

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES

SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO



**“BANCO DE SEMILLAS, GERMINACIÓN Y PATRONES DE DISTRIBUCIÓN
DEL MATORRAL ESPINOSO TAMAULIPECO A PARTIR DE ÁRBOLES
AISLADOS”**

POR:

RENATA AIDE VALDES ALAMEDA

COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS CON ORIENTACIÓN EN MANEJO DE RECURSOS
NATURALES**

LINARES, NUEVO LEÓN.

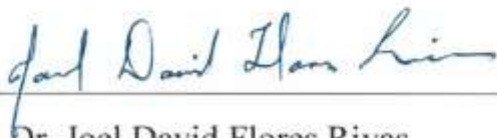
DICIEMBRE, 2023

**“BANCO DE SEMILLAS, GERMINACIÓN Y PATRONES DE DISTRIBUCIÓN
DEL MATORRAL ESPINOSO TAMAULIPECO A PARTIR DE ÁRBOLES
AISLADOS”**

Aprobación de Tesis



Dr. Enrique Jurado Ybarra
Director



Dr. Joel David Flores Rivas
Codirector



Dra. Marisela Pando Moreno
Asesora



Dr. José Israel Yerena Yamalle
Asesor



Dr. Andrés Eduardo Estrada Castellón
Asesor

Declaro que la presente investigación es original y se desarrolló para obtener el título de Doctor en Ciencias con Orientación en Manejo de Recursos Naturales en la Facultad de Ciencias Forestales. Donde se utilizó información de otros autores, se otorgan los créditos correspondientes.



Renata Valdés Alameda

De esta tesis han emanado dos manuscritos. Uno se encuentra publicado (Valdes-Alameda, R., Jurado, E., Flores, J., & Estrada, E. (2023). Banco de semillas del suelo bajo individuos aislados de especies arbóreas del Matorral Espinoso Tamaulipeco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 14(79), 31-57.) y el otro sometido (Sometido a *Acta Botánica Brasílica*: Valdes-Alameda, R., Jurado, E., Flores, J., & Estrada, E. (2023). Spatial relationship between seedlings, saplings, and adult trees according to dispersal syndromes in a semiarid thornscrub). Con la información obtenida se trabaja en dos manuscritos adicionales (1.- Sobrevivencia de plántulas bajo árboles aislados durante dos años y 2.- Comparación de métodos para el análisis de banco de semillas del suelo.), que en su momento serán sometidos a revistas científicas para su eventual publicación. No se presenta información de dichos manuscritos en esta tesis para evitar futuras implicaciones de plagio.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT; No. CVU: 694733) por brindarme la oportunidad, mediante una beca, de hacer lo que más me gusta. A todo el personal de la Facultad de Ciencias Forestales que de manera directa o indirecta facilitaron la realización de este trabajo y por ello fue posible cumplir una meta más.

Al Dr. Enrique Jurado, por la dirección de ese trabajo, pero principalmente por su apoyo, confianza, amistad y por enseñarme a aparentar que sé algo cada vez que aprendo que sé muy poco. Mi agradecimiento también por su comprensión, orientación y, sobre todo, paciencia para dar respuesta a mis preguntas (que nunca terminan) desde la licenciatura y espero que por un tiempo más. Además de ser una parte importante en mi formación profesional.

Mi agradecimiento también a la Dra. Marisela Pando por sus valiosos comentarios y detalladas observaciones que complementaron esta tesis. Al Dr. Eduardo Estrada por sus observaciones y ayuda para la identificación de plantas. Al Dr. Joel Flores, quien aportó interesantes comentarios y mucha ayuda en la redacción de manuscritos. Al Dr. Israel Yerena por sus objetivos y puntuales comentarios, haciendo más práctico y eficiente el trabajo. Gracias a todos por ser un excelente comité de tesis y dejarme explorar el quehacer científico a mi manera.

A mi mamá por todo su apoyo y esfuerzo, por enseñarme a nunca rendirme y a mi familia por siempre consentirme. A Juan Ángel, por su ayuda en el proceso de la toma de datos. A Jop, Jare y Jorge por su muy valiosa amistad, cariño y apoyo moral, que en su momento cada uno aportó. Gracias por escucharme cuando lo necesitaba y debatir conmigo cada tema que me pasó por la mente estando cerca y también a la distancia, gracias por compartir tan agradables momentos.



RESUMEN	1
ABSTRACT	2
CAPÍTULO 1.- INTRODUCCIÓN.....	3
CAPÍTULO 2.- ANTECEDENTES	5
2.1. Patrones de distribución de plantas	5
2.1.1. El estudio del patrón espacial de puntos para determinar la distribución de las plantas.....	6
2.2. La dispersión de semillas y la distribución de plantas en regeneración	7
2.3. Bancos de semillas del suelo	10
2.4. Dispersión, banco de semillas y distribución espacial en el matorral espinoso tamaulipeco.....	12
CAPÍTULO 3. JUSTIFICACIÓN.....	14
CAPÍTULO 4. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	15
4.1. Hipótesis.....	15
4.2. Objetivos generales.....	15
4.2.1. Objetivos específicos.....	16
CAPÍTULO 5.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
5.1. Composición y distribución espacial del banco de semillas del suelo.	16
5.1.1. Área de estudio	16
5.1.2. Metodología de muestreo de banco de semillas	17

5.1.3.	Análisis	18
5.2.	Distribución espacial de la vegetación arbórea y arbustiva.....	18
5.2.1.	Área de estudio.	18
5.2.2.	Recopilación de datos de coordenadas para análisis de patrones de puntos.	19
5.2.3.	Análisis	20
	Identificación de heterogeneidad ambiental en patrones de puntos. -	20
	Análisis de patrones espaciales y funciones de resumen.-.....	21
	Modelos nulos.....	22
CAPÍTULO 6.- RESULTADOS.....		27
6.1.	Banco de semillas	27
6.2.	Distribución espacial de la vegetación	35
CAPÍTULO 7.- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....		43
7.1.	Bancos de semilla del suelo.....	43
7.2.	Distribución espacial de la vegetación	45
LITERATURA CONSULTADA.....		51

Índice de Tablas

Tabla 1. Funciones seleccionadas con el modelo nulo comparadas para responder cada pregunta.	24
Tabla 2.- Composición de especies del banco de semillas, hábito de crecimiento, origen y síndrome de dispersión asignado.	27
Tabla 3. Especies encontradas en el sitio de estudio, nombre común, número de individuos y síndrome de dispersión.	35

Índice de figuras

Figura 1.- Clasificación por agentes de dispersión y sus divisiones según la forma de transporte y la forma o tipo de diáspora.	9
Figura 2.- Mapa de ubicación del área de muestreo.	20
Figura 3. Hábito de las especies y su tipo de dispersión.	32
Figura 4. Densidad promedio de plántulas bajo cada especie. Los datos de densidad están redondeados al número entero más cercano. Las barras de error representan la desviación estándar.	33
Figura 5. Densidad promedio de plántulas de arbóreas y herbáceas bajo cada especie. Los datos de densidad están redondeados al número entero más cercano. Las barras de error representan la desviación estándar.	34
Figura 6.- Asociación espacial entre todas las plantas jóvenes y adultas en el sitio de estudio. La línea negra con círculos rellenos muestra la función de correlación de pares $g_{12}(r)$ de los datos observados. La línea gris continua muestra los valores esperados de $g_{12}(r)$ bajo un proceso de Poisson heterogéneo con un ancho de banda de 10 m. La línea roja discontinua representa los valores de las simulaciones globales y la bondad de ajuste ($P < 0.05$).	38
Figura 7. Relación espacial entre las plántulas y juveniles dispersadas por animales alrededor de árboles adultos con una dispersión similar. La línea negra y los círculos rellenos muestran la función de correlación de pares $g_{12}(r)$ a partir de los datos observados. Las líneas grises representan los valores esperados de $g_{12}(r)$ bajo un proceso de Poisson heterogéneo con un ancho de banda de 10 metros. Las líneas rojas discontinuas representan valores de simulaciones globales y la bondad de ajuste ($P = 0.01$).	39
Figura 8. Asociación espacial entre árboles adultos no dispersados por animales y plántulas y juveniles zoócoras. La línea negra y los círculos rellenos muestran la función de correlación de pares $g_{12}(r)$ a partir de los datos observados. Las líneas grises representan los valores esperados de $g_{12}(r)$ bajo un proceso de Poisson heterogéneo con un ancho de banda de 10 metros. Las líneas rojas discontinuas representan valores de simulaciones globales y la bondad de ajuste ($P < 0.01$).	40
Figura 9. Métricas de diversidad para todas las plántulas alrededor de árboles adultos zoócoros. A) Índice de Simpson espacialmente explícito $\beta(r)$ y B) relación individual especie-área calculada (ISAR). Análisis multivariado con dos patrones, 1) árboles adultos y 2) todas	

las plántulas y juveniles. El modelo nulo fue el desplazamiento toroidal local con $R = 10$ metros. Las líneas negras muestran las funciones de resumen con los datos observados. Las líneas rojas discontinuas representan valores de bondad de ajuste.41

Figura 10. Métricas de diversidad para todas las plántulas alrededor de árboles adultos no dispersados por animales. A) Índice de Simpson espacialmente explícito $\beta(r)$ y B) relación individual especie-área calculada para árboles adultos no zoócoros y todas las plántulas y juveniles. Análisis multivariado con dos patrones, 1) árboles adultos y 2) todas las plántulas y juveniles. El modelo nulo fue el desplazamiento toroidal local con $R = 10$ metros. Las líneas negras muestran las funciones resumen de los datos observados. Las líneas rojas discontinuas representan valores de bondad de ajuste.....42

Resumen

La recuperación de la vegetación después de la degradación está vinculada al proceso de reclutamiento de plantas; por lo tanto, la dispersión de semillas hacia sitios degradados es particularmente importante para las especies que se propagan por semillas. Mediante la dispersión, las semillas son trasladadas por distintos vectores en el espacio y pueden germinar inmediatamente o formar parte del banco de semillas del suelo donde permanecerán hasta que las condiciones sean adecuadas para la germinación. Entonces, la dispersión de frutos y semillas determina, en parte, la distribución espacial de la vegetación. Se exploró la relación de la distribución espacial de las plantas del matorral con su síndrome de dispersión en el banco de semillas y en juveniles y adultos. La hipótesis general fue que las especies con dispersión animal se encontrarían juntas con más frecuencia de lo esperado en comparación con especies con otros síndromes de dispersión, tanto en el banco de semillas y como en las plantas establecidas. Para el banco de semillas se encontró una variación estacional de la densidad y riqueza promedio, siendo mayor en los bancos de semilla germinados en otoño y *Neltuma laevigata* y *Diospyros texana*, ambas especies de dispersión animal, tuvieron mayor riqueza de especies en los bancos colectados bajo sus copas, pero la densidad solo fue mayor bajo *N. laevigata*. Por otro lado, se encontró un patrón de distribución espacial en el que las plantas juveniles se encuentran con mayor frecuencia agrupadas alrededor de todos los árboles adultos, pero las plantas con otros tipos de dispersión solamente tienen este patrón cuando están cerca de especies de dispersión similar. La distribución de las plantas en regeneración fue diferente según su tipo de dispersión, lo que permite inferir posibles interacciones futuras entre las plantas e incluso entre plantas y dispersores. La información presentada aquí destaca la influencia de los procesos de dispersión en la dinámica de regeneración de plantas y enfatiza la necesidad de investigación adicional para comprender hasta qué punto estos procesos impulsan la composición de las comunidades maduras.

Abstract

The recovery of vegetation after degradation is linked to the plant recruitment process; therefore, seed dispersal to degraded sites is particularly crucial for seed-propagated species. Through dispersal, seeds are transported by various vectors in space, they can either germinate at once or become part of the soil seed bank where they will remain until conditions are suitable for germination. Thus, the dispersal of fruits and seeds partly determines the spatial distribution of vegetation. The study examined the correlation between the spatial arrangement of shrub vegetation and their dispersal characteristics, encompassing the initial phase of the seed reservoir as well as the juvenile and adult stages. The general hypothesis was that species with animal dispersal would be found together more frequently than expected compared to species with other dispersal syndromes. For the seed bank, a seasonal variation in average density and richness was found, with higher values in seed banks germinated in autumn. Both *N. laevigata* and *D. texana*, which are animal-dispersed species, had higher species richness in the seed banks collected under their canopies, but only *N. laevigata* had higher density. On the other hand, the spatial distribution pattern was identified where juvenile plants were more frequently clustered around all adult trees, but plants with other types of dispersal only exhibited this pattern when they were near species with similar dispersal. Distribution of regenerating plants differed according to their dispersal type, allowing for inferences of potential future interactions among the plants and even between plants and their dispersers. The information presented here highlights the influence of dispersal processes on the dynamics of plant regeneration and emphasizes the need for further research to understand the extent to which these processes drive the composition of mature communities.

Capítulo 1.- Introducción

En las plantas, organismos sésiles, los frutos y semillas para muchas especies son la única forma de promover el movimiento o la colonización de nuevos espacios, a esto se le llama dispersión. Las semillas pueden ser trasladadas en longitud, latitud y altura (Naoe *et al.*, 2016), además pueden, en una especie de viaje en el tiempo para sus genes, permanecer muchos años en el suelo y luego germinar, en lo que se conoce como banco de semillas (Saatkamp *et al.*, 2014). El proceso de dispersión es uno de los más importantes para la sobrevivencia de las plantas, ya que determina su distribución espacial, la tasa de crecimiento de las poblaciones, cómo responden a los cambios ambientales, promueve el flujo de genes entre poblaciones, en especial para las plantas que se regeneran por semillas, y además involucra interacciones con el medio biótico y abiótico de las cuales dependen muchas especies vegetales y animales (Levin y Muller-Landau, 2000). Aunado a lo anterior, la recuperación de la vegetación después de la degradación está vinculada al proceso de reclutamiento de plantas; por lo tanto, la dispersión de semillas hacia sitios degradados es particularmente importante para su recuperación (Schupp *et al.*, 2010).

La distribución espacial de las plantas se ha analizado para entender mejor los procesos ecológicos que pudieron haber causado los diferentes patrones y probar teorías acerca de esto, así como para inferir la escala en la cual los procesos tendrían influencia (Wiegand y Moloney 2004). Con frecuencia se interpreta a la distribución agrupada como un patrón característico que resulta de procesos de dispersión dirigida por animales (McIntire y Fajardo, 2009). Esto se debe a que los animales tienden a depositar semillas en sitios más predecibles que los vectores como el viento y la escorrentía del agua (Spiegel y Nathan, 2012). Lo que sucede en este proceso, es que las plantas con frutos atractivos para animales suelen ser visitadas por distintas especies que al realizar sus actividades depositan las semillas bajo las copas de los árboles al defecar (DeMars *et al.*, 2010). Como resultado, las semillas dispersadas por animales son depositadas con mayor frecuencia cerca de árboles con dispersión similar que bajo aquellos con diferente mecanismo de dispersión (Saatkamp *et al.*, 2014).

Los árboles aislados, que son aquellos que quedan en pie después de un disturbio o intencionalmente se dejan en áreas deforestadas, y los pequeños grupos remanentes de plantas, se investigan en diversos ecosistemas y se identifican como elementos importantes en el

paisaje, por su rol en la dinámica de regeneración y restauración ecológica a través de su papel en la dispersión (Guevara *et al.*, 2005). Los paisajes donde predominan árboles aislados en el matorral espinoso tamaulipeco son muy comunes, pues es un tipo de vegetación altamente fragmentado debido a que se han desmontado grandes áreas para establecer potreros y cultivos (Jiménez *et al.*, 2009; Molina *et al.*, 2013). En esta región del noreste de México, el diseño y ejecución de las prácticas de recuperación de zonas degradadas se puede beneficiar de la comprensión e identificación de aquellas interacciones que sustentan la diversidad y la estructura de la vegetación, al utilizar dicha información para mejorar la selección de especies clave que puedan acelerar la regeneración y restauración del ecosistema (Genes y Dirzo 2022). Además, tradicionalmente en las comunidades perturbadas la degradación se evalúa solamente por el estado de la vegetación en pie, mientras que se olvida que el análisis de las semillas almacenadas en el suelo brinda información crucial para conocer la dinámica vegetal, interpretar el estado de conservación y determinar el potencial de recuperación de las plantas (Ferrandis, 2019; Ma *et al.*, 2021). Por lo tanto, la mejora del conocimiento de las reservas de semillas en zonas perturbadas permitirá predecir la comunidad vegetal futura.

Este trabajo tiene como objetivo explorar la relación entre la distribución espacial de las plantas en diferentes etapas del desarrollo y su síndrome de dispersión, para determinar si este último tiene una influencia perceptible sobre los sitios donde se establecen las plantas de matorral y sus posteriores interacciones. Se espera que las especies con dispersión animal se encuentren juntas con más frecuencia de lo esperado. Dado que el tema se aborda desde distintas fases del desarrollo, se emplean métodos diferentes para cada fase estudiada, esperando mayor densidad de semillas de dispersión animal junto a árboles con el mismo tipo de dispersión mientras que, por otro lado, se espera una distribución agrupada para plantas juveniles y adultas de dispersión zoócora.

Capítulo 2.- Antecedentes

2.1. Patrones de distribución de plantas

La organización de los individuos en una comunidad se clasifica por su patrón de distribución espacial, estos patrones pueden ser aleatorio, regular o agrupado (Krebs, 1985; Smith *et al.*, 2008). La variabilidad en la organización espacial de los individuos se debe a una serie de procesos actuando a diferentes escalas temporales y espaciales. Entre ellos, se encuentran procesos históricos geológicos como glaciaciones o movimientos tectónicos, ecológicos como las interacciones inter e intraespecíficas y hasta culturales como las diversas técnicas de aprovechamiento de los recursos naturales (Krebs, 1985; Bravo, 2003; Smith *et al.*, 2008). La distribución espacial de las plantas se ha analizado para entender mejor los procesos ecológicos que pudieron haber causado los diferentes patrones y probar teorías acerca de esto, así como para inferir la escala en la cual los procesos tendrían influencia. Debido a sus características se han asociado algunos procesos ecológicos a cada tipo de distribución (Thomas, 1975):

- A) Aleatorio. Individuos distribuidos al azar dentro de un espacio determinado donde la presencia de un individuo en cierto punto no afecta la posición de otro.
- B) Regular. Todos los individuos tienen una distancia similar entre ellos. Generalmente se asocia a una fuerte competencia, o a prácticas de manejo y/o reforestación.
- C) Agrupado. Todos los organismos en un área se encuentran en grupos, alternando con espacios abiertos. Es común que se asocie con interacciones como la facilitación, la falta de homogeneidad en el sitio o el tipo de reproducción y dispersión de los individuos.

Aunque los patrones de distribución están relacionados con algunos procesos ecológicos no siempre es fácil determinar si estos procesos tienen lugar, los principales problemas son (McIntire y Fajardo, 2009; Wiegand y Moloney, 2014):

- 1) Diferentes procesos pueden causar el mismo patrón de distribución.

- 2) La interacción de diversos procesos ecológicos puede modificar los patrones a lo largo del tiempo de forma compleja.
- 3) Procesos conocidos pueden causar patrones aleatorios.
- 4) Procesos que son el resultado y no causante de la distribución espacial.

Es por eso que actualmente se recomienda un análisis más específico integrando hipótesis hechas *a priori* y características detalladas de los individuos que se estudian que permitan inferir adecuadamente, o con mayor precisión, los procesos que llevan a los individuos a ubicarse en un espacio (Schurr *et al.*, 2004; Wiegand y Moloney, 2014).

2.1.1. *El estudio del patrón espacial de puntos para determinar la distribución de las plantas*

El análisis de patrones de puntos es una herramienta valiosa para examinar la distribución espacial de las plantas en relación con varios factores bióticos y abióticos, proporcionando información sobre sus influencias (Illian *et al.*, 2008). Este análisis trabaja con la distribución de puntos (ej. plantas) en el espacio y describe el tipo de patrones que siguen los puntos dentro de una ventana de observación (Illian *et al.*, 2008, Velázquez *et al.*, 2016). Comúnmente se utiliza un número o una función de resumen estadístico que describirá brevemente el patrón de puntos estudiado (ej. Función de correlación de pares, K Ripley, entre otros), que luego es comparado con un modelo nulo para comprobar las hipótesis (Ej. Proceso homogéneo o heterogéneo de Poisson; Velázquez *et al.*, 2016). El modelo nulo crea un patrón espacial que se esperaría en ausencia de un proceso ecológico particular al aleatorizar los datos (Gotelli y Graves, 1996). Para comparar estadísticamente el patrón observado con el patrón creado por el modelo nulo, las simulaciones de Monte Carlo son las más ampliamente usadas, realizando múltiples simulaciones de cada patrón y comparando los valores de suma estadísticos para determinar si son similares (Baddeley *et al.*, 2014).

El análisis de patrones incorpora información cuantitativa y cualitativa sobre los objetos estudiados, como supervivencia, etapa de vida, tamaño y condición. Por lo tanto, los puntos del patrón sirven como un archivo ecológico que contiene información sobre los procesos que impactan la estructura y función del ecosistema (Velázquez *et al.*, 2016). Se ha logrado explicar al menos una parte de la dinámica de diversas comunidades vegetales usando este

enfoque analítico. Por ejemplo, en una zona árida en Israel, se determinó que el reclutamiento de *Ochradenus baccatus* bajo *Acacia raddiana* y *A. tortilis* está impulsado por la dispersión mediada por aves (Spiegel y Nathan, 2012). En un bosque templado, en Suecia, diferentes especies dispersadas por animales también tuvieron una distribución agregada y no mostraron competencia, sugiriendo una dinámica de dispersión dirigida como el principal proceso causal de la distribución de plantas (Arnell *et al.*, 2021). Por otro lado, también se han explorado preguntas sobre interacciones intra e interespecíficas que sustentan la riqueza de especies, así como la distribución espacial y temporal de la diversidad (Nguyen *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2020), el papel de una determinada especie dentro de las comunidades (Schleicher *et al.*, 2011) e incluso sobre factores abióticos que intervienen en la ubicación de las plantas (John *et al.*, 2007; Ben-Said 2021).

2.2. La dispersión de semillas y la distribución de plantas en regeneración

La recuperación de la vegetación después de la degradación está vinculada al proceso de reclutamiento de plantas; por lo tanto, la dispersión de semillas hacia sitios degradados es particularmente importante para las especies que se propagan por semillas (Schupp *et al.*, 2010).

Las plantas se dispersan a través de diversas unidades o estructuras llamadas diásporas o propágulos que son trasladadas y generan nuevos individuos en otro sitio (Cousens *et al.*, 2008), estas pueden ser esporas, tubérculos, bulbos, rizomas, plántulas, partes vegetativas, frutos o semillas (van der Pijl 1982). La dispersión permite que las especies vegetales se muevan en longitud, latitud y altura, usualmente metros, aunque algunas logran trasladarse unos cuantos kilómetros (Naoe *et al.*, 2016). Para desarrollar las unidades de dispersión se invierten recursos, lo que genera costos energéticos, de tiempo, riesgo y oportunidad para las plantas (Bonte *et al.*, 2012), por lo que una de las principales cuestiones generadas en el estudio de la ecología de la dispersión es: ¿Cuál es la ventaja de dispersarse? Hay tres hipótesis principales para esta pregunta (Howe y Smallwood, 1982), y aunque al principio eran ventajas teóricas, con el tiempo se ha encontrado evidencia de cada una de ellas: 1) El escape de la mortalidad, que se refiere a que los nuevos individuos tienen más probabilidades

de sobrevivir cuanto más lejos estén de la planta madre, porque así se evita la competencia intraespecífica o la depredación (Howe y Miriti 2000), 2) La colonización, que sugiere que las plantas se dispersan a tal distancia que alguna diáspora estará en algún momento en un lugar adecuado para crecer y reproducirse en nuevos hábitats y 3) la dispersión directa o dirigida, que implica que los propágulos son llevados por un vector específico hasta sitios donde hay más probabilidades de establecerse (Wenny, 2001). El movimiento de una diáspora podría tener una o más de estas ventajas, según la especie y su estrategia de dispersión.

La observación y medición directa del movimiento de las diásporas con frecuencia tiene dificultades, entre las más citadas se encuentra la distancia que las semillas son trasladadas por el viento o los animales (Levey *et al.*, 2008) y el flujo de genes (Burczyk *et al.*, 2004). Debido a los obstáculos metodológicos, es común que se utilice la clasificación de síndromes de dispersión (Figura 1), que se basa en que los frutos y semillas tienen características físicas y químicas que promoverían el movimiento mediado por distintos agentes bióticos y abióticos, para inferir el agente dispersor y así estudiar las comunidades de plantas. Por ejemplo, los frutos carnosos para la dispersión por animales (zoocoria), frutos explosivos que dispersa la planta misma (autocoria), cavidades que confieren flotabilidad para el movimiento por el agua (hidrocoria), semillas muy pequeñas para trasladarse con el viento (anemocoria) o muy pesadas para caer inmediatamente por gravedad (barocoria) (van der Pijl, 1982).



Figura 1.- Clasificación por agentes de dispersión y sus divisiones según la forma de transporte y la forma o tipo de diáspora.

Los estudios de dispersión dirigida se centran en la zoocoria, ya que los animales tienden a depositar semillas en sitios más predecibles que los vectores como el viento y la escorrentía del agua (Spiegel y Nathan, 2012). Lo que sucede en este proceso, es que las plantas con frutos atractivos para animales suelen ser visitadas por distintas especies que al realizar sus actividades depositan las semillas bajo las copas de los árboles al defecar (DeMars *et al.*, 2010). Como resultado, las semillas dispersadas por animales son depositadas con mayor frecuencia cerca de árboles con dispersión similar que bajo aquellos con diferente mecanismo de dispersión (Saatkamp *et al.*, 2014). Se han encontrado ciertas tendencias sobre la distribución de plantas zoócoras, por ejemplo, se describe una correlación entre la precipitación y la frecuencia de estas especies (Correa *et al.*, 2015). También, se considera que a menor latitud aumenta el número de especies de plantas dispersadas por animales (Moles, 2007) así como en zonas con más frugívoros (Correa *et al.*, 2015) y conforme aumenta la altitud en algunas zonas tropicales y semiáridas (Velázquez-Escamilla *et al.*, 2019; dos Santos *et al.*, 2020; Pragasan, 2021). Además, el proceso de dispersión dirigida es estudiado con

mayor frecuencia en las selvas o bosques húmedos, probablemente porque hay más especies zoócoras que en otros (Gentry, 1982; Willson *et al.*, 1990). Sin embargo, en áreas perturbadas de zonas semiáridas o bosques secos, la dispersión por animales y la acumulación de semillas bajo árboles aislados también ocurre (Filazzola *et al.*, 2019; Martínez-López, 2019).

Los árboles aislados, que son aquellos que quedan en pie después de un disturbio o intencionalmente se dejan en áreas deforestadas, y los pequeños grupos remanentes de plantas, se investigan en diversos ecosistemas y se identifican como elementos importantes en el paisaje, por su rol en la dinámica de regeneración y restauración ecológica a través de su papel en la dispersión (Guevara, *et al.*, 2005). Por ejemplo, se registra que son el centro de procesos de dispersión dirigida al funcionar como sitios de protección de pequeños mamíferos, además de percha y anidación para poblaciones de aves (DeMars *et al.*, 2010) y, en consecuencia, funcionan como depósitos de semillas (Manning *et al.*, 2006) y plantas nodriza (Flores y Jurado 2003). También se acumulan semillas trasladadas por escorrentía (Thompson *et al.*, 2014) y por el viento (Bullock y Moy, 2004). Es por eso que, las características como el tamaño, la especie y el tipo de dispersión de los árboles influyen de manera diferente en los patrones de la lluvia de semillas y la posterior formación de bancos de semillas (Laborde *et al.*, 2008; Charles *et al.*, 2019; Miranda *et al.*, 2019; Erfanzadeh *et al.*, 2020).

2.3. Bancos de semillas del suelo

Mediante la dispersión y la lluvia de semillas ocurre la llegada de éstas al suelo, mientras que, con la germinación, depredación y la muerte por patógenos son eliminadas del mismo (Fenner y Thompson, 2005), aquellas que permanecen viables, forman el banco de semillas del suelo (Csontos, 2007). Este almacén de semillas constituye la estrategia mediante la cual muchas especies de plantas enfrentan los periodos poco favorables para su reclutamiento y es dinámico en espacio y tiempo (Fenner y Thompson, 2005). En espacio, los frutos y las semillas llegan a diferentes sitios según su agente dispersor (van der Pijl, 1982). En el tiempo, las semillas pueden permanecer almacenadas en el suelo mediante la latencia, que es el retraso en la germinación debido a características físicas y/o fisiológicas en sus estructuras o simplemente porque no tienen las condiciones ambientales adecuadas (Baskin y Baskin,

2004). Según el tiempo que las semillas se encuentren viables en el suelo se puede distinguir entre bancos de semillas transitorios, que son las semillas que no viven hasta la segunda temporada de germinación después de la maduración y los bancos persistentes, que son conformados por semillas que viven hasta la segunda temporada de germinación o posteriores según Walck *et al.* (2005), la mayoría de las comunidades de plantas tienen una mezcla de ambos (Saatkamp *et al.*, 2014). Debido a esta dinámica en la formación de las reservas de semillas, estas pueden contener las especies presentes en la vegetación o que estuvieron presentes antes de un disturbio y en áreas cercanas (Bossuyt y Honnay, 2008). Por lo tanto, son fundamentales en la dinámica vegetal, constituyendo una importante etapa de la regeneración, pues en el banco de semillas se almacenan las especies de plantas que potencialmente se establecerán (De Souza Maia *et al.*, 2006).

La mayoría de las investigaciones sobre el estado y las variaciones temporales y espaciales del banco de semillas se abordan estudiando características básicas como la densidad, diversidad o riqueza de éste. Las principales formas de extraer la información sobre el número de semillas y las especies a las que pertenecen se dividen en (Piudo y Cavero-Remon, 2005; Gonzalez y Ghermandi, 2012; Zepeda-Gómez *et al.*, 2015):

1.- Métodos de separación. Consiste en la colecta de muestras de suelo y la posterior separación de este junto al material orgánico de las semillas mediante lavados o directamente con tamices de diferentes tamaños. La principal ventaja es que las semillas que están en latencia pueden ser contabilizadas, además el volumen de la muestra se va reduciendo y esto facilita el trabajo, aun así, tiene como desventaja que la identificación de semillas con frecuencia implica experiencia y que es necesaria una prueba de viabilidad posterior.

2.- Métodos de emergencia. Consiste en la colecta de muestras para colocarlas en un ambiente controlado (ej. invernadero), donde las plántulas que emergen pueden ser contadas e identificadas. La principal ventaja es que se pueden identificar especies con semillas muy pequeñas que podrían pasar desapercibidas con el método de separación, sin embargo, una desventaja es que se podría subestimar la cantidad de semillas o especies al requerir condiciones particulares para la germinación y emergencia.

La decisión sobre el método de muestreo empleado está relacionada, entre otras cosas, con las herramientas disponibles, los objetivos plantados, el presupuesto, así como con el tiempo y

la experiencia de las personas involucradas. Debido a las metodologías descritas, actualmente conocemos características de los bancos de semillas alrededor del mundo y es posible hacer algunas generalizaciones que nos permiten entender una parte de la dinámica de la regeneración de las comunidades vegetales. Por ejemplo, a gran escala, se muestra una riqueza menor a latitudes más altas (Jabot y Pottier, 2017). Las variaciones temporales también se presentan, especialmente en ciertos ecosistemas, por ejemplo, para zonas áridas y semiáridas es frecuente que se registre un aumento de semillas después de temporadas lluviosas (Santos *et al.*, 2010) o años inusualmente húmedos (Pugnaire y Lázaro, 2000; Quevedo-Robledo *et al.*, 2010) y la densidad puede ser mayor después de la dispersión y menor después de la emergencia de plántulas (Caballero *et al.*, 2005). La variación vertical se registra con una disminución en la densidad de semillas al aumentar la profundidad del suelo (Quevedo-Robledo *et al.*, 2010). Por último, también entre microhábitats de una comunidad podemos encontrar diferencias en la composición del banco, por ejemplo, una mayor densidad de semillas en sitios donde éstas pueden quedar atrapadas, como bajo árboles aislados, rocas, hierba o depresiones en el suelo (DeFalco *et al.*, 2009; Burmeier *et al.*, 2010; Dreber y Esler, 2011), así como en sitios más frecuentemente visitados por los dispersores debido a la dispersión dirigida (Saatkamp *et al.*, 2014).

2.4. Dispersión, banco de semillas y distribución espacial en el matorral espinoso tamaulipeco.

El matorral espinoso tamaulipeco está situado en una zona semiárida en el noreste de México y es un tipo de vegetación altamente fragmentado pues se han desmontado grandes áreas para establecer potreros y cultivos, dejando una matriz de vegetación inducida con pequeños parches remanentes de vegetación nativa, así como árboles aislados de diferentes especies (Jiménez *et al.*, 2009; Molina *et al.*, 2013). Se han contabilizado alrededor de 160 especies (Foroughbakhch *et al.*, 2013) presentes en este tipo de vegetación. Aquellas especies que se encuentran en el matorral denso suelen ser *Helietta parvifolia* (Gray) Benth, *Havardia pallens* (Benth.) Britton y Rose, *Randia rhagocarpa* Standl., *Eysenhardtia polystachya* (Ortega) Sarg., *Sideroxylon celastrinum* (Kunth) T.D.Penn, entre otras (García y Jurado, 2008; Valdez *et al.*, 2018). Mientras que las especies más abundantes en las zonas de matorral

regenerado son *Leucophyllum frutescens* (Berland.) I.M.Johnst., *Havardia pallens*, *Zanthoxylum fagara* (L.) Sarg., *Mimosa zygophilla* Benth y *Neopringlea integrifolia* (Hemsl.) S. Wats. En este tipo de vegetación, se han estudiado las relaciones entre la distribución vegetal y la perturbación, factores abióticos (Jurado *et al.*, 2006) y algunos bióticos (Valdes-Alameda *et al.*, 2021; Jurado *et al.*, 2022). La distribución espacial de las plantas se ha descrito siguiendo un patrón agregado en zonas sin registro de remoción total de la vegetación, como la vegetación de otras zonas áridas y semiáridas (Mora-Donjuán *et al.*, 2016).

Si bien se conocen los efectos de un microclima más adecuado debajo de las plantas adultas para la germinación y el establecimiento (Flores y Jurado, 2003), el proceso de dispersión por el cual las semillas llegan a estos sitios y los agentes involucrados en la dispersión se conocen indirectamente por los hay estudios que describen las preferencias dietéticas de los animales por los frutos (García Salas, 1999; López Soto, 2005; Lewis *et al.*, 2012), sin embargo, estos no abordan la viabilidad de las semillas o el sitio donde son depositadas. Aun con la presencia de un vacío de información que nos indique cuáles son los dispersores de cada especie vegetal, las asociaciones planta-dispersor se reconocieron con base en síndromes de dispersión de las plantas nativas del matorral (Jurado *et al.*, 2001). No todas las especies se han clasificado por síndrome de dispersión, se registran 6 especies con frutos explosivos (autocoras), 37 con adaptaciones para la dispersión animal (zoócoras), 31 con características de dispersión por el viento (anemócoras) y 43 especies no tienen características claramente asociadas a algún vector de dispersión, son llamadas no asistidas (Jurado *et al.*, 2001). Los frutos con características zoócoras en esta región representan una mayor cantidad de especies con este tipo de dispersión que en otras zonas semiáridas (Jurado *et al.*, 2001), sin embargo, la influencia de factores bióticos de las plantas como su tipo de dispersión en la regeneración está escasamente estudiada.

Por otro lado, los bancos de semilla se han analizado para comparar sus características entre áreas con costras biológicas del suelo y sin ellas (Pando-Moreno *et al.*, 2010) y para determinar su distribución en el borde y dentro de fragmentos de vegetación (Valdes-Alameda *et al.*, 2021). Mientras que el papel de los árboles aislados en el matorral se estudió para identificar que hay una menor tasa de remoción de semillas bajo estos árboles que bajo la vegetación densa (Jurado *et al.*, 2006). Además, se determinó que hay una mayor producción

de frutos en árboles aislados de *Neltuma laevigata* (antes *Prosopis laevigata*) que los individuos de la misma especie que están en la vegetación densa (Cuéllar-Rodríguez y Jurado, 2016).

Capítulo 3. Justificación

El estudio de la influencia de los síndromes de dispersión en la distribución de las plantas aporta información para inferir hipótesis sobre interacciones que pueden no ser tan evidentes, como aquellas que se encuentra entre planta-animal, pero que determinan las respuestas de las plantas a las perturbaciones (Tamme *et al.*, 2014). En el matorral espinoso tamaulipeco la dispersión es un proceso poco estudiado pero que parece estar influyendo en la distribución de las plantas de frutos zoócoros y, debido a la abundancia de estas últimas, es importante determinar el papel de esta interacción en la dinámica de la comunidad. Además, el diseño y ejecución de las prácticas de recuperación de áreas de matorral degradado se puede beneficiar de la comprensión e identificación de interacciones que sustentan la diversidad y la estructura de la vegetación al utilizar la información para mejorar la selección de especies clave que puedan acelerar la regeneración y restauración del ecosistema (Genes y Dirzo 2022).

Por otro lado, tradicionalmente en las comunidades perturbadas la degradación se evalúa solamente por el estado de la vegetación en pie, mientras que se olvida que el análisis de las semillas almacenadas en el suelo brinda información crucial para conocer la dinámica vegetal, interpretar el estado de conservación y determinar el potencial de recuperación de las plantas (Ferrandis, 2019; Ma *et al.*, 2021). Por lo tanto, la mejora del conocimiento de las reservas de semillas en zonas perturbadas permitirá predecir la comunidad vegetal futura.

Es común que el mejor sitio para que una semilla germine no sea el más adecuado para que la plántula o juvenil sobreviva, lo cual tiene influencia en los patrones de distribución espacial de la vegetación, es decir que con frecuencia hay una falta de correspondencia entre las distintas etapas del reclutamiento, que si no es analizada puede llevar a la elaboración de inferencias erróneas (Schupp y Fuentes, 1995). Es por eso por lo que en este trabajo se analiza la distribución espacial de plantas en distintas etapas de la regeneración, desde el banco de

semillas y la germinación de éstas hasta las plantas juveniles y adultas, mediante diferentes metodologías y enfoques, para determinar si el síndrome de dispersión de las especies estudiadas puede influir en la ubicación donde se establecen.

