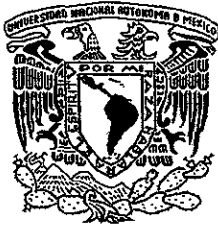


03041

3



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES - UNIDAD
ACADÉMICA DE LOS CICLOS DE ESTUDIOS
PROFESIONALES Y DE POSGRADO**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**PATRONES DE ESTABLECIMIENTO DE LA
VEGETACION ESCLEROFILA PERENNIFOLIA.
COMPARACION ENTRE LAS REGIONES DE
CLIMA MEDITERRANEO Y EL MEXICAL DEL
VALLE DE TEHUACÁN, PUEBLA, MEXICO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

**Maestro en Ciencias
(Ecología Básica)**

P R E S E N T A:

Adolfo Vital Rumebe

Director de tesis: Dr. Alfonso Valiente Banuet

México D.F.

2000

279102



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

a mis padres, con profundo cariño y respeto

con todo mi amor a mi esposa Norma y a mi hija Karen

a mis hermanos

a mi tío Efraín y a Don Enrique en su memoria

Agradecimientos

Quisiera agradecer de manera especial al Dr. Alfonso Valiente Banuet, no sólo por permitir integrarme a su laboratorio y por su acertada dirección. También, aunque aveces a coscorrónes, conducir mi desarrollo académico. Además de brindarme su amistad y apoyo en los momentos difíciles.

A Miguel Verdú, Cristina Peñalba, Patricia Dávila, José Ortega, Lauro López-Mata, Julio Campo y Hector Godínez, por sus críticas y comentarios, que sin duda alguna mejoraron la calidad de esta tesis.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Comunidades de Zonas Áridas, Chano (Hector), Lety, Ariel, Oscar, la Joseja (Rocío), el tío Alberto, Carlos, Olga, Soriano, Noé, Rodolfo, Pablo, Lugui, Polo, Blanca, Mónica, Javiercito (Mini McAuliffe), Amelia, por el compañerismo, los consejos y sugerencias cuando la cajeteaba, por su apoyo en el trabajo de campo y los momentos de diversión.

A mis compañeros de generación por su amistad y ánimos, necesarios en este duro pero satisfactorio camino de la ciencia.

Este trabajo fue posible gracias a la DGAPA proyecto IN-207798 y a CONACyT al otorgarme una beca para estudios de maestría.

INDICE

Resumen.....	1
1. Introducción.....	2
2. Patrones de Establecimiento de la Vegetación Esclerófila Perennifolia en Regiones con Clima Mediterráneo.....	3
2.1. Efecto de la Dispersión.....	4
2.2 Efecto del Micrositio.....	9
2.3. Efecto de la Depredación sobre el Establecimiento.....	12
2.4. Factores Abióticos.....	12
3. Patrones de Establecimiento de la Vegetación Esclerófila Perennifolia en Regiones con Clima Tropical no Mediterráneo Libres de Fuego.....	14
4. Literatura Citada.....	19
5. Recruitment Patterns in the Mexical Shrubland of the Tehuacán Valley, Mexico.....	28
6. Conclusiones.....	63
6.1 Literatura Citada.....	65

Índice de Tablas y Figuras

Cuadro 1. Especies que germinan en respuesta a estímulos relacionados con el fuego en algunas regiones con clima mediterráneo.....	5
Cuadro 2. Síndromes de dispersión y estrategia de establecimiento de especies con frutos carnosos en algunas regiones con clima mediterráneo.....	9
Cuadro 3. Síndromes de dispersión y estrategia de establecimiento de especies con frutos secos en algunas regiones con clima mediterráneo.....	11
Cuadro 4. Tipo de fruto, fenología de fructificación, síndrome de dispersión, tipo de hoja y estrategia de regeneración de especies del Mexical del Valle de Tehuacán.....	18
Table 1. Dispersal syndrome and recruitment pattern of species with dry-fruit and fleshy-fruit in regions with Mediterranean climate.....	49
Table 2. List of species and their aerial cover recorded in the Tehuacán Mexical sampled area.....	52
Table 3. Mean distances between a random point and its nearest seedling and between the seedling and its nearest shrub for species with fleshy and dry fruits in the Mexical of Tehuacán.....	54
Table 4. Numbers of seedlings of species having fleshy or dry fruits observed and expected beneath nurse species and in open space in the Mexical of Tehuacán.....	55

Table 5. Number of seedlings for each fleshy-fruit and dry-fruit species observed and expected beneath nurse species and in open space in the Mexical of Tehuacán.....	56
Fig. 1 Study area.....	60
Fig. 2. Ombrothermic diagram of the Tecamachalco climatic station, Puebla, Mexico, near to study zones.....	61

Resumen

Se realizó un análisis de los patrones de establecimiento encontrados en la vegetación esclerófila perennifolia, constituida por una mezcla de elementos de origen Terciario y elementos que especiaron en el Cuaternario, en las cinco zonas mediterráneas del mundo, el chaparral californiano EUA, el matorral chileno, la maquia de la Cuenca del Mediterráneo, el malle australiano y el fynbos sudafricano. Se ha reconocido que el establecimiento es una de las etapas cruciales en el ciclo de vida de las plantas en estos ecosistemas, y puede estar fuertemente influenciada por el tipo y la magnitud en las interacciones que intervienen en esta etapa. Entre las interacciones que intervienen destacan la dispersión de las semillas, el rompimiento de latencia, el escape a la depredación y la localización de sitios favorables para la germinación y el establecimiento. Así mismo, se ha señalado que la vegetación esclerófila perennifolia ha desarrollado diferentes estrategias del ciclo de vida relacionadas a la alta incidencia de fuegos en estos ecosistemas. En este sentido, se reconocen dos estrategias, la semillera y la rebrotadora consideradas como resultado de la influencia de fuegos. Las especies semilleras poseen semillas latentes y se establecen después de fuegos. Las rebrotadoras tienen frutos carnosos y dependen de la sombra de arbustos y sitios libres de fuego para establecerse.

Este trabajo evaluó las estrategias de establecimiento en una vegetación idéntica a la flora mediterránea no influenciada por fuego, denominada mexical, en el Valle de Tehuacán en México, analizando la presencia de las dos estrategias descritas para sistemas mediterráneos. Los resultados muestran una marcada similitud en los patrