity in facilitation-driven communities. Oecologia 174: 909–920.

Owen, E. 2016. Vegetation Structure and Function at Multiple Spatial, Temporal and Conceptual Scales. Springer. Georgia, USA.

Pavón P, Ballato-Santos J, Pérez-Pérez C. 2011. Germinación y establecimiento de Mimosa aculeaticarpa var. biuncifera (Fabaceae-Mimosoideae). Revista mexicana de biodiversidad, 82(2): 653-661.

Penone, C., A. Davidson, K. Shoemaker, M. Di Marco, C. Rondinini and T. Brooks. 2014. Imputation of missing data in life-history trait datasets: which approach performs the best? Methods Ecol. Evol. 5: 961–970.

Pistón, N., C. Armas, C. Schöb, P. Macek and F. Pugnaire. 2015. Phylogenetic distance among beneficiary species in a cushion plant species explain interaction outcome. Oikos 124: 1354–1359.

Purves D, Pacala S. 2008. Predictive models of forest dynamics. Science 320 (5882):1452-1453

R Core Team 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Reid, N., J. Marroquín and P. Beyer. 1990. Utilization of shrubs and trees for browse, fuelwood and timber in the Tamaulipan thornscrub, northeastern Mexico. For. Ecol. Manage. 36: 61–79.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. LIMUSA, S.A., México.

Roscher C, Schumacher J, Gubsch M, Lipowsky A, Weigelt A, Buchmann N, Schmid B, Schulze E. 2012. Using plant functional traits to explain diversity–productivity relationships. PLoS One 7(5):e36760

Saiton, N. and M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Mol. Biol. Evol. 4: 406–425.

Schöb, C., C. Armas, M. Guler, I. Prieto, F. Pugnaire. 2013. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. J. Ecol. 101: 753–762.

Silva, I. and H. González. 2001. Interception loss, throughfall and stemflow chemistry in pine and oak forests in northeastern Mexico. Tree Physiol. 21: 1009–1013.

Silvertown J, Araya Y, Gowing D. 2015. Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. Journal of Ecology 103:93-108

Souza, A., B. Amarilys and L. Solon. 2016. Quasi-neutral community assembly: Evidence from niche overlap, phylogenetic, and trait distribution analyses of a subtropical forest in South America. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 23: 1–10.

Staab, M., H. Bruelheide, W. Durka, S. Michalski, O. Purschke, C. Zhu and A. Klein. 2016. Tree phylogenetic diversity promotes host–parasitoid interactions. Proc. R. Soc. B 283: 20160275.

Shrestha R, Arora V, Melton J. 2016. The sensitivity of simulated competition between different plant functional types to subgrid-scale representation of vegetation in a land surface model. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences 121(3):809-828

Scholze M, Knorr W, Arnell N, Prentice I. 2006. A climate-change risk analysis for world ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences 103(35):13116-13120

Schröter D, Cramer W, Leemans R, Prentice I, Araùjo M, Arnell N, Bondeau A, Bugmann H, Carter T, Gracia C, de la Vega-Leinert A, Erhard M, Ewert F, Glendining M, House J, Kankaanpää S, Klein R, Lavorel S, Lindner M, Metzger M, Meyer J. 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. Science 310:1333-1337

Spitz J, Ridoux V, Brind'Amour A. 2014. Let's go beyond taxonomy in diet description: testing a trait-based approach to prey–predator relationships. Journal of animal ecology 83(5):1137-1148

Taylor G, Fletcher T, Wong T, Breen P, Duncan H. 2005. Nitrogen composition in urban runoff − implications for stormwater management. Water Res. 39, 1982–1989

Traveset A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores guts on germination: a review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 1/2: 151-190.

Vázquez M, Espitia E, Carballo A, Zepeda Bautista R, Vaquera H, Córdova L. 2011. Fertilización y Página 31 densidad de plantas en variedades de Amaranto (Amaranthus hypochondriacus L.). Rev. Mex de Ciencias Agrícolas. Vol. 2 (6): 855-866.

Valiente-Banuet, A, Rumebe A, Verdú M, Callaway R. 2006. Modern quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient tertiary lineages. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 103: 16812–16817.

Valiente-Banuet A, Verdú M. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. J. Ecol. 96: 489–494.

Valiente-Banuet A, Verdú M. 2013. Plant Facilitation and Phylogenetics. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 44(1):347-366

Van der Putten W. 2009. A multitrophic perspective on functioning and evolution of facilitation in plant communities. Journal of Ecology 97:1131-1138

Verdú M, Traveset A. 2004. Bridging meta–analysis and the comparative method: a test of seed size effect on germination after frugivores' gut passage. Oecologia 138:414–418.

Violle C, Nemergut D, Pu Z, Jiang L. 2011. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. Ecol. Lett. 14: 782–787.

Wilson, S. D. 1991. Variation in competition in eucalypt forests: the importance of standardization in pattern analysis. J. Veg. Sci. 2: 577–586.

Wiens J, & Graham C. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 36, 519–539

Windauer L, Martinez J, Rapoport D, Wassner D, Benech-Arnold R. 2011. Germination responses to temperature and water potential in Jatropha curcas seeds: a hydrotime model explains the difference between dormancy expression and dormancy induction at different incubation temperatures. Annals of botany, 265-273.

Xiang S, Xiaodong Z. 2014. Investigation of uncertainties of establishment schemes in dynamic global vegetation models, Adv. Atmos. Sci. 31:85-94