Capítulo 4. Hipótesis y objetivos

4.1. Hipótesis

- Los bancos de semillas que se forman bajo especies con dispersión zoócora, tienen mayor riqueza y densidad de semillas que el banco formado bajo especies con otro síndrome de dispersión
- Se espera que la composición de los bancos sea variable entre las estaciones.
- Las plántulas y los árboles jóvenes dispersados por animales se agrupan alrededor de cualquier árbol adulto, con una mayor concentración alrededor de los adultos dispersados por animales.
- La distribución de plántulas y árboles jóvenes no zoócoros también es agrupada pero solo debajo de los individuos conespecíficos.

4.2. Objetivos generales

Analizar el banco de semillas del suelo encontrado en un área fragmentada mediante el método de emergencia de plántulas, además de determinar si bajo ciertas especies se forma un banco de semillas más diverso y abundante.

Determinar la distribución de las plantas juveniles y adultas de matorral en un área fragmentada mediante el análisis de patrones de puntos y analizar las relaciones de la distribución con el síndrome de dispersión de las especies.

4.2.1. *Objetivos específicos.*

- Identificar las especies presentes en el banco de semillas del suelo encontrado bajo copas de árboles adultos.
- Calcular la riqueza y diversidad del banco de semillas del suelo colectados en diferentes años y estaciones en un área de matorral fragmentada.
- Determinar si la riqueza y diversidad de semillas en el suelo es diferente bajo las copas de individuos adultos de *Neltuma laevigata*, *Diospyros texana*, *Yuca filifera*, *Vachellia farnesiana* y *Parkinsonia aculeata*.
- Identificar las especies que se encuentran en un área en regeneración del matorral, así como su síndrome de dispersión.
- Determinar la distribución espacial de plantas juveniles y adultas de un área con matorral espinoso tamaulipeco en regeneración.
- Explorar las relaciones entre la distribución de especies leñosas con distintos síndromes de dispersión utilizando análisis de patrones de puntos.
- Analizar si las especies con una dispersión similar se encuentran agrupadas con más frecuencia de lo esperado.

Capítulo 5.- Materiales y métodos

5.1. Composición y distribución espacial del banco de semillas del suelo.

5.1.1. *Área de estudio*

El área de estudio se ubica dentro de las instalaciones de la Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, en el municipio de Linares, Nuevo León. Tiene las coordenadas: 24° 47' 43.00'' N 99°32' 29.51''O y una elevación de 379 msnm. El clima de la región es semicálido subhúmedo con lluvias en verano, descrito como Bs hw(w) según la clasificación de Köppen modificada por García (2004). Las lluvias son irregulares entre mayo

y junio y entre septiembre y octubre, presentándose también dos periodos de sequía uno corto en verano y uno largo en invierno (Foroughbakhch *et al.*, 2013). La temperatura media anual es 23.7 °C y la precipitación media alcanza los 810 mm (Martínez-Adriano *et al.*, 2021). El área tiene 40 hectáreas y consiste en parcelas de pastoreo rotativo de bovinos, con árboles aislados de diferentes especies que fueron dejados en pie al desmontar. La vegetación anterior al desmonte y que está presente en las zonas alledañas es matorral espinoso tamaulipeco.

5.1.2. Metodología de muestreo de banco de semillas

Las especies seleccionadas fueron mezquite (*Neltuma laevigata*), chapote blanco (*Diospyros texana*) y yuca (*Yucca filifera*), que tienen dispersión zoócora, además de huizache (*Vachellia farnesiana*) y retama (*Parkinsonia aculeata*), que por las características de sus frutos están clasificadas como no asistidas, es decir que sus frutos carecen de rasgos evidentes que se relacionen con un síndrome de dispersión (Jurado *et al.*, 2001a). Los criterios para seleccionar 10 individuos de cada especie fueron: 1) no tener ningún otro individuo arbóreo adulto o fructificando en un radio de 10 metros alrededor de él, 2) un promedio de copa de 6 m (± 1.0), con excepción de la yuca que se seleccionó con una copa de 10 m (± 1.0) y 3) estar ubicados al menos a 90 m (± 10) de distancia al fragmento de matorral continuo más cercano.

Se colectaron 4 muestras por árbol en total (40 por especie) durante los dos años de estudio para evaluar el banco de semillas bajo las copas de cada árbol seleccionado. Las muestras fueron colectadas en 2021 y 2022, dos veces al año, en marzo y septiembre (a principios de la primavera y el otoño), que corresponden a las temporadas posteriores a la dispersión de la mayoría de las plantas del matorral y antes de la temporada de germinación.

El sitio de colecta se determinó a una distancia media entre el fuste y el límite de la copa de cada individuo, seleccionando un sitio diferente cada temporada. El tamaño de cada muestra de suelo fue de 30 x 30 cm y 3 cm de profundidad (alrededor de 1,600 \pm 132 g).

Se utilizó el método de emergencia de plántulas para contabilizar el banco de semillas, ya que se considera que es el más útil al describir las reservas de toda la comunidad vegetal. El método consistió en colocar las muestras de suelo en charolas para germinación en el invernadero de la Facultad de Ciencias Forestales, U.A.N.L. Las charolas con las muestras se

mantuvieron bajo la luz natural con malla-sombra 50% y temperaturas de 20-25 °C. Los riegos se realizaron cada tercer día para mantener la humedad constante. Todos los días se registraron el número y la especie de todas las plántulas que emergieron durante el experimento durante 4 meses (cuando no germinaron nuevas plántulas por 15 días). En este trabajo reportamos el número de plántulas emergidas sin conocer el tiempo que las semillas tienen en el suelo.

Las plántulas que fueron identificadas se retiraron de los recipientes y las que no fueron reconocidas, se trasplantaron a bolsas de vivero para permitir su crecimiento e identificación. Cuando no fue posible asignar el nombre de la especie se identificó hasta el género (Correll y Johnston, 1970). Se interpretó la emergencia de una plántula como una semilla viable. Una vez identificadas las plántulas, se obtuvo información del origen, hábito y el tipo de dispersión de las especies encontradas (Referencias de información por especie en el Apéndice I, Tabla I).

5.1.3. *Análisis*

Con los datos obtenidos se calcularon la abundancia, riqueza y densidad por metro cuadrado de plántulas (plántulas m⁻²), así como la riqueza y densidad de especies herbáceas y arbóreas. La densidad está dada en metros cuadrados para facilitar su comparación con otros trabajos. Cada parámetro fue comparado entre los dos años de estudio, entre estaciones en que fue realizada la colecta (primavera y otoño) y entre las especies de árboles aislados.

Al no cumplir con el supuesto de normalidad en los datos, se realizó una comparación de medianas de la riqueza y densidad con la prueba no paramétrica Kruskal – Wallis y el método de corrección de Bonferroni (para comparación entre especies), también se utilizó la prueba de U de Mann-Whitney (para comparación entre estaciones y años). Los análisis fueron realizados en el programa SPSS statistics (Ver. 22.0).

5.2. Distribución espacial de la vegetación arbórea y arbustiva.

5.2.1. *Área de estudio.*

El estudio se realizó en un área de 30 ha con vegetación de matorral espinoso tamaulipeco en regeneración, situado en Linares, Nuevo León, al noreste de México, en el campus

universitario de la Facultad de Ciencias Forestales (24° 47' 02.6" N; 99° 31' 38.5" O a 350 m sobre el nivel del mar). El área tiene una cubierta arbórea baja y ha estado en proceso de regeneración durante los últimos 33 años; el terreno fue previamente despejado para pastoreo y actualmente está protegido. El clima es seco subhúmedo con lluvias en verano (García 2004). La temperatura media anual es de 23.7 °C, media máxima 30.8 °C, media mínima 16.5 °C, máxima absoluta 48.0 °C, mínima absoluta -4 °C, con precipitaciones que van desde los 500 mm y raramente hasta 800 mm en años con alta actividad ciclónica (INEGI 2010).

El matorral se distribuye en el noreste semiárido de México, la mitad de sus especies de plantas son árboles y arbustos espinosos y pueden ser muy densos en áreas con poca perturbación, con una altura que oscila entre 0.5 y 12 m (Leal-Elizondo *et al.*, 2018). Presenta valores elevados de riqueza de especies ($S = 32$) y densidad ($> 16,983$ individuos /ha), en comparación con otros matorrales de la zona (Mora-Donjuán *et al.*, 2013). Las especies leñosas más abundantes son *Vachellia rigidula* (Benth.) Seigler y Ebinger, *Vachellia farnesiana* (L.) Willd. Arn. (anteriormente *Acacia farnesiana*), *Diospyros texana* Scheele, *Neltuma laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Britton & Rose (anteriormente *Prosopis laevigata*), *Zanthoxylum fagara* (L.) Sarg. y *Condalia hookeri* MCJohnst (Leal-Elizondo *et al.*, 2018).

5.2.2. Recopilación de datos de coordenadas para análisis de patrones de puntos.

Los datos fueron recolectados de mayo a septiembre de 2021 en un bloque de 1 ha en el que se ubicaron y midieron todas las plántulas leñosas, juveniles y adultos. Para cada planta, se registraron especies y coordenadas en subparcelas de 5×5 m y se representaron en hojas de papel con una cuadrícula de 1×1 mm (Figura 2). Toda planta con evidencia de estado reproductivo como flor o fruto se consideró como planta adulta y cualquier individuo desde los 10 cm y hasta antes del estado reproductivo se consideró como plántula o juvenil, con el fin de analizar sólo dos categorías de plantas. La parcela de muestreo se seleccionó con base en los siguientes criterios: 1) condiciones topográficas similares en toda el área, 2) falta de evidencia de perturbaciones recientes, como maquinaria y actividades madereras, 3) ausencia de cercas dentro de un radio de 50 metros, y 4) presencia de especies nativas similares a las encontradas en la región.

A las plantas encontradas e identificadas se les asignó una clasificación de síndrome de dispersión, siguiendo la propuesta de Jurado *et al.* (2001) para especies nativas del matorral espinoso tamaulipeco. Se trabajó con dos categorías de dispersión, 1) plantas dispersadas por animales (o zoócoras) y 2) plantas dispersadas por el viento o aquellas sin características evidentes de dispersión en sus frutos, en adelante no dispersadas por animales o sin dispersión aparente.

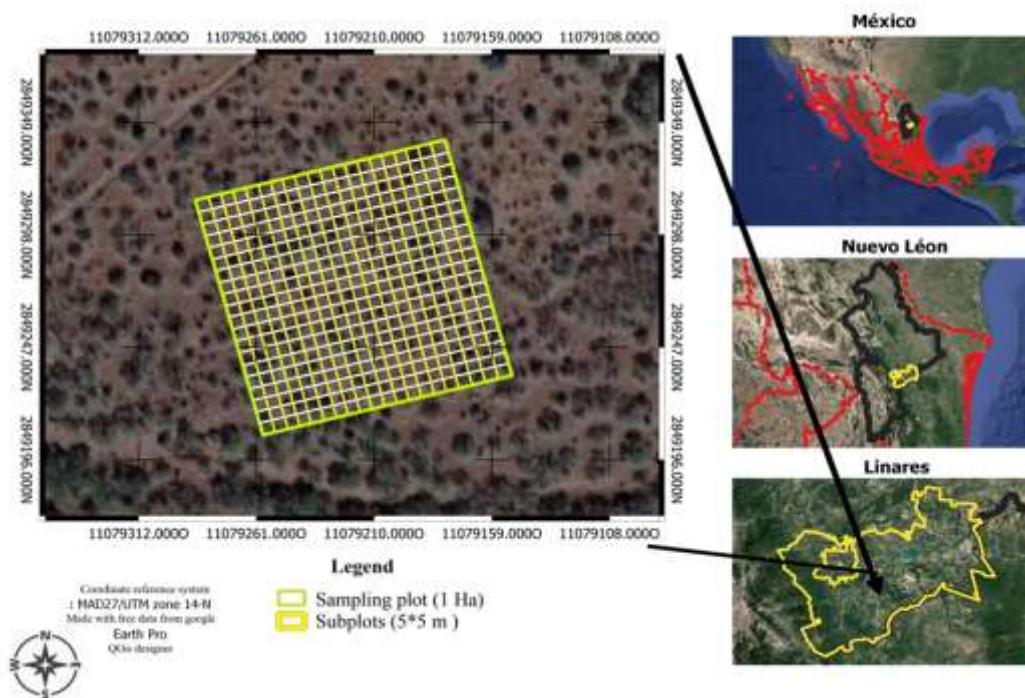


Figura 2.- Mapa de ubicación del área de muestreo.

5.2.3. Análisis

Identificación de heterogeneidad ambiental en patrones de puntos. - Todos los análisis de patrones de puntos se realizaron utilizando el software Programita (Wiegand y Moloney 2014). Se empleó un análisis univariado para examinar la distribución espacial de: 1) toda la comunidad de plantas, independientemente del tamaño y la especie, 2) árboles adultos zoócoros y sin dispersión aparente, 3) plántulas y árboles jóvenes zoócoros y sin dispersión aparente, por separado. Se seleccionó la función de correlación de pares $g(r)$ y la forma transformada de la función K de Ripley, la función L para comparar con el modelo nulo del

proceso de Poisson homogéneo (CSR, por sus siglas en inglés) con el fin de examinar e identificar la presencia de heterogeneidad ambiental. La función de correlación de pares se aproxima a $g(r) = 1$ y la función L a $L(r) = 0$ a gran escala en un patrón de puntos homogéneo (Wiegand y Moloney 2004). Teóricamente, las interacciones directas entre puntos en un patrón (efectos de segundo orden) desaparecen a escalas espaciales altas, por lo que si $g(r) > 1$ y $L(r) > 0$ en esas escalas, se indican posibles efectos de primer orden (p. ej., influencia de la heterogeneidad ambiental en el patrón espacial) (Wiegand y Moloney 2014). Si la función L estimada sugería heterogeneidad de primer orden o agregación virtual entonces se utilizó el modelo nulo del proceso de Poisson heterogéneo con un ancho de banda de $R = 10$ m para centrar los resultados de los análisis posteriores en los efectos de segundo orden. El ambiente heterogéneo que crean las copas de los árboles adultos es un factor que podría afectar la distribución de plántulas y juveniles en el matorral, por lo que el ancho de banda de 10 m se basa en la distancia máxima encontrada entre el fuste y el límite del dosel.

Análisis de patrones espaciales y funciones de resumen. - Se usó una función de correlación bivariada de pares $g_{12}(r)$ para analizar la relación espacial de 1) todas las plántulas alrededor de los árboles adultos de la comunidad, 2) plántulas y árboles jóvenes dispersados por animales alrededor de árboles adultos con el síndrome de dispersión similar, 3) plántulas y árboles jóvenes zoócoros alrededor de plantas adultas no dispersadas por animales, 4) plántulas y árboles jóvenes no dispersados por animales alrededor de plantas adultas zoócoras y 5) plántulas y árboles jóvenes no dispersados por animales alrededor de plantas adultas con un síndrome de dispersión similar. Todos los análisis bivariados se realizaron por separado. Las coordenadas de los árboles adultos se seleccionaron como patrón uno, mientras que el patrón dos fueron las coordenadas de plántulas y juveniles. Se eligió la función de correlación de pares bivariada porque calcula un punto del patrón dos (plántulas y árboles jóvenes) alrededor de un punto aleatorio del patrón uno (árboles adultos). Además, puede detectar agrupamiento o repulsión desde una distancia dada (r), por lo que es posible aislar distancias específicas y determinar patrones de distribución de puntos, mientras que la función K de Ripley más utilizada es acumulativa, y sus resultados solo son confiables hasta una cierta distancia (Wiegand y Moloney 2004). El ancho inicial (dr) era de 1 m. Además, se utilizó la

función de correlación de pares univariada $g(r)$ para describir el patrón observado de árboles adultos.

Para identificar los procesos subyacentes que dan forma al conjunto de plantas observado e inferir interacciones intraespecíficas e interespecíficas en comunidades de plantas dispersadas tanto por animales como sin dispersión aparente, se realizó un análisis multivariado utilizando comunidades nulas. Los datos multivariados se conformaron con varios tipos de puntos, en este caso fueron todas las especies. Se usaron dos grupos de datos multivariados para cada comunidad; el patrón uno fue especies zoócoras y árboles adultos que no son dispersados por animales, cada uno por separado, y el patrón dos fueron todas plántulas y juveniles. Con el arreglo de datos anterior, las funciones calculadas brindan la probabilidad de que cuando se seleccionaron dos puntos al azar, un árbol grande y una plántula a una distancia r son dos especies diferentes (Wiegand, 2018). El índice de Simpson espacialmente explícito $\beta(r)$ y la relación ISAR (relación individual especie-área) fueron seleccionados para cuantificar la diversidad desde la perspectiva de toda la comunidad. El índice de Simpson espacialmente explícito es igual a la probabilidad condicional $\beta(r)$ de que dos puntos separados por una distancia r pertenezcan a especies diferentes (Shimatani 2001; Wiegand *et al.*, 2017). La relación individual especie-área analiza la riqueza de especies locales de la comunidad desde el punto de vista de una especie focal, pero para todas las especies en la comunidad se calcula sumando el ISAR para todas las especies i y ponderándolo con su abundancia relativa (Wiegand y Moloney 2014; Wiegand, 2018). En esencia, el ISAR representa la riqueza de especies dentro de un radio dado r alrededor de un individuo típico en la comunidad. (Wiegand, 2018).

Modelos nulos. Para evaluar los patrones espaciales y las posibles asociaciones entre árboles adultos (patrón uno) y plántulas/juveniles (patrón dos), se empleó un modelo nulo con condiciones antecedentes. En este modelo nulo, las posiciones de los árboles adultos se mantuvieron fijas, mientras que las plántulas y los árboles jóvenes se reubicaron aleatoriamente. Cuando el patrón dos fue homogéneo, los puntos se movieron aleatoriamente en toda la ventana, pero cuando fue heterogéneo, los puntos del patrón dos se redistribuyeron dentro del ancho de banda seleccionado (10 m), por lo que en ese caso, los resultados de desviación se interpretaron hasta 10 m. Las desviaciones negativas del modelo nulo indican

repulsión, es decir que las plántulas leñosas y los árboles jóvenes no estaban asociados o es menos probable que se desarrollen donde se encuentran los árboles adultos. Por el contrario, una desviación positiva refleja atracción, un escenario en el que las semillas se depositan debajo de los árboles adultos y las plántulas se desarrollan debajo o cerca de las copas (Wiegand y Moloney, 2004; Ben-Said, 2021). La función de correlación de pares univariada $g(r)$ se comparó con el proceso de Poisson homogéneo. Los valores de $g(r) > 1$ indican que las distancias entre puntos alrededor de r son más frecuentes de lo que serían en una distribución aleatoria y pueden indicar un patrón agrupado, mientras que los valores de $g(r) < 1$ indican que las distancias son menos frecuentes de lo esperado, lo que implica inhibición o una distribución más uniforme (Maestre *et al.*, 2008).

Se usó una comunidad nula de cambio toroidal local para evaluar el índice de Simpson espacialmente explícito $\beta(r)$ y la relación ISAR. Esta comunidad nula se seleccionó debido a la detección de la respuesta de las plántulas a la heterogeneidad ambiental y del patrón agrupado especialmente en una parte de la comunidad. En un desplazamiento toroidal local, todos los individuos focales se desplazan dentro de un ancho de banda, y los que aterrizan fuera de una ventana de observación se mueven siguiendo una geometría toroidal, entrando nuevamente dentro de la ventana, con esto se mantiene el patrón agregado de algunas especies, pero no la asociación espacial entre ellas ni la asociación con el hábitat (Wiegand, 2018).

Las comunidades nulas se ensamblan mediante los patrones de especies individuales aleatorizados siguiendo las reglas de configuración determinada, los patrones de cada especie se unen y representan una comunidad nula, por lo que se mantienen las características observadas en el patrón de cada especie a gran escala, y se satisface el supuesto de que no hay interacción entre especies, esto permite probar patrones a pequeña escala e inferir interacciones entre especies (Wang *et al.*, 2015). En este análisis, se utilizó un desplazamiento toroidal local con un ancho de banda $R = 50$ bins (equivalente a 10 metros, con un ancho de bin de 0.20 cm); el ancho del bin se seleccionó para tener una mejor resolución espacial porque así se exploran las interacciones a pequeña escala. Cuando hay desviaciones del modelo nulo es debido a interacciones interespecíficas o factores ambientales no considerados por el modelo (Wiegand y Moloney 2014).

Para probar si cada función empírica (patrón observado) es compatible con el modelo nulo seleccionado o la escala en la que pueden ocurrir desviaciones significativas, se seleccionó una prueba de bondad de ajuste, realizada con 199 simulaciones de Monte Carlo seleccionando el quinto valor más alto y bajo de los patrones simulados para obtener $P = 0.05$ (Wiegand *et al.*, 2016). En el análisis univariado y bivariado se utilizó el método de corrección de bordes WM, el cual corrige el efecto de borde utilizando el mismo peso para todos los puntos separados por una distancia r , con esto se consideraron los puntos no observados (fuera de la parcela de estudio). Este método de corrección calcula el peso de cada punto no observado dividiendo el área de todo el anillo de radio r y peso dr por el área media de los anillos centrados en los puntos del patrón tomados en cuenta (Wiegand y Moloney 2004; Illian *et al.*, 2008).

Los modelos nulos y funciones de resumen utilizados para responder preguntas sobre la comunidad y las asociaciones entre especies del matorral se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1. Funciones seleccionadas con el modelo nulo comparadas para responder cada pregunta.

Pregunta	Hipótesis	Función	Modelo nulo
¿Cómo es la relación especial entre las plántulas y juveniles y los adultos en la comunidad de matorral espinoso?	Plántulas y adultos se establecen alrededor de árboles adultos	Función de correlación de pares bivariada $g_{12}(r)$	Condiciones antecedentes con patrón de Poisson heterogéneo
¿Cómo es el patrón espacial de los árboles adultos?	Los árboles adultos están distribuidos aleatoriamente	Función de correlación de pares univariada $g(r)$	Proceso de Poisson homogéneo

Tabla 1. Funciones seleccionadas con el modelo nulo comparadas para responder cada pregunta. Continuación.

<p>¿Cómo es la relación especial entre las plántulas y juveniles de especies dispersadas por animales alrededor de las plantas con el mismo tipo de dispersión?</p> <p>¿Cómo es la relación especial entre las plántulas de especies zoócoras y los adultos de especies con otro tipo de dispersión?</p>	<p>Hay más plántulas de especies dispersadas por animales alrededor de individuos adultos con el mismo tipo de dispersión que alrededor de otras especies. Las plántulas y juveniles tienen una relación positiva con todos los árboles adultos.</p>	<p>Función de correlación de pares bivariada $g_{12}(r)$</p>	<p>Condiciones antecedentes con proceso de Poisson heterogéneo</p>
<p>¿Cómo es la relación espacial entre las plántulas y juveniles de las especies no dispersadas por animales y los árboles adultos zoócoros?</p>	<p>Las plántulas de especies no dispersadas por animales están agrupadas con los adultos con el tipo de dispersión similar, teniendo una relación positiva con ellos y nula con los árboles adultos zoócoros.</p>	<p>Función de correlación de pares bivariada $g_{12}(r)$</p>	<p>Condiciones antecedentes con un proceso de Poisson heterogéneo</p>
<p>¿La distribución de las plántulas y juveniles alrededor de los árboles adultos es impulsada</p>	<p>Las plántulas alrededor de individuos adultos zoócoros son con</p>	<p>Índice de Simpson espacialment</p>	<p>Cambio local toroidal</p>

<p>por la heterogeneidad ambiental y las interacciones intraespecíficas?</p>	<p>mayor probabilidad heteroespecíficas.</p> <p>Las plántulas alrededor de los árboles adultos no dispersados por animales son con mayor probabilidad conespecíficas.</p>	<p>e explícito $\beta(r)$.</p> <p>Relación individual especies-área (ISAR).</p>	
--	---	--	--

Capítulo 6.- Resultados

6.1. Banco de semillas

Se identificaron un total 57 especies pertenecientes a 29 familias en el banco de semillas (Tabla 2): 21 fueron arbóreas o arbustivas y 36 herbáceas (Figura 3). Del total de especies, 21 se clasificaron con dispersión no asistida, 19 como zoócoras, 14 anemócoras, tres con frutos explosivos o autócoras y una hidrócora o dispersada mediante el agua (Jurado *et al.*, 2001a). La mayoría de los taxones (45) se consideraron nativas o probablemente nativas, y cinco como exóticas. Las taxa más abundantes durante los dos años de estudio fueron *Malvastrum coromandelianum* (L.) Garcke (754 plántulas en total) y *Nama jamaicensis* L. (616 plántulas en total), ambas herbáceas. Las especies arbóreas más abundantes fueron *Neltuma laevigata* (54 plántulas en total) y *Yucca filifera* (49 plántulas en total), aunque la mayoría bajo la planta madre, y las más abundantes bajo una especie diferente fueron *Opuntia* Mill. sp. (44 plántulas) y *Zanthoxylum fagara* (L.) Sarg. (39 plántulas). Las familias mejor representadas fueron Asteraceae (9) y Euphorbiaceae (7), seguidas de Fabaceae (6).

Tabla 2.- Composición de especies del banco de semillas, hábito de crecimiento, origen y síndrome de dispersión asignado.				
Especie		Hábito	Origen	Síndrome de dispersión
Nombre científico	Nombre común			
Acanthaceae				
<i>Ruellia nudiflora</i> (Engelm. & A. Gray) Urb.	Ruellia	Herbácea	Nativa	Fruto explosivo ¹
Amaranthaceae				
<i>Amaranthus palmeri</i> S. Wats.		Herbácea	Nativa	No asistida ²
<i>Amaranthus viridis</i> L.		Herbácea	Exótica	Anemócora /hidrocora ⁶

Apiaceae				
<i>Cyclospermum leptophyllum</i> (Pers.) Sprague ex Britton & P. Wilson	Apio silvestre	Herbácea	Nativa	Anemócora ⁴
Asparagaceae				
<i>Yucca filifera</i> Chabaud, 1876	Yuca	Arbórea	Nativa	Zoócora ⁵
Asteraceae				
<i>Calyptocarpus vialis</i> Less.	Hierba de caballo	Herbácea	Nativa	No asistida ³
<i>Cirsium texanum</i> Buckley	Cardo	Herbácea	Nativa	Anemócora ⁶
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist		Herbácea	Prob. nativa	Anemócora ⁶
<i>Erigeron</i> sp.		Herbácea		Anemócora ⁷
<i>Helianthus annuus</i> L., 17532	Girasol	Herbácea	Nativa	No asistida
<i>Parthenium confertum</i> A. Gray		Herbácea	Nativa	Anemócora ¹⁴
<i>Sanvitalia ocymoides</i> DC.		Herbácea	Nativa	Anemócora ²
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Lechuguilla común	Herbácea	Exótica	Anemócora ⁶
<i>Taraxacum officinale</i> G. H. Weber ex Wigg	Diente de león	Herbácea	Exótica	Anemócora ⁶
Boraginaceae				
<i>Cordia boissieri</i> A.DC. 1845	Anacahuita	Arbórea	Nativa	Zoócora ²
<i>Lithospermum matamorensense</i> DC.		Herbácea	Nativa	No asistida ⁷
<i>Nama jamaicense</i> L.		Herbácea	Nativa	No asistida ⁷
Brassicaceae				
<i>Lepidium virginicum</i> L.	Lenteja de campo	Herbácea	Nativa	Anemócora ⁸
Cactaceae				
<i>Opuntia</i> sp.	Nopal	Arbórea	Nativa	Zoócora ⁶
Campanulaceae				
<i>Lobelia</i> sp.		Herbácea		Anemócora ⁶
Cannabaceae				
<i>Celtis laevigata</i> Willd.	Palo blanco	Arbórea	Nativa	Zoócora ²
<i>Celtis pallida</i> Torr.	Granjeno	Arbórea	Nativa	Zoócora ²
Chenopodiaceae				

<i>Chenopodium album</i> L. Bosc ex Moq.	Quelite	Herbácea	Exótica	No asistida ⁹
Convolvulaceae				
<i>Convolvulus arvensis</i> L		Herbácea	Exótica	No asistida ⁶
<i>Ipomoea</i> sp.		Herbácea		No asistida ⁶
Ebenaceae				
<i>Diospyros texana</i> Scheele	Chapote blanco	Arbórea	Nativa	Zoócora ²
Euphorbiaceae				
<i>Argythamnia humilis</i> (Engelm. & Gray) Muell.-Arg.		Herbácea	Nativa	No asistida ⁶
<i>Croton ciliatoglandulifer</i> Ortega	Croton	Arbustiva	Nativa	Zoócora ²
<i>Croton cortesianus</i> H.B.K.	Croton	Herbácea	Nativa	Zoócora ²
<i>Croton fruticulosus</i> Engelm. ex Torr	Croton	Arbustiva	Nativa	Zoócora ²
<i>Croton incanus</i> Kunth	Croton	Arbustiva	Nativa	Zoócora ²
<i>Euphorbia prostrata</i> Aiton	Hierba de la golondrina	Herbácea	Nativa	No asistida ¹⁰
<i>Tragia ramosa</i> Torr.	Ortiguilla	Herbácea	Nativa	No asistida ^{11,6}
Fabaceae				
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.		Herbácea	Nativa	No asistida ²
<i>Galactia texana</i> (Scheele) A. Gray		Herbácea	Nativa	Fruto explosivo ²
<i>Mimosa monancistra</i> Benth. 1839	Uña de gato	Arbustiva	Nativa	No asistida ²
<i>Neltuma laevigata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Britton & Rose	Mezquite	Arbórea	Nativa	Zoócora ²
<i>Parkinsonia aculeata</i> L.,	Retama	Arbórea	Nativa	Hidrocora ⁶
<i>Vachellia farnesiana</i>	Huizache	Arbórea	Nativa	No asistida ²
Lamiaceae				
<i>Teucrium cubense</i> Jacq.		Herbácea	Nativa	No asistida ²
Malvaceae				
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	Malva	Herbácea	Prob. nativa	No asistida ²
<i>Sida rhombifolia</i> L.		Herbácea		Zoócora ¹²

Onagraceae				
<i>Oenothera speciosa</i> Nutt.	Hierba del Golpe	Herbácea	Nativa	Anemócora ⁶
Oxalidaceae				
<i>Oxalis</i> sp.		Herbácea	Nativa	Fruto explosivo ¹³
Plantaginaceae				
<i>Plantago lanceolata</i>	Plantago	Herbácea	Exótica	Anemócora ⁶
Portulacaceae				
<i>Portulaca</i> sp.	Verdolaga	Herbácea	Nativa	No asistida ⁶
Rhamnaceae				
<i>Condalia hookeri</i> M.C.Johnst.	Brasil	Arbórea	Nativa	Zoócora ²
Rubiaceae				
<i>Diodia teres</i> Walt.		Herbácea	Nativa	No asistida ⁶
<i>Randia rhagocarpa</i> Standl	Cruceto	Arbórea	Nativa	Zoócora ²
Rutaceae				
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Colima	Arbórea	Nativa	Zoócora ²
Sapotaceae				
<i>Sideroxylon celastrinum</i> (Kunth) T.D.Penn.	Coma	Arbórea	Nativa	Zoócora ²
Solanaceae				
<i>Capsicum annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser and Pickersgill	Chile piquín	Arbusto	Nativa	Zoócora ²
<i>Physalis viscosa</i> L.	Tomatillo	Arbusto	Nativa	Zoócora ²
Urticaceae				
<i>Urtica chamaedryoides</i> Pursh	Ortiguilla	Herbácea	Nativa	No asistida ⁷
Verbenaceae				
<i>Glandularia bipinnatifida</i> Nutt.	Alfombrilla	Herbácea	Nativa	Anemócora ⁷
<i>Lantana</i> sp.	Lantana	Arbustiva	Nativa	Zoócora ⁶
<i>Verbena canescens</i> Kunth	Verbena	Herbácea	Nativa	Anemócora ²
Violaceae				
<i>Hybanthus verticillatus</i> (Ortega) Baill.		Arbustiva		No asistida ⁷

Referencias:

- ¹ Vargas-Mendoza, C. F., Ortegón-Campos, I., Marrufo-Zapata, D., Herrera, C. M., & Parra-Tabla, V. (2015). Genetic diversity, outcrossing rate, and demographic history along a climatic gradient in the ruderal plant *Ruellia nudiflora* (Acanthaceae). *Revista mexicana de biodiversidad*, 86(2), 508-520.
- ² Jurado, E., Estrada, E. & Moles A. (2001). Characterizing plant attributes with particular emphasis on seeds in Tamaulipan thornscrub in semi-arid Mexico. *Journal of Arid Environments*, 48(3), 309-321.
- ³ Valerio, C. E., & Moreira, I. (1986). Fenología de compuestas herbáceas (Compositae) en el Parque del Este, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 34(1), 161-163.
- ⁴ Ogle, C. (2023). *Cyclosporum leptophyllum* Fact Sheet (content continuously updated). New Zealand Plant Conservation Network. <https://www.nzpcn.org.nz/flora/species/cyclosporum-leptophyllum/> (Febrero 2023).
- ⁵ Obs. Pers. Basada en Waitman, B. A., Vander Wall, S. B., & Esque, T. C. (2012). Seed dispersal and seed fate in Joshua tree (*Yucca brevifolia*). *Journal of Arid Environments*, 81, 1-8.
- ⁶ Society for Ecological Restoration, International Network for Seed Based Restoration and Royal Botanic Gardens Kew. (2023) Seed Information Database (SID). Available from: <https://ser-sid.org/> (Febrero, 2023).
- ⁷ Obs. Pers. Basada en Van der Pijl, L. (1982). Principles of dispersal in higher plants (Vol. 214). Berlin: Springer-Verlag.
- ⁸ Díaz Suárez, L., & Ríos Albuérne, C. (2017). Diásporas de las arvenses más agresivas en los agroecosistemas de Cuba. *Centro agrícola*, 44(2), 75-82.
- ⁹ Williams, J. T. (1963). *Chenopodium album* L. *Journal of Ecology*, 51(3), 711-725.
- ¹⁰ Baiges, J. C., Espadaler, X., & Blanché, C. (1991). Seed dispersal in W Mediterranean Euphorbia species. *Bot. Chron*, 10, 697-705.
- ¹¹ Everitt, J. H., Drawe, D. L., & Lonard, R. I. (1999). Field guide to the broad-leaved herbaceous plants of South Texas: used by livestock and wildlife. Texas Tech University Press.
- ¹² Mori, S. A., & Brown, J. L. (1998). Epizoochorous dispersal by barbs, hooks, and spines in a lowland moist forest in central French Guiana. *Brittonia*, 165-173.
- ¹³ Red de Herbarios del Noroeste de México. 2023. <http://herbanwmex.net/portal/index.php>. Accessed on Febrero 25.
- ¹⁴ Mao, R., Nguyen, T. L. T., Osunkoya, O. O., & Adkins, S. W. (2019). Spread pathways of the invasive weed *Parthenium hysterophorus* L.: The potential for water dispersal. *Austral Ecology*, 44(7), 1111-1122.

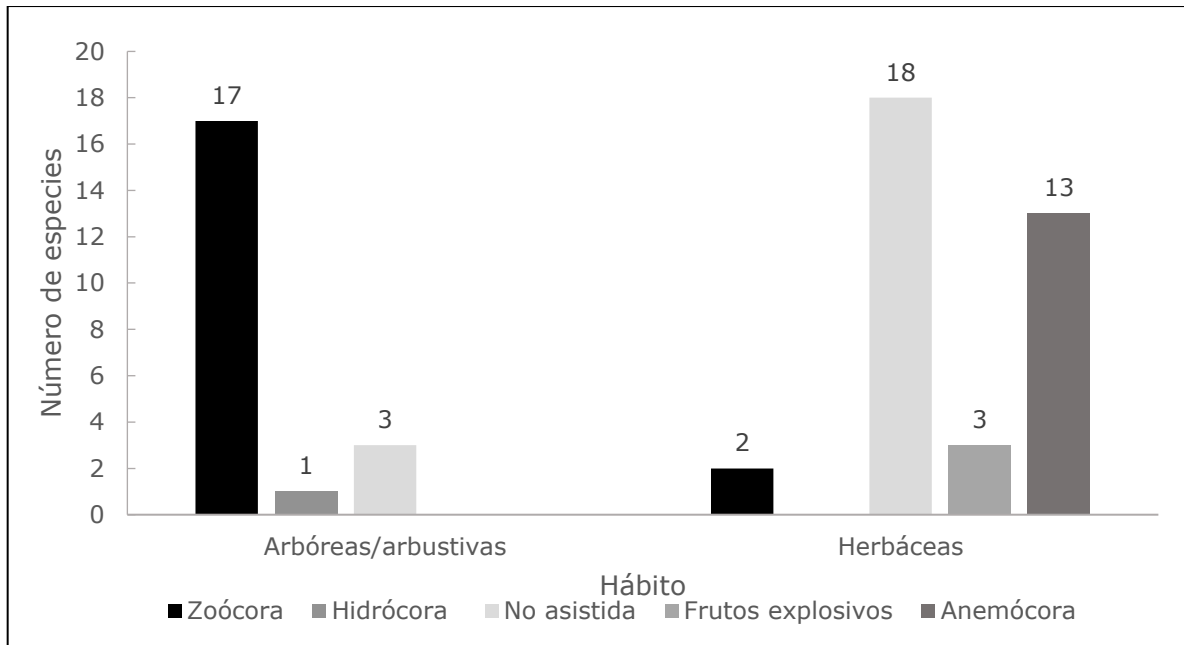


Figura 3. Hábito de las especies y su tipo de dispersión.

Con base en el análisis del banco de semillas del suelo bajo cada especie de árbol aislado, se determinó que la riqueza y densidad de plántulas fueron similares entre los dos años de estudio (Riqueza: *N. laevigata*: $U=186$, $Z=-0.38$, $P=0.71$; *V. farnesiana*: $U=194$, $Z=-0.79$, $P=0.88$; *D. texana*: $U=134$, $Z=-1.79$, $P=0.76$; *Y. filifera*: $U=135$, $Z=-1.78$, $P=0.81$; *P. aculeata*: $U=192$, $Z=0.22$, $P=0.84$; Densidad *N. laevigata*: $U=197$, $Z=-0.08$, $P=0.97$; *V. farnesiana*: $U=180$, $Z=-0.58$, $P=0.60$; *D. texana*: $U=147$, $Z=-1.43$, $P=0.15$; *Y. filifera*: $U=184$, $Z=-0.42$, $P=0.67$, *P. aculeata*: $U=147$, $Z=-1.43$, $P=0.15$). La comparación entre estaciones de recolecta resultó en una mayor riqueza y densidad de plántulas en el banco correspondiente al otoño bajo todas las especies (Riqueza *N. laevigata*: $U=49$, $Z=-4.12$, $P<0.01$; *V. farnesiana*: $U=86$, $Z=-3.10$, $P=0.002$; *D. texana*: $U=80$, $Z=-3.27$, $P=0.001$; *Y. filifera*: $U=60$, $Z=-3.82$, $P<0.01$; *P. aculeata*: $U=64$, $Z=-3.77$, $P<0.01$; Densidad *N. laevigata*: $U=40$, $Z=-4.13$, $P<0.01$; *V. farnesiana*: $U=80$, $Z=-3.24$, $P=0.001$; *D. texana*: $U=132$, $Z=-1.82$, $P=0.06$; *Y. filifera*: $U=74$, $Z=-3.42$, $P<0.01$; *P. aculeata*: $U=63$, $Z=-3.71$, $P<0.01$). Los taxones de dispersión zoócora (*N. laevigata* y *D. texana*) tuvieron bajo sus copas más riqueza en promedio que el resto de las especies ($H=21.14$; g. l.=4; $P<0.001$). Además, la densidad de plántulas fue más grande bajo *N. laevigata* que para *V. farnesiana* y *P. aculeata*, especies con semillas no asistidas, incluso fue mayor bajo *N. laevigata* con respecto a *Y. filifera* que también es zoócora ($H=23.44$; g. l.=4; $P<0.001$) (Figura 4).

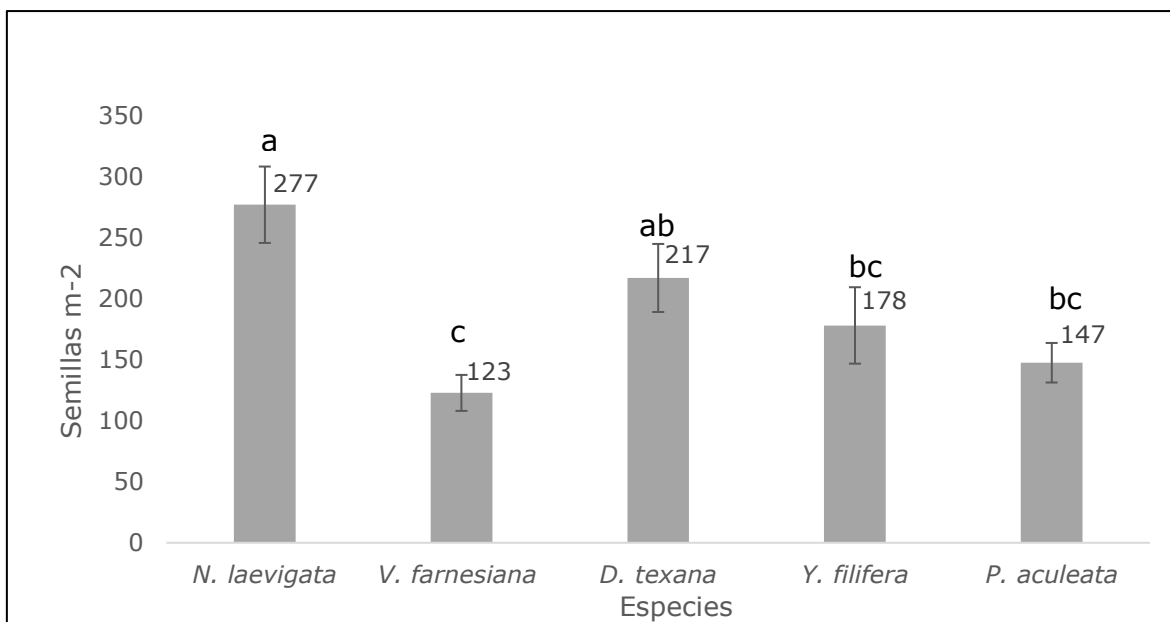


Figura 4. Densidad promedio de plántulas bajo cada especie. Los datos de densidad están redondeados al número entero más cercano. Las barras de error representan la desviación estándar.

En general, se obtuvo más riqueza y densidad de herbáceas que de arbóreas bajo todas las especies (Riqueza: $U=3\ 765$, $Z=-3.11$, $P=0.002$; Densidad: $U=4\ 075$, $Z=-2.31$, $P=0.02$). Emergieron más plántulas de arbóreas en promedio bajo *D. texana* y *Y. filifera* (dos especies, $H=29.93$, g. l.=4, $P<0.001$) y de herbáceas bajo *N. laevigata* (cinco especies, $H=13.96$, g. l.=4, $P=0.007$). La densidad más alta de plántulas de especies arbóreas se contabilizó bajo *N. laevigata*, *D. texana* y *Y. filifera*, mientras que la densidad de herbáceas fue mayor bajo *N. laevigata* ($H=22.47$, g. l.=4, $P<0.001$; $H=16.97$, g. l.=4, $P=0.002$, respectivamente) (Figura 5).

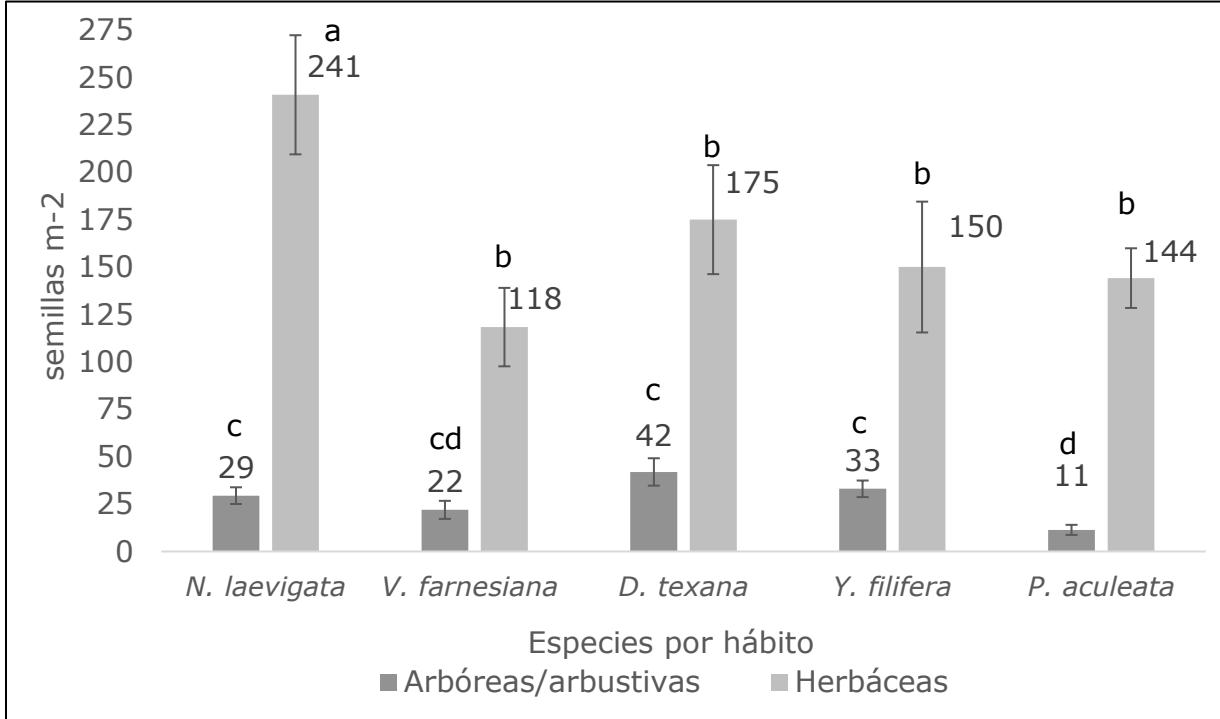


Figura 5. Densidad promedio de plántulas de arbóreas y herbáceas bajo cada especie. Los datos de densidad están redondeados al número entero más cercano. Las barras de error representan la desviación estándar.

6.2. Distribución espacial de la vegetación

Las coordenadas para la base de datos provinieron de 1,266 plantas (981 plántulas y juveniles y 285 adultos) de 25 especies, con una densidad de 0.12 individuos/m². La especie más abundante fue *Mimosa monancistra* (336), mientras que *Havardia pallens*, *Diospyros texana*, *Lycium berlandieri*, *Vachellia berlandieri*, *Cercidium macrum* y *V. wrightii* tuvieron cinco o menos individuos cada una (la Tabla 2 incluye especies y autores). Los adultos más abundantes pertenecían a *M. monancistra*, *Neltuma laevigata*, *V. farnesiana* y *V. schaffneri*, y las plántulas y juveniles más abundantes fueron de *Condalia hookeri*, *Forestiera angustifolia* y *Zanthoxylum fagara* (Tabla 3). El número de especies zoócoras (16) fue mayor que el de las no asistidas (9), y no hubo ninguna especie dispersada por el viento o balística.

Tabla 3. Especies encontradas en el sitio de estudio, nombre común, número de individuos y síndrome de dispersión.				
Familia/especies	Nombre común	Número de individuos jóvenes	Número de individuos adultos	Síndrome de dispersión
Boraginaceae				
<i>Cordia boissieri</i> A.DC. 1845	Anacahuita	3	4	Zoocoria
<i>Ehretia anacua</i> (Terán y Berland.) I.M.Johnst. 1924	Anacua	6	0	Zoocoria
Cannabaceae				
<i>Celtis laevigata</i> Willd.	Palo blanco	6	1	Zoocoria
<i>Celtis pallida</i> Torrey	Granjeno	23	0	Zoocoria
Ebenaceae				
<i>Diospyros texana</i> Scheele	Chapote blanco	5	0	Zoocoria

Tabla 3. Especies encontradas en el sitio de estudio, nombre común, número de individuos y síndrome de dispersión. **Continuación.**

Familia/especies	Nombre común	Número de individuos jóvenes	Número de individuos adultos	Síndrome de dispersión
Fabaceae				
<i>Cercidium macrum</i> I.M. Johnst.	Palo verde	4	0	No asistida
<i>Havardia pallens</i> (Benth.) Britton & Rose	Tenaza	1	0	No asistida
<i>Mimosa monancistra</i> Benth.	Mimosa	285	51	No asistida
<i>Parkinsonia aculeata</i> L., SP. PL.	Retama	18	7	No asistida
<i>Neltuma laevigata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Britton & Rose	Mesquite	43	16	Zoocoria
<i>Vachellia berlandieri</i> Benth.	Guajillo	1	1	No asistida
<i>Vachellia farnesiana</i> (L.) Willd. & Arn.	Huizache	182	130	No asistida
<i>Vachellia rigidula</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	Chaparro Prieto	80	9	No asistida
<i>Vachellia schaffneri</i> (S. Watson) F.J. Herm., 1948	Huizache chino	19	52	No asistida
<i>Vachellia wrightii</i> Benth. ex A. Gray	Uña de gato	1	1	No asistida
Oleaceae				
<i>Forestiera angustifolia</i> Torr.	Panalero	79	3	Zoocoria
Rhamnaceae				
<i>Condalia hookeri</i> M.C. Johnst	Brasil	63	3	Zoocoria
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Schult.) Zucc.	Coyotillo	6	1	Zoocoria
Rubiaceae				
<i>Randia rhagocarpa</i> H.B.K.	Cruceto	7	0	Zoocoria
Rutaceae				
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Colima	113	5	Zoocoria
Sapotaceae				
<i>Sideroxylon celastrinum</i> (Kunth) T.D. Penn	Coma	6	0	Zoocoria

Tabla 3. Especies encontradas en el sitio de estudio, nombre común, número de individuos y síndrome de dispersión. **Continuación.**

Familia/especies	Nombre común	Número de individuos jóvenes	Número de individuos adultos	Síndrome de dispersión
Simaroubaceae				
<i>Castela erecta</i> (Torr. & A.Gray) Cronquist	Chaparro amargoso	5	1	Zoocoria
Solanaceae				
<i>Capsicum annuum</i> (Dunal) Heiser and Pickersgill	Chile piquín	13	1	Zoocoria
<i>Lycium berlandieri</i> Dunal	Cilindrillo	3	0	Zoocoria
Verbenaceae				
<i>Citharexylum berlandieri</i> B.L.Rob.	Árbol del pollo	7	1	Zoocoria
Total	25 especies	981	285	1266 Individuos

El análisis univariado con las coordenadas de todos los árboles adultos de la parcela de muestreo mostró una distribución aleatoria (datos no mostrados). El patrón espacial de todas las plántulas indica la presencia de heterogeneidad de primer orden; por lo tanto, todos los análisis bivariados se realizaron con un proceso de Poisson heterogéneo como modelo nulo. El análisis bivariado de plántulas y juveniles reveló una desviación positiva del modelo nulo aplicado, lo que implica una distribución agrupada a una pequeña escala alrededor de los árboles adultos y una distribución aleatoria a una escala mayor. La bondad de ajuste mostró una desviación positiva de hasta 1 metro, lo que significa que a un metro de distancia del tronco de cualquier planta adulta había tres individuos más de lo que se esperaría para una distribución aleatoria (Figura 6). Los resultados para las plántulas y juveniles también mostraron una repulsión en un rango de 7-9 metros del fuste del árbol adulto (Figura 6).

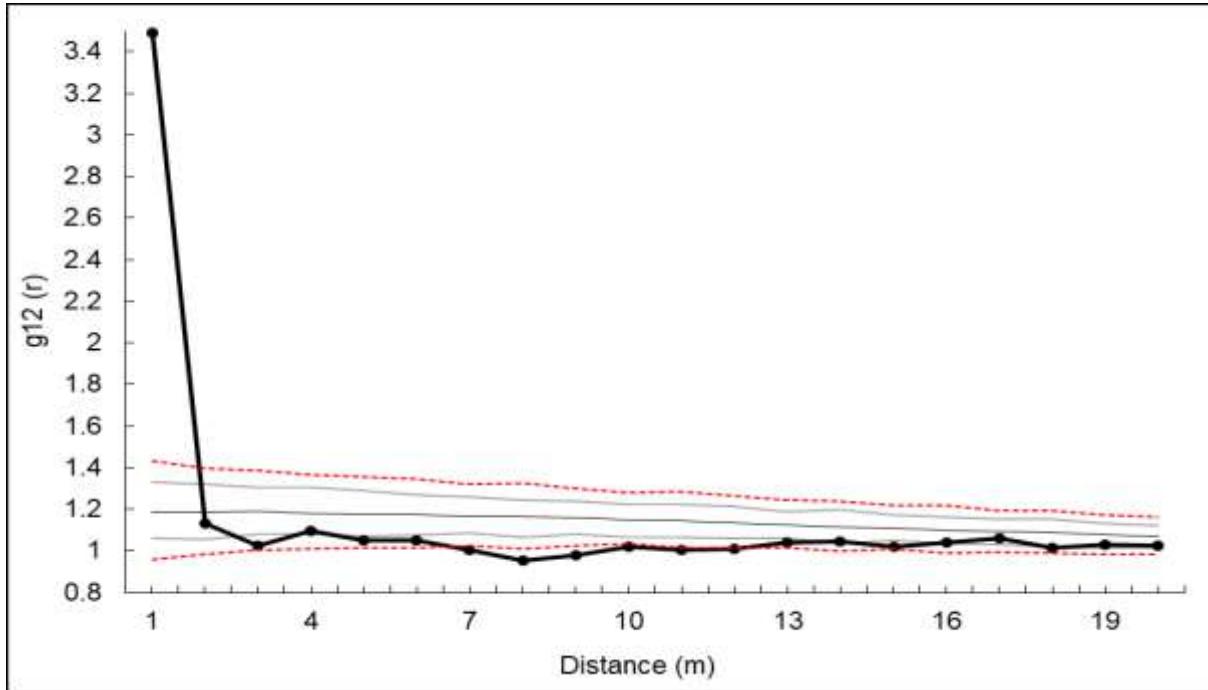


Figura 6.- Asociación espacial entre todas las plantas jóvenes y adultas en el sitio de estudio. La línea negra con círculos rellenos muestra la función de correlación de pares $g_{12}(r)$ de los datos observados. La línea gris continua muestra los valores esperados de $g_{12}(r)$ bajo un proceso de Poisson heterogéneo con un ancho de banda de 10 m. La línea roja discontinua representa los valores de las simulaciones globales y la bondad de ajuste ($P < 0.05$).

Los datos de plantas juveniles de especies dispersadas por animales (392), se utilizaron como el patrón dos y se analizaron primero en relación con las adultas zoócoras (35 individuos) como el patrón uno (Figura 7). Después, se utilizó el patrón dos mencionado anteriormente para analizar ahora todas las plantas adultas con dispersión no asistidas (250 individuos) como patrón uno (Figura 8). Las plántulas y juveniles se agruparon alrededor de todos los árboles adultos independientemente del síndrome de dispersión, pero en diferentes cantidades. Las pruebas de bondad de ajuste revelaron que de 0 a 1 metro alrededor de un adulto zoócoro, había 13 individuos dispersados por animales más de lo esperado (Figura 7) y alrededor de un árbol no dispersado por animales, seis (Figura 8). Esta relación positiva entre individuos de diferentes tamaños cesó después de 1 metro del tronco de las plantas adultas. Además, se observó una repulsión débil a 7-9 metros en ambos análisis bivariados. Las plántulas y juveniles de especies no dispersadas por animales (590) se distribuyeron de manera

aleatoria en relación con los árboles adultos zoocóros ($P = 0.100$; datos no mostrados), así como en relación con adultos con otros síndromes de dispersión ($P = 0.415$; datos no mostrados).

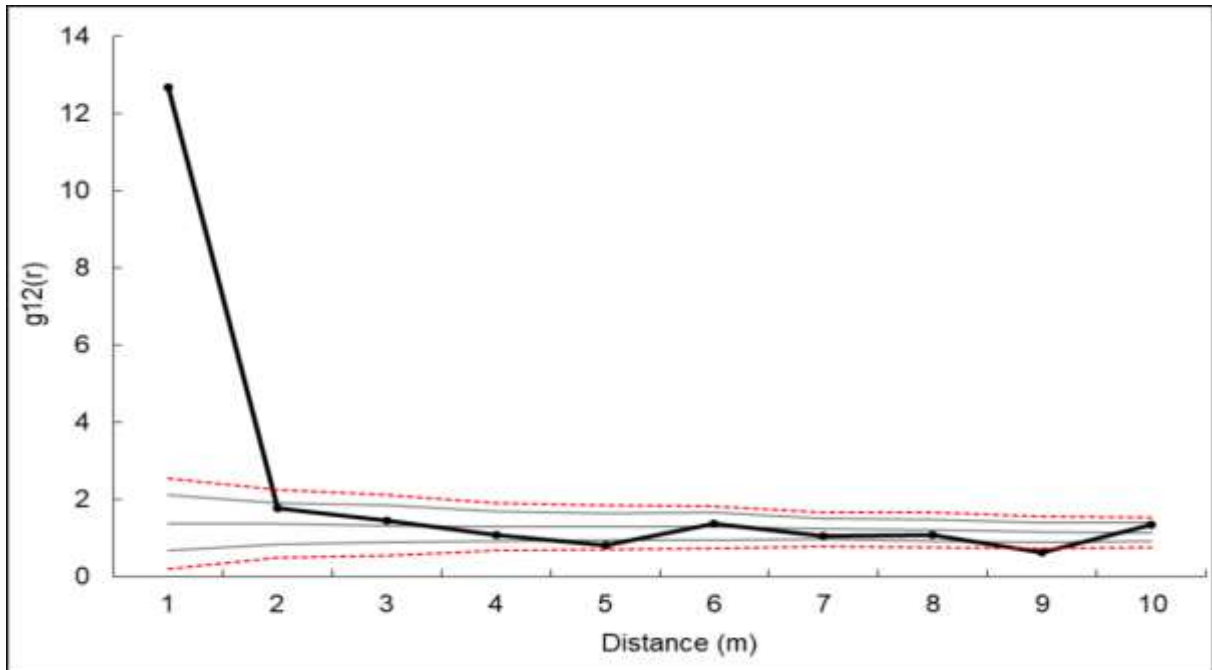


Figura 7. Relación espacial entre las plántulas y juveniles dispersadas por animales alrededor de árboles adultos con una dispersión similar. La línea negra y los círculos rellenos muestran la función de correlación de pares $g_{12}(r)$ a partir de los datos observados. Las líneas grises representan los valores esperados de $g_{12}(r)$ bajo un proceso de Poisson heterogéneo con un ancho de banda de 10 metros. Las líneas rojas discontinuas representan valores de simulaciones globales y la bondad de ajuste ($P = 0.01$).

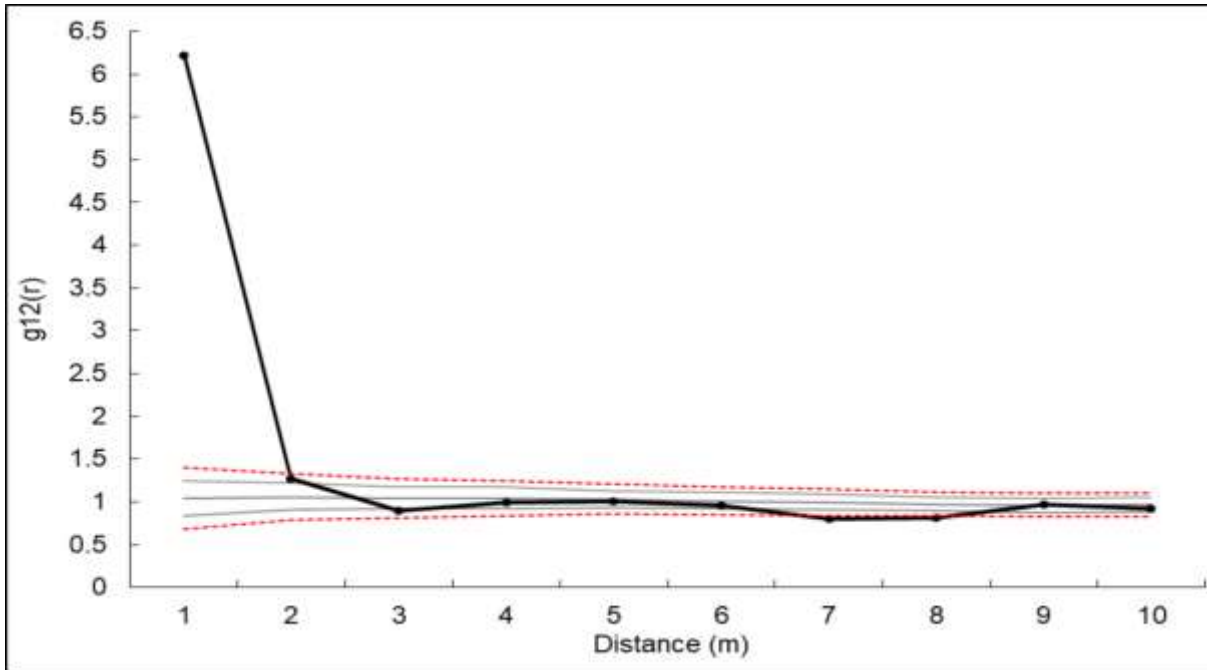


Figura 8. Asociación espacial entre árboles adultos no dispersados por animales y plántulas y juveniles zoócoras. La línea negra y los círculos rellenos muestran la función de correlación de pares $g_{12}(r)$ a partir de los datos observados. Las líneas grises representan los valores esperados de $g_{12}(r)$ bajo un proceso de Poisson heterogéneo con un ancho de banda de 10 metros. Las líneas rojas discontinuas representan valores de simulaciones globales y la bondad de ajuste ($P < 0.01$).

El índice de Simpson espacialmente explícito $\beta(r)$ muestra que existe un rango de probabilidad del 79% al 97% de que una plántula o juvenil cerca de un árbol de especie zoócora no sea de la misma especie dentro de 10 metros alrededor de su tronco. Para una planta adulta de una especie no dispersada por animales, existe un rango de probabilidad del 69% al 89% de que un recluta cercano sea heteroespecífico. Sin embargo, las plántulas dispersadas por animales solo se agruparon a 1 metro del tronco de cualquier árbol adulto (Figura 7 y 8) y a esta escala hubo una ligera desviación del índice de Simpson con respecto al modelo nulo, por lo que el rango de probabilidad de formar grupos heteroespecíficos bajo un árbol zoócoro es del 79% al 88% (Figura 9A), mientras que, dentro de esa escala no hubo una desviación significativa del índice de Simpson con respecto al modelo nulo para los árboles no dispersados por animales (Figura 10A). La función ISAR de los árboles zoócoros confirmó que había una mayor riqueza de especies que lo esperado a pequeña escala (< 3 m), aunque apenas llega a una especie más en promedio (Figura 9B). La función ISAR para los árboles adultos no zoócoros mostró una leve desviación del modelo nulo de hasta 2 metros, pero no

alcanza a una especie en promedio (Figura 10B). El índice de Simpson observado y las funciones ISAR de los dos grupos de árboles adultos con diferentes síndromes de dispersión muestran un buen ajuste al modelo nulo a escalas de 5 a 10 metros.

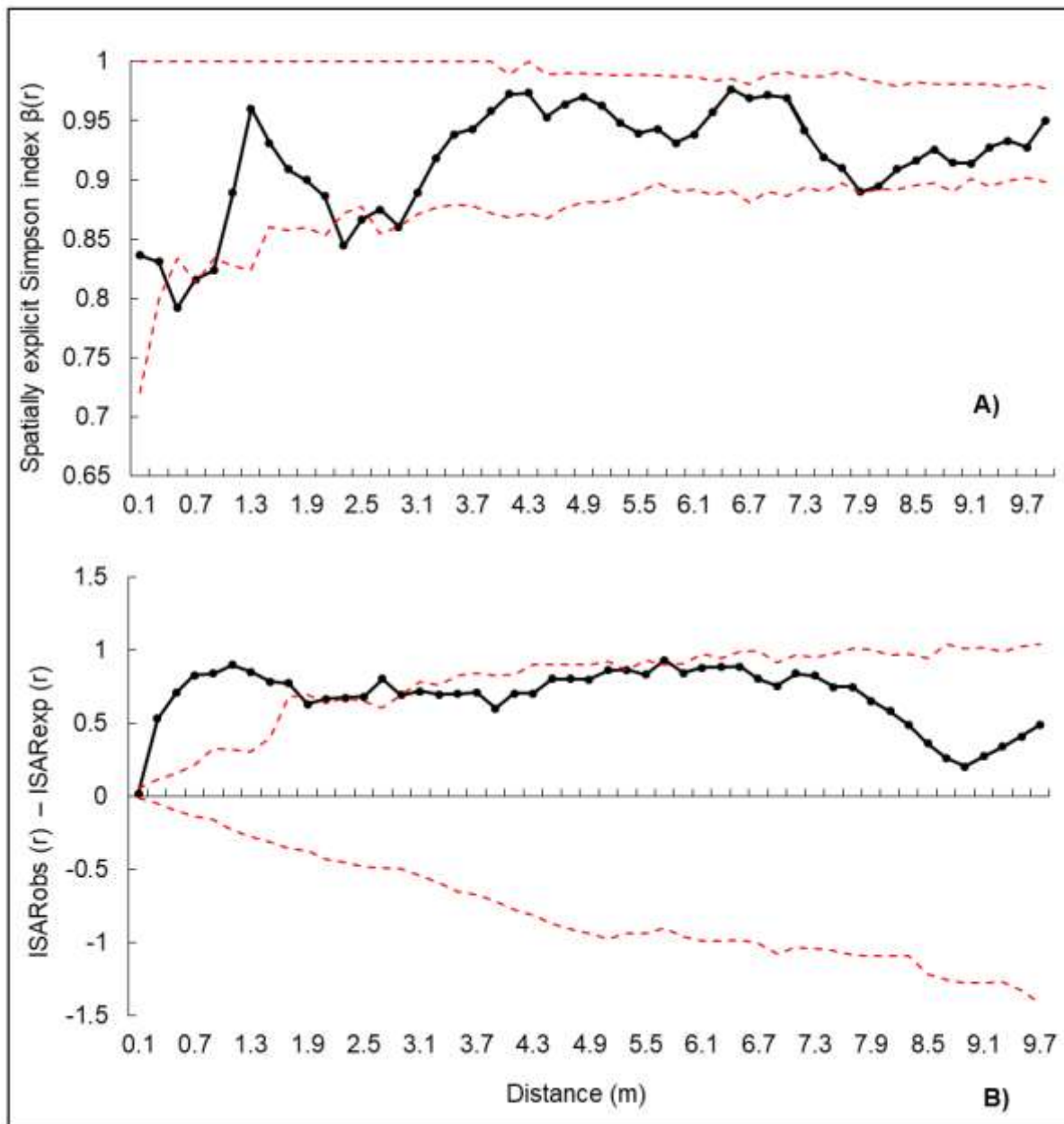


Figura 9. Métricas de diversidad para todas las plántulas alrededor de árboles adultos zoócoros. A) Índice de Simpson espacialmente explícito $\beta(r)$ y B) relación individual especie-área calculada (ISAR). Análisis multivariado con dos patrones, 1) árboles adultos y 2) todas las plántulas y juveniles. El modelo nulo fue el desplazamiento toroidal local con $R = 10$ metros. Las líneas negras muestran las funciones de resumen con los datos observados. Las líneas rojas discontinuas representan valores de bondad de ajuste.

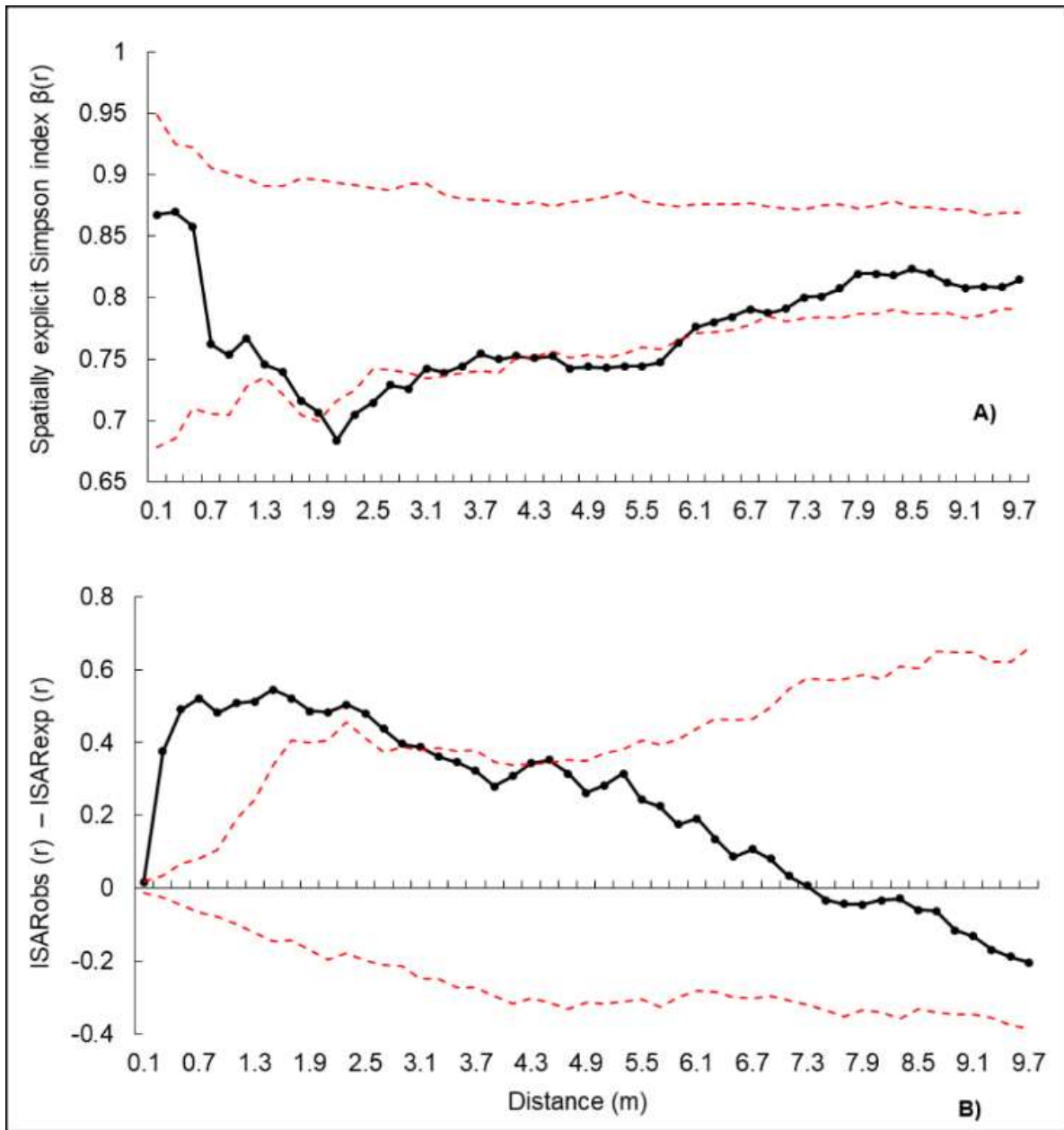


Figura 10. Métricas de diversidad para todas las plántulas alrededor de árboles adultos no dispersados por animales. A) Índice de Simpson espacialmente explícito $\beta(r)$ y B) relación individual especie-área calculada para árboles adultos no zoócoros y todas las plántulas y juveniles. Análisis multivariado con dos patrones, 1) árboles adultos y 2) todas las plántulas y juveniles. El modelo nulo fue el desplazamiento toroidal local con $R = 10$ metros. Las líneas negras muestran las funciones resumen de los datos observados. Las líneas rojas discontinuas representan valores de bondad de ajuste.

Capítulo 7.- Discusión y conclusiones

7.1. Bancos de semilla del suelo

En este estudio se obtuvieron resultados de una mayor riqueza de especies en el banco de semillas que en cualquier otro realizado en el Matorral Espinoso Tamaulipeco, se identificaron 27 especies más que lo registrado por Martínez-Adriano *et al.* (2021), quienes citan 30 especies en los bancos de semillas presentes en fragmentos remanentes del Matorral Espinoso Tamaulipeco. Asimismo, la riqueza fue superior a la estimada en un área de matorral denso (33 especies) (Pando-Moreno *et al.*, 2010). Por otro lado, las densidades promedio de plántulas por m² bajo *N. laevigata* y *V. farnesiana* se ubican entre las registradas en el área densa (1 900 semillas por m²) y en un área erosionada (62 semillas por m²), ambas con Matorral Espinoso Tamaulipeco (Pando-Moreno *et al.*, 2010).

No hubo variabilidad anual en la densidad y riqueza del banco de semillas, pero si una variación estacional, ya que hubo más especies y densidad en el banco de semillas recolectado en otoño. En otras regiones semiáridas se registran variaciones en diferentes años en la riqueza de especies, abundancia y densidad de semillas en el suelo debido a variaciones por las condiciones climáticas extremas (Quevedo-Robledo *et al.*, 2010; Dreber y Esler, 2011; da Silva *et al.*, 2013). La producción de frutos puede cambiar en función de factores ambientales y recursos que son variables en el tiempo, en consecuencia, se observan cambios temporales en los bancos de semillas (Quevedo-Robledo *et al.*, 2010), aunque algunas plantas son muy constantes y mantienen sus patrones fenológicos o responden a la variabilidad de recursos con un desplazamiento de algunos días en sus fases fenológicas (Gordo y Sanz, 2009). Es posible que una ligera variación en la producción de los frutos no sea suficiente para que se refleje en la composición del banco de semillas en estudios a corto plazo. Por otro lado, en las plantas zoócoras, la abundancia de los consumidores de frutos puede disminuir o aumentar la densidad de semillas depositadas (García y Martínez, 2012); sin embargo, la información sobre estas interacciones en la región es escasa o nula. Además, las especies en una comunidad suelen tener diferentes estrategias de germinación, y con el método utilizado en esta investigación, dichas estrategias influyen directamente en los resultados, por lo que la variación estacional

registrada podría estar sujeta al cumplimiento o no de las condiciones necesarias de germinación.

Para las plantas del matorral, Jurado *et al.*, (2001b) indicaron que algunas de las especies estudiadas germinaron más en otoño, lo que concuerda con los resultados que aquí se documentan. Es probable que la investigación del banco de semillas realizada con otros métodos como el de tamizado, ayuden a confirmar si hay diferencias en el número de semillas o las variaciones estacionales detectadas se deban a las adaptaciones de germinación de la comunidad. El análisis del banco de semillas debe contemplar esa variación estacional, ya que el muestreo en una sola temporada estaría aportando información incompleta para la adecuada evaluación de las áreas perturbadas o la determinación de la riqueza vegetal potencial.

Los resultados muestran que las plantas zoócoras tuvieron más especies y densidad de semillas bajo sus copas, lo que concuerda con la hipótesis planteada. Resultados similares se han descrito para otras zonas áridas, semiáridas y bosques secos (Warnock *et al.*, 2007; Hadinezhad *et al.*, 2021), además de ecosistemas tropicales (Camargo *et al.*, 2020), mediterráneos (González-Varo *et al.*, 2017) y templados (Rodríguez-Pérez *et al.*, 2014). La mayoría de las semillas de las especies arbóreas identificadas tienen características de dispersión zoócora y están bajo una especie arbórea zoócora (*D. texana*), por lo que es probable que la fauna dispersora, entre otros factores, esté moldeando la comunidad arbórea como sucede en otros ecosistemas (Warnock *et al.*, 2007; Hadinezhad *et al.*, 2021). Adicionalmente, en el matorral la remoción de semillas es más lenta bajo los árboles aislados que en el matorral denso (Jurado *et al.*, 2006), lo que también puede influir en la cantidad de especies identificadas. Jurado *et al.*, (2006) describieron que la remoción fue más lenta, especialmente, en árboles aislados de *N. laevigata*, la cual es una de las especies con mayor riqueza y densidad de semillas en el Matorral Espinoso Tamaulipeco estudiado. Es posible que el mismo proceso de remoción determine la composición de semillas en individuos aislados de *D. texana*, que fue similar a la de *N. laevigata*. Lo anterior parece indicar que, en esta región semiárida, la elección de las especies de árboles para dejar en pie o reforestar influye en la capacidad de las semillas de llegar a sitios perturbados y permanecer en el banco de semillas.

En el banco de semillas bajo *N. laevigata* se obtuvo la mayor cantidad de especies herbáceas, con una densidad alta y dispersión anemócora o no asistida. Asimismo, las

herbáceas superaron a las arbóreas bajo todas las especies. Lo anterior se relaciona con el hecho de que las herbáceas suelen producir muchas semillas pequeñas, mientras que las arbóreas producen menos semillas, pero más grandes (Moles *et al.*, 2004; Moles *et al.*, 2005), además las semillas grandes son más seleccionadas por los depredadores (Dylewski *et al.*, 2020), lo que pudo influir en la menor densidad registrada. Otro factor es que, en general, las herbáceas tienen mayor porcentaje de especies con latencia en comparación con las leñosas en los ecosistemas con condiciones extremas, como aquellos con heladas o sequías, por ejemplo, el Matorral Espinoso Tamaulipeco.

La información generada es importante porque representa la riqueza potencial que se obtendría en una trayectoria de regeneración natural. Con la evaluación de los bancos de semillas y de la vegetación en pie, es posible interpretar si las zonas que parecen degradadas recuperarán la estructura y diversidad de vegetación anterior al disturbio o tendrán un estado alternativo (Ma *et al.*, 2021). En el presente estudio se determinó una alta densidad y riqueza de especies nativas, además de que se infiere que ocurre un ingreso de semillas de áreas cercanas, lo que sugiere que el área estudiada está en un estado apto para recuperar su vegetación a través de la regeneración natural una vez que dejen de presentarse los disturbios.

7.2. Distribución espacial de la vegetación

Los resultados indican que las plántulas y juveniles más abundantes pertenecen a especies diferentes a los árboles adultos más abundantes, lo que sugiere un cambio futuro en la composición y estructura de la comunidad. El patrón agrupado observado de plántulas y juveniles en toda la comunidad indica una relación positiva con las plantas adultas a una escala pequeña. Comunidades de matorral espinoso tamaulipeco con historial de diferentes usos de suelo mostraron patrones similares (Mora-Donjuan *et al.*, 2016). Canizales-Velázquez (2016) también encontró una comunidad agrupada, pero a escalas más grandes que van desde 1 a 12 metros. La diferencia en la escala de agrupación probablemente se debe a la selección de funciones para caracterizar la comunidad. Mientras que Canizales-Velázquez (2016) empleó la función K de Ripley, en este trabajo se utilizó la función de correlación de pares $g(r)$ y, aunque están relacionadas, las funciones K tienen una "memoria" acumulativa, ya que

utiliza radios de círculos en expansión, mientras que la función $g(r)$ utiliza anillos, eliminando efectos acumulativos (Wiegand y Moloney, 2004). Sin embargo, a pesar de las diferencias en la escala, nuestros resultados son coherentes con nuestra hipótesis inicial y se alinean con los hallazgos de los estudios mencionados anteriormente.

Varios procesos ecológicos podrían influir en el patrón espacial agrupado observado, como la limitación en la dispersión de semillas (Nguyen *et al.*, 2018), la dispersión de semillas dirigida (Spiegel y Nathan, 2012), la herbivoría (Wang *et al.*, 2020), así como la facilitación intra e interespecífica o el efecto nodriza resultante de la heterogeneidad ambiental (Schleicher *et al.*, 2011). En ecosistemas áridos y semiáridos, el efecto nodriza es uno de los principales impulsores de la estructura de la vegetación (Flores y Jurado 2003). En este matorral espinoso, Jurado *et al.* (2006) sugirieron que los árboles adultos podrían generar condiciones microclimáticas adecuadas para el establecimiento de plántulas de otras especies. Sin embargo, se utilizaron procesos de Poisson heterogéneos como modelos nulos, y este enfoque permite la identificación de estructura espacial a pequeña escala (Carrer *et al.*, 2018). Teniendo en cuenta lo anterior, el patrón espacial observado sugiere que procesos biológicos, además de los factores ambientales, influyen en la distribución en esta comunidad. Otros estudios en comunidades áridas y semiáridas han encontrado patrones agrupados potencialmente influenciados por la heterogeneidad ambiental (Chacón-Labela *et al.*, 2016, Lara-Romero *et al.*, 2016, Pozo Inofuentes y Säumel, 2022). Además, algunos de estos estudios han identificado interacciones adicionales entre diferentes especies o tamaños de plantas (Wiegand *et al.*, 2006, Lara-Romero *et al.*, 2016, Pozo Inofuentes y Säumel, 2022).

Generalmente, los procesos biológicos que explican la agrupación de plántulas alrededor de árboles adultos son la limitación en la disponibilidad de semillas, la dispersión dirigida de semillas o las interacciones intra e interespecíficas (Ben-Said, 2021). Aunque los procesos de dispersión en el matorral espinoso tamaulipeco siguen siendo relativamente poco estudiados, existen evidencias que sugieren que los vectores de dispersión desempeñan un papel crucial en facilitar la llegada de semillas zoócoras debajo de las plantas nodrizas (Valdes-Alameda *et al.*, 2021). El resultado presentado aquí indica que las plántulas y juveniles se agruparon alrededor de los árboles adultos, lo que concuerda con nuestra hipótesis. Esta relación entre las plantas en etapas tempranas y los árboles adultos con síndromes de dispersión zoócora se ha

observado en muchos ecosistemas (Zucaratto y Pires, 2015; Mason *et al.*, 2022; Pozo Inofuentes y Säumel, 2022), pero es menos común en zonas semiáridas. Esto podría deberse a que las regiones áridas y semiáridas siguen siendo poco estudiadas desde el punto de vista espacial (Huenneke *et al.*, 2001) y estas áreas tienen menos especies dispersadas por animales en comparación con las áreas tropicales (Gentry, 1982, Willson, *et al.*, 1990). Este estudio reveló una observación interesante: seis especies estaban presentes como plántulas sin adultos en el interior o alrededor de la parcela de estudio. Esto sugiere que hay movimiento de semillas desde otras áreas hacia la parcela de estudio. Además, se observó una mayor riqueza de especies y una menor abundancia de plántulas conspecíficas en comparación con lo esperado bajo los árboles adultos dispersados por animales, ambos resultados en la misma escala. Estos hallazgos respaldan nuestra hipótesis de que el patrón de vegetación observado refleja la distribución espacial de la llegada de semillas bajo los árboles aislados en el matorral espinoso tamaulipeco, con especies zoócoras teniendo principalmente interacciones interespecíficas, probablemente debido a efectos de dispersión dirigida. Para fortalecer aún más nuestra comprensión de este proceso y su papel en la regeneración de la comunidad zoócora en el matorral espinoso, sería beneficioso llevar a cabo un análisis directo de la composición de la lluvia de semillas, así como investigar etapas posteriores como el banco de semillas y la emergencia de plántulas. Estas investigaciones adicionales podrían proporcionar información valiosa sobre los mecanismos que impulsan los patrones observados y arrojar luz sobre la dinámica de la comunidad.

Un patrón de distribución aleatorio y la presencia de repulsión a menudo se interpretan como indicadores de competencia o algún factor de perturbación como la herbivoría (Zunzunegui *et al.*, 2012). En este trabajo se observó una disminución abrupta de las plántulas y juveniles dispersados por animales a cierta distancia alrededor del tronco de un árbol adulto. Por otro lado, se encontró un patrón de distribución aleatorio de plántulas y juveniles no zoócoros. En cuanto a la diversidad y riqueza, se detectó que a estas escalas la comunidad mostraba efectos de heterogeneidad del hábitat e interacciones intraespecíficas. Los cambios de patrones de agrupación a patrones menos agrupados o regulares en escalas temporales y espaciales suelen estar relacionados con la mortalidad dependiente de la densidad, como la competencia (Meyer *et al.*, 2008). Sin embargo, no se encontró evidencia de competencia en la germinación o en la supervivencia de las plántulas que crecieron juntas durante 24 meses en el

matorral espinoso tamaulipeco (Jurado *et al.*, 2020; Jurado *et al.*, 2022), aunque estos experimentos se realizaron en condiciones controladas y el estrés al que están expuestas las plantas podría ser diferente en condiciones naturales. Además, el índice de Simpson espacialmente explícito y la relación individual especie-área sugieren la presencia de interacciones intraespecíficas, probablemente debido a la limitación en la dispersión, que generalmente conlleva la competencia de los individuos de la misma especie (Cheplick, 2022). Sin embargo, dada la evidencia de pastoreo en la parcela de muestreo, no se puede descartar el efecto potencial de la herbivoría. Probablemente, una combinación de los procesos mencionados anteriormente causó la disminución drástica en las plántulas debajo de las copas de los árboles adultos en esta comunidad. Experimentos de competencia *in situ* o muestreos en áreas con exclusión de ganado podrían ayudar a determinar la proporción en la que influyen en la dinámica de regeneración.

La distribución de árboles adultos en un patrón aleatorio, junto con un patrón de agrupamiento de plantas jóvenes, puede sugerir una interacción negativa entre especies, como un aumento en la competencia a medida que las plantas maduran (Meyer *et al.*, 2008). Sin embargo, es importante tener en cuenta que el área de estudio tiene un historial de pastoreo, y aproximadamente la mitad de los árboles adultos observados se dejaron de manera intencional para proporcionar sombra al ganado. Por lo tanto, se debe tener precaución al interpretar estos resultados. No obstante, esta información ha sido valiosa para caracterizar la región y obtener una mejor comprensión de su impacto en la dinámica de regeneración. Para mejorar aún más nuestra comprensión, sería beneficioso llevar a cabo estudios en áreas con vegetación más madura o menos perturbada, lo que podría ayudar a confirmar si los cambios observados en los patrones de agrupamiento de plantas jóvenes a una distribución aleatoria de árboles adultos están realmente relacionados con un aumento en la competencia.

La cantidad de puntos utilizados en el análisis espacial de puntos es una consideración significativa. Si bien muchos estudios prefieren un gran número de puntos para minimizar el riesgo de interpretar erróneamente patrones aleatorios o independientes, es importante tener en cuenta que los patrones significativos aún se pueden identificar con un pequeño número de puntos (Cordero *et al.*, 2016). En esta investigación, aunque se reconocen las limitaciones de un número relativamente pequeño de puntos y la interferencia potencial de las actividades de

pastoreo, se han recopilado el conjunto de datos más grande de posiciones de vegetación en la región. Los resultados son valiosos para inferir los procesos que ocurren durante la etapa de regeneración, tal como enfatiza Ben-Said (2021) para estudios exploratorios de patrones espaciales en sitios sin investigación al respecto o con escasa información. Los hallazgos contribuyen a la comprensión de estos procesos y sirven como base para investigaciones adicionales en este ecosistema.

Conclusiones

Los árboles aislados de las especies nativas *Diospyros texana*, *Neltuma laevigata*, *Yucca filifera*, *Parkinsonia aculeata* y *Vachellia farnesiana* del Matorral Espinoso Tamaulipeco, son reservorios de una alta riqueza y diversidad de semillas. Los bancos de semillas conformados por las especies con dispersión zoócora mantienen mayor riqueza y densidad de semillas que los integrados por taxones con otros síndromes de dispersión. El número de especies y la densidad de semillas germinables tienen una variación estacional, ya que los parámetros evaluados son mayores en otoño que en primavera. Por otro lado, se encontraron diferentes patrones espaciales entre cada una de las comunidades con diferentes síndromes de dispersión estudiados de acuerdo con nuestra hipótesis. Además, se identifica la presencia de heterogeneidad ambiental en la región y su influencia en los patrones observados. Estos hallazgos, junto con las métricas de diversidad, proporcionan ideas iniciales sobre el papel de las dinámicas de dispersión y las condiciones ambientales en la formación de patrones espaciales, así como sobre las interacciones subsiguientes entre especies en el matorral.

Para fines de restauración, la elección de especies de plantas que promuevan un movimiento efectivo de semillas y diversidad de estas será útil. La información presentada aquí destaca la influencia de los procesos de dispersión en la dinámica de regeneración de plantas y enfatiza la necesidad de una investigación adicional para comprender hasta qué punto estos procesos impulsan la composición de las comunidades maduras. Para confirmar completamente el papel de los agentes de dispersión en la regeneración, son necesarios estudios directos que se centren en los propios agentes y sus tasas de deposición de semillas. Obtener esta información no solo confirmaría su importancia, sino que también proporcionaría

información valiosa para tomar decisiones informadas y mejorar las estrategias de restauración. Por lo tanto, se recomienda encarecidamente que los esfuerzos de investigación futuros se centren en abordar esta brecha de conocimiento, ya que sigue siendo un aspecto crítico que merece una exploración más profunda.

Literatura consultada.

- Arnell, M., Ehrlén, J., & Eriksson, O. (2021). Local distribution patterns of fleshy-fruited woody plants—testing the orchard hypothesis. *Ecography*, 44(3), 481-492.
<https://doi.org/10.1111/ecog.05359>
- Baddeley, A., Rubak, E., & Turner, R. (2015). *Spatial point patterns: methodology and applications with R*. Chapman & Hall/CRC Press, Boca Ratón, 810 pp
- Baskin, J. M. & C.C. Baskin. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed science research*, 14(1), 1-16. <https://doi.org/10.1079/SSR2003150>
- Ben-Said M. (2021). Spatial point-pattern analysis as a powerful tool in identifying pattern-process relationships in plant ecology: an updated review. *Ecological Processes* 10: 1-23.
<https://doi.org/10.1186/s13717-021-00314-4>
- Bonte, D., van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., V&ewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C., & Travis, J.M.J., (2012). Costs of dispersal. *Biol Rev* 87. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>
- Bossuyt, B. & Honnay, O. (2008). Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science* 19(6):875–884. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18462>
- Bravo, D. N. (2003). El estudio de la distribución espacial en la biodiversidad: concepto y métodos. *Cuadernos de investigación geográfica: Geographical Research Letters*, (29), 67-82.
<https://publicaciones.unirioja.es/ojs/index.php/cig/article/view/1059>
- Bullock, J. M., & Moy, I. L. (2004). Plants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica*, 25(1-2), 35-41.
- Burczyk, J., DiFazio, S. P., & Adams, W. T. (2004). Gene flow in forest trees: how far do genes really travel?. *Forest Genetics*, 11(3/4), 179.

- Burmeier, S., Eckstein, R. L., Otte, A., & Donath, T. W. (2010). Desiccation cracks act as natural seed traps in flood-meadow systems. *Plant and Soil*, 333(1), 351-364. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0350-1>
- Caballero, I., Olano, J. M., Luzuriaga, A. L., & Escudero, A. (2005). Spatial coherence between seasonal seed banks in a semi-arid gypsum community: density changes but structure does not. *Seed Science Research*, 15(2), 153-160. <https://doi.org/10.1079/SSR2005206>
- Canizales-Velázquez P.A. (2016). Análisis de la estructura forestal de comunidades semiáridas en el noreste de México. PhD Thesis. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Carrer, M., Castagneri, D., Popa, I., Pividori, M., & Lingua, E. (2018). Tree spatial patterns and stand attributes in temperate forests: The importance of plot size, sampling design, and null model. *Forest Ecology and Management* 407: 125-134. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.041>
- Chacón-Labela, J., de la Cruz, M., & Escudero, A. (2016). Beyond the classical nurse species effect: diversity assembly in a Mediterranean semi-arid dwarf shrubland. *Journal of Vegetation Science* 27: 80-88. <https://doi.org/10.1111/jvs.12337>
- Charles, L. S., Dwyer, J. M., Chapman, H. M., Yadok, B. G., & Mayfield, M. M. (2019). Landscape structure mediates zoochorous-dispersed seed rain under isolated pasture trees across distinct tropical regions. *Landscape Ecology*, 34(6), 1347-1362. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00846-3>
- Cheplick, G.P. (2022). Philomathy in plants: why do so many species have limited seed dispersal? *American Journal of Botany* 109: 29-45. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1791>
- Cordero, I., Jiménez, M.D., Delgado, J.A., Villegas, L., & Balaguer, L. (2016). Spatial and demographic structure of tara stands (*Caesalpinia spinosa*) in Peru: Influence of present and past forest management. *Forest Ecology and Management* 377: 71-82. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.034>
- Correa, D. F., Álvarez, E., & Stevenson, P. R., (2015). Plant dispersal systems in Neotropical forests: Availability of dispersal agents or availability of resources for constructing zoochorous fruits? *Global Ecol Biogeogr.* 24. <https://doi.org/10.1111/geb.12248>

- Correll, D. S. & Johnston, M. C. (1970). Manual of the vascular plants of Texas. Contributions from Texas Research Foundation. A series of botanical studies, 6.
- Cousens, R., Dytham, C., & Law, R. (2008). Dispersal in plants: a population perspective. Oxford University Press.
- Csontos, P. (2007). Seed banks: ecological definitions and sampling considerations. *Community Ecology* 8:75-85. <https://doi.org/10.1556/ComEc.8.2007.1.10>
- Cuéllar-Rodríguez, G., & Jurado, E. (2016). Seeds & seedlings from isolated mesquite trees1. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 144(1), 58-62 <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-15-00070.1>
- da Silva, K. A., dos Santos, D. M., dos Santos, J. M., Ulysses, P., Ferraz, E. M. & Araújo, E. D. L. (2013). Spatio-temporal variation in a seed bank of a semi-arid region in northeastern Brazil. *Acta Oecologica* 46:25-32. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.10.008>
- De Souza, M. M., Maia, F. C. y Pérez, M. A. (2006). Bancos de semillas en el suelo. *Agriscientia* 23(1):33-44. ISSN: 03276244
- DeFalco, L. A., Esque, T. C., Kane, J. M., & Nicklas, M. B. (2009). Seed banks in a degraded desert shrubland: influence of soil surface condition and harvester ant activity on seed abundance. *Journal of Arid Environments*, 73(10), 885-893. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.04.017>
- DeMars, C. A., Rosenberg D. K. & Fontaine, J. B. (2010). Multi-scale factors affecting bird use of isolated remnant oak trees in agro-ecosystems. *Biological Conservation* 143(6):1485-1492. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.029>
- dos Santos Costa, A., Stropp, J., de Carvalho, N. A., Alves-Martins, F., Ladle, R. J., & Malhado, A. C. (2020). Environmental correlates of seed weight of tropical semi-arid woody species. *Plant and Soil*, 446, 369-378. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04341-1>
- Dreber, N., & Esler, K. J. (2011). Spatio-temporal variation in soil seed banks under contrasting grazing regimes following low and high seasonal rainfall in arid Namibia. *Journal of Arid Environments*, 75(2), 174-184. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.09.007>

- Dylewski, Ł., Ortega, Y. K., Bogdziewicz, M., & Pearson, D. E. (2020). Seed size predicts global effects of small mammal seed predation on plant recruitment. *Ecology Letters*, 23(6), 1024-1033. <https://doi.org/10.1111/ele.13499>
- Erfanzadeh, R., Hadinezhad, M., & Ghelichnia, H. (2020). Soil seed bank characteristics in relation to different shrub species in semiarid regions. *Authorea Preprints*.
<https://doi.org/10.1002/ldr.3856>
- Fenner, M. K. & K. Thompson. (2005). *The ecology of seeds*. Cambridge University Press. United Kingdom. 223 p.
- Ferrandis, P. (2019). La importancia de los bancos de semillas del suelo en los estudios ecológicos. *Revista Cubana de Ciencias Forestales*, 7(3), 276-282.
- Filazzola, A., Liczner, A. R., Westphal, M. & Lortie, C. J. (2019). Shrubs indirectly increase desert seedbanks through facilitation of the plant community. *PLoS One* 14(4):e0215988.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215988>
- Flores J., & Jurado E. (2003). Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments?. *Journal of Vegetation Science* 14: 911-916. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02225.x>
- Foroughbakhch, R., M. A. Alvarado-Vázquez, A. Carrillo-Parra, J. Hernández-Piñero y M. A. Guzmán-Lucio. (2013). Floristic diversity of a shrubland in northeastern Mexico. *Phyton-International Journal of Experimental Botany* 82:175-84.
<https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20143069410>
- García D., & Martínez, D. (2012). Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1740): 3106-3113. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0175>
- García Hernández, J. (1999). Caracterización del matorral con condiciones prístinas en el área de Linares, NL, México (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo León).
- García Salas, J. A. (1999). Uso de recursos, translapo de nicho y competencia de la avifauna asociada a *Yucca treculeana* en un matorral mediano subinermes en General Escobedo, NL, México (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo León).

- García, E. (2004). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. 90 p.
- García, J. y Jurado, E. (2008). Caracterización del matorral con condiciones prístinas en Linares NL, México. *Ra Ximhai: revista científica de sociedad, cultura y desarrollo sostenible*, 4(1), 1-22.
- Genes, L., & Dirzo, R. (2022). Restoration of plant-animal interactions in terrestrial ecosystems. *Biological Conservation*, 265, 109393. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109393>
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. In: Hecht, M. K., B. Wallace y G. T. Prance (eds). *Evolutionary Biology*. Springer, Boston, MA. USA. 1-84 pp. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6968-8_1
- Gonzalez, S., & Ghermandi, L. (2012). Comparison of methods to estimate soil seed banks: the role of seed size and mass. *Community Ecology*, 13(2), 238-242. <https://doi.org/10.1556/comec.13.2012.2.14>
- González-Varo, J. P., Carvalho, C. S., Arroyo, J. M. & Jordano, P. (2017). Unravelling seed dispersal through fragmented landscapes: frugivore species operate unevenly as mobile links. *Molecular Ecology* 26(16):4309-4321. <https://doi.org/10.1111/mec.14181>
- Gordo, O., & Sanz, J. J. (2009). Long-term temporal changes of plant phenology in the Western Mediterranean. *Global Change Biology* 15(8):1930-1948. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01851.x>
- Gotelli, N. J., & Graves, G. R. (1996). *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press. Washington, E.U.A. <https://library.wur.nl/WebQuery/titel/946595>
- Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. (2005). Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia*, 30(10), 595-601. https://ve.scielo.org/scielo.php?pid=S0378-18442005001000004&script=sci_arttext
- Hadinezhad, M., Erfanzadeh, R. & Ghelichnia, H. (2021). Soil seed bank characteristics in relation to different shrub species in semiarid regions. *Land Degradation & Development* 32(5):2025-2036. <https://doi.org/10.1002/ldr.3856>

- Howe, F., & Smallwood, J., (1982). Ecology of seed dispersal. *Annu Rev Ecol Syst.* Volume 13. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>
- Howe, H. F., & Miriti, M. N. (2000). No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 434-436. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01965-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01965-0)
- Huenneke, L.F., Clason, D., & Muldavin, E. (2001). Spatial heterogeneity in Chihuahuan Desert vegetation: implications for sampling methods in semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments* 47: 257-270. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0678>
- Illian, J., Penttinen, A., Stoyan, H., Stoyan, D. (2008). Statistical analysis and modelling of spatial point patterns (Vol. 70). John Wiley & Sons. England.
- INEGI. (2010). Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos 2010. Linares, Nuevo León, México: Instituto Nacional de Estadística y Geografía. https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/19/19033.pdf
- Jabot, F. & Pottier, J. (2017). Macroecology of seed banks: The role of biogeography, environmental stochasticity and sampling. *Global Ecology and Biogeography* 26(11):1247–1257. <https://doi.org/10.1111/geb.12631>
- Jiménez, J., Alanís, E., Aguirre, O., Pando, M., González, M.A. (2009). Análisis sobre el efecto del uso del suelo en la diversidad estructural del matorral espinoso tamaulipeco. *Revista Madera y Bosques.* 15(3):5-20. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1405-04712009000300001&script=sci_abstract&tlng=pt
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S., Valencia, R. Navarrete, H., Vallejo, M., y Foster, R. B. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(3), 864-869. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604666104>
- Jurado, E., Estrada, E., & Moles, A. (2001). Characterizing plant attributes with particular emphasis on seeds in Tamaulipan thornscrub in semi-arid Mexico. *Journal of Arid Environments* 48: 309-321. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0762>
- Jurado, E., Flores, J., Marroquín, J., Pando-Moreno, M., Rodríguez-Trapero, D.A., González-Rodríguez, H., y López-Carmona, J.Á. (2022). Interacción entre plantas coexistiendo desde la

germinación hasta los 2 años: un experimento de competencia y cercanía filogenética en el noreste de México. *Gayana Botanica* 79: 51-62. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432022000100051>

Jurado, E., García J. F., Flores, J., & Estrada, E. (2006). Leguminous seedling establishment in Tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico. *Forest Ecology and Management* 221: 133-139. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.09.011>

Jurado, E., Navar, J., Villalón, H., & Pando, M. (2001). Germination associated with season and sunlight for Tamaulipan thornscrub plants in north-eastern Mexico. *Journal of arid environments*, 49(4), 833-841. <https://doi.org/10.1006/jare.2001.0817>

Krebs, J. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y abundancia*. Harla. 2a ed. México, D.F., México. 753 pp.

Laborde, J., Guevara, S., & Sánchez-Ríos, G. (2008). Tree and shrub seed dispersal in pastures: The importance of rainforest trees outside forest fragments. *Ecoscience*, 15(1), 6-16. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2008\)15\[6:TASSDI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2008)15[6:TASSDI]2.0.CO;2)

Lara-Romero, C., de la Cruz, M., Escribano-Ávila, G., García-Fernández, A., & Iriondo, J. M. (2016). What causes conspecific plant aggregation? Disentangling the role of dispersal, habitat heterogeneity and plant–plant interactions. *Oikos* 125: 1304-1313. <https://doi.org/10.1111/oik.03099>

Leal-Elizondo, N.A., Alanís-Rodríguez, E., Mata-Balderas, J. M., Treviño-Garza, E. J., & Yeren-Yamallel, J. I. (2018). Estructura y diversidad de especies leñosas del matorral espinoso tamaulipeco regenerado postganadería en el noreste de México. *Polibotánica* 45: 75-88.

Levey, D. J., Tewksbury, J. J., & Bolker, B. M. (2008). Modelling long-distance seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Journal of Ecology*, 96(4), 599-608. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01401.x>

Levin, S. A., & Muller-Landau, H. C. (2000). The evolution of dispersal and seed size in plant communities. *Evolutionary Ecology Research*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20001615159>

- Lewis, J. S., Kaiser III, R. D., Hewitt, D. G., & Synatzske, D. R. (2012). Female White-Tailed Deer Body Condition and Diet After a Large Spring Wildfire. *Rangeland Ecology & Management*, 65(3), 309-312. <https://doi.org/10.2111/REM-D-11-00107.1>
- López Soto, J. H. (2005). Estrategias alimentarias del coyote *Canis latrans* SAY, 1833, en una UMA del noreste de México (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo León). <https://eprints.uanl.mx/20621/>
- Ma, M., S. L. Collins, Z. Ratajczak & G. Du. 2021. Soil seed banks, alternative stable state theory, and ecosystem resilience. *BioScience* 71(7):697-707. <https://doi.org/10.1093/biosci/biab011>
- Maestre, F. T., Escudero, A., & Bonet, A. (Eds.). (2008). Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones (p. 850). Dykinson
- Mall, U., & Singh, G. S. (2013). Soil seed bank dynamics: history and ecological significance in sustainability of different ecosystems. In *Environment and sustainable development* (pp. 31-46). New Delhi: Springer India. https://doi.org/10.1007/978-81-322-1166-2_3
- Manning, A. D., Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2006). Scattered trees are keystone structures—implications for conservation. *Biological conservation*, 132(3), 311-321. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.023>
- Martínez-Adriano, C. A., E. Jurado, J. Flores, E. Estrada-Castillón & H. Gonzalez-Rodríguez. (2021). Effect of induced warming on seedling emergence of Tamaulipan thornscrub at northeastern México. *Flora* 285:151965. Doi: 10.1016/j.flora.2021.151965
- Martínez-López, V., V. Zapata, P. De la Rúa and F. Robledano. (2019). Uncovering mechanisms of bird seed dispersal in semiarid environments to help to restore them. *Ecosphere* 10(4): e02673. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2673>
- Mason D.S., Baruzzi C., Lashley M.A. 2022. Passive directed dispersal of plants by animals. *Biological Reviews* 97: 1908-1929. <https://doi.org/10.1111/brv.12875>
- McIntire, E. J., y Fajardo, A. (2009). Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, 90(1), 46-56. <https://doi.org/10.1890/07-2096.1>

- Meyer K.M., Ward D., Wiegand K., Moustakas A. (2008). Multi-proxy evidence for competition between savanna woody species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10: 63-72. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.002>
- Milton, S. J., Wilson, J. R. U., Richardson, D. M., Seymour, C. L., Dean, W. R. J., Iponga, D. M., y Procheş, S. (2007). Invasive alien plants infiltrate bird-mediated shrub nucleation processes in arid savanna. *Journal of Ecology*, 95(4), 648-661. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01247.x>
- Miranda, A., Vasquez, I. A., Becerra, P., Smith-Ramirez, C., Delpiano, C. A., Hernandez-Moreno, A., & Altamirano, A. (2019). Traits of perch trees promote seed dispersal of endemic fleshy-fruit species in degraded areas of endangered Mediterranean ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 170, 103995. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.103995>
- Moles, A. T., Ackerly, D. D., Tweddle, J.C., Dickie, J. B., Smith, R., Leishman, M. R., Mayfield, M. M., Pitman, A., Wood, J. T., Westoby, M., (2007). Global patterns in seed size. *Global Ecol Biogeogr* 16. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00259.x>
- Moles, A. T., D. D. Ackerly, C. O. Webb, J. C. Tweddle, J. B. Dickie & M. Westoby. (2005). A brief history of seed size. *Science* 307(5709):576-580. <https://doi.org/10.1126/science.1104863>
- Moles, A. T., D. S. Falster, M. R. Leishman & M. Westoby. (2004). Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of Ecology* 92(3):384-396. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00880.x>
- Molina-Guerra, V. M., Pando-Moreno, M., Alanís-Rodríguez, E., Canizales-Velázquez, P. A., González Rodríguez, H., y Jiménez-Pérez, J. (2013). Composición y diversidad vegetal de dos sistemas de pastoreo en el matorral espinoso tamaulipeco del Noreste de México. *Revista mexicana de ciencias pecuarias*, 4(3), 361-371. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S200711242013000300007&script=sci_abstract&lng=pt
- Mora-Donjuán, C. A., Buendía-Rodríguez, E., Rubio-Camacho, E. A., Alanís-Rodríguez, E., Treviño-Garza, E. J. (2016). Distribución espacial, composición y estructura de un matorral en el noreste de México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 39: 87-95.

https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S018773802016000100013&script=sci_abstract&tlng=en

- Naoue, S., Tayasu, I., Sakai, Y., Masaki, T., Kobayashi, K., Nakajima, A., Sato, Y., Yamazaki, K., Kiyokawa, H., Koike, S., (2016). Mountain-climbing bears protect cherry species from global warming through vertical seed dispersal. *Curr Biol.* <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.002>
- Nguyen, H. H., Erfanifard, Y., Pham, V. D., Le, X. T., Bui, T. D., & Petritan I. C. (2018). Spatial association and diversity of dominant tree species in tropical rainforest, Vietnam. *Forests* 9: 615. <https://doi.org/10.3390/f9100615>
- Pando-Moreno, M., Jurado, E., Castillo, D., Flores, J., & Estrada, E. (2010). Physical crust does not affect soil seed bank. *Arid land research and management*, 24(3), 263-266. <https://doi.org/10.1080/15324981003744966>
- Piudo, M. J., y Cavero-Reimon, R. Y. (2005). Banco de semillas: comparación de metodologías de extracción, de densidad y de profundidad de muestreo. <https://dadun.unav.edu/handle/10171/8024>
- Pozo Inofuentes, P., & Säumel, I. 2022. Nurse species facilitate dry forests persistence in agricultural landscapes in Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, e13127. <https://doi.org/10.1111/jvs.13127>
- Pragasan, L. A. (2021). Seed dispersal modes of tree species and their relation with altitudinal gradient from tropical forests of Eastern Ghats, India. *Acta Ecologica Sinica.* <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2021.10.006>
- Pugnaire, F. I., & R. Lázaro. (2000). Seed bank and understory species composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany* 86(4):807-813. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1240>
- Quevedo-Robledo, L., E. Pucheta y Y. Ribas-Fernández. (2010). Influences of interyear rainfall variability and microhabitat on the germinable seed bank of annual plants in a sandy Monte Desert. *Journal of Arid Environments* 74(2):167-172. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.08.002>

- Rodríguez-Pérez, J., D. García & D. Martínez. (2014). Spatial networks of fleshy-fruited trees drive the flow of avian seed dispersal through a landscape. *Functional Ecology* 28(4):990-998. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12276>
- Saatkamp, A., P. Poschlod & D. L. Venable. (2014). The Functional Role of Soil Seed Banks in Natural Communities In 3rd edition *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CABI. Wallingford, UK. 263-295 pp.
- Santos, D.M., Silva, K.A., Santos, J.M.F.F., Lopes, C.G.R., Pimentel, R.M.M., Araújo, E.L., (2010). Variação espaço-temporal do banco de sementes em uma área de floresta tropical seca (caatinga) e Pernambuco. *Revista de Geografia* 27, 234e253
- Schleicher, J., Wiegand, K., & Ward, D. (2011). Changes of woody plant interaction and spatial distribution between rocky and sandy soil areas in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Arid Environments* 75: 270-278. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.10.003>
- Schupp, E. W., & Fuentes, M. (1995). Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, 2(3), 267-275. <https://doi.org/10.1080/11956860.1995.11682293>
- Schupp, E. W., Jordano, P., & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New phytologist*, 188(2), 333-353. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03402.x>
- Schurr, F.M., Bossdorf, O., Milton, S.J. & Schumacher, J. (2004). Spatial pattern formation in semi-arid shrubland: A priori predicted versus observed pattern characteristics. *Plant Ecology* 173: 271–282. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000029335.13948.87>
- Shimatani, K. (2001). Multivariate point processes and spatial variation of species diversity. *Forest Ecology and Management* 142: 215-229. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00352-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00352-2)
- Smith, F. A., Johnson, D., y Reinhardt, K. (2008). *Spatial distribution patterns* edited by Jorgensen, S. E., y Fath, B. D. (2008). *Encyclopedia of ecology*. Elsevier BV.
- Spiegel, O. & Nathan, R. (2012). Empirical evaluation of directed dispersal and density-dependent effects across successive recruitment phases. *Journal of Ecology* 100: 392-404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01886.x>

- Tamme, R., Götzenberger, L., Zobel, M., Bullock, J. M., Hooftman, D. A., Kaasik, A., & Pärtel, M. (2014). Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. *Ecology*, 95(2), 505-513. <https://doi.org/10.1890/13-1000.1>
- Thompson, S. E., Assouline, S., Chen, L., Trahtenbrot, A., Svoray, T., y Katul, G. G. (2014). Secondary dispersal driven by overland flow in drylands: Review and mechanistic model development. *Movement ecology*, 2(1), 1-13. <https://doi.org/10.1186/2051-3933-2-7>
- Valdes-Alameda, R., Jurado, E., Flores, J., Pando-Moreno, M., Estrada, E., y Gurvich, D. E. (2021). Densidad de semillas y plántulas de *Zanthoxylum fagara* en México y *Zanthoxylum coco* en Argentina: influencia de plantas bajo las cuales ocurren y borde de la vegetación. *Botanical Sciences* 99: 67-79. <https://doi.org/10.17129/botsci.2636>
- Valdez, C. G., Guzmán, M. A., Valdés, A., Forougbakhch, R., Alvarado, M. A., y Rocha, A. (2018). Estructura y diversidad de la vegetación en un matorral espinoso prístino de Tamaulipas, México. *Revista de Biología Tropical*, 66(4), 1674-1682. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v66i4.32135>
- van der Pijl, L., (1982). Principles of Dispersal in Higher Plants. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-87925-8>
- Velázquez, E., Martínez, I., Getzin, S., Moloney, K. A., & Wiegand, T. (2016). An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology. *Ecography*. 39: 1042-1055. <https://doi.org/10.1111/ecog.01579>
- Velázquez-Escamilla, T. L., Díaz-Castelazo, C., Ruiz-Guerra, B., & Velázquez-Rosas, N. (2019). Síndromes de dispersión de semillas en comunidades de bosque mesófilo de montaña, en la región centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences*, 97(4), 568-578. <https://doi.org/10.17129/botsci.2095>
- Walck, J. L., Baskin, J. M., Baskin, C. C., & Hidayati, S. N. (2005). Defining transient and persistent seed banks in species with pronounced seasonal dormancy and germination patterns. *Seed Science Research*, 15(3), 189-196. <https://doi.org/10.1079/SSR2005209>

- Wang X, Jiang C, Yonghong Li F, Tai Y, Liang C, Hou Y, Zhang W. (2020). Population neighborhood density at different scales between grazed and ungrazed communities. *Ecosphere* 11: e03275. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3275>
- Wang X, Wiegand T, Swenson NG, Wolf AT, Howe, RW, Hao Z, Yuan Z. (2015). Mechanisms underlying local functional and phylogenetic beta diversity in two temperate forests. *Ecology* 96: 1062-1073. <https://doi.org/10.1890/14-0392.1>
- Warnock, A. D., M. E. Westbrooke, S. K. Florentine & C. P. Hurst. (2007). Does *Geijera parviflora* Lindl. (Rutaceae) facilitate understorey species in semi-arid Australia?. *Rangeland Journal* 29(2):207-216. <https://doi.org/10.1071/RJ07032>
- Wenny, D.G., (2001). Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. *Evol Ecol Res* 3. <https://www.evolutionary-ecology.com/abstracts/v03/1226.html>
- Wiegand, T. (2018). User manual for the programita software. Department of Ecological Modelling, Helmholtz Centre for Environmental Research – UFZ, Leipzig, Germany
- Wiegand, T., & A. Moloney, K. (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104(2), 209-229. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12497.x>
- Wiegand, T., & Moloney, K. A. (2014). *Handbook of Spatial Point Pattern Analysis in Ecology*. Chapman and Hall/CRC Press, Boca Raton, United States of America.
- Wiegand, T., Grabarnik, P., & Stoyan, D. (2016). Envelope tests for spatial point patterns with and without simulation. *Ecosphere*, 7(6), e01365. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1365>
- Wiegand, T., Uriarte, M., Kraft, N. J., Shen, G., Wang, X., & He, F. (2017). Spatially explicit metrics of species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity: insights into plant community assembly processes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 48: 329–351. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022936>
- Willson, M. F., B. L. Rice & M. Westoby. (1990). Seed dispersal spectra: a comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science* 1(4):547-562. <https://doi.org/10.2307/3235789>

Zepeda-Gómez, C., Lot, A., Antonio-Némiga, X., y Manjarrez, J. (2015). Evaluación del banco de semillas y su importancia en la rehabilitación de la vegetación de humedales del centro México. *Botanical Sciences*, 93(4), 695-707. <https://doi.org/10.17129/botsci.245>

Zucaratto, R., & Pires, A. D. S. (2015). Local extinction of an important seed disperser does not modify the spatial distribution of the endemic palm *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret (Arecaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 29, 244-250. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0008>

Zunzunegui M., Esquivias M.P., Oppo F., Gallego-Fernández J.B. (2012). Interspecific competition and livestock disturbance control the spatial patterns of two coastal dune shrubs. *Plant Soil* 354: 299-309. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1066-6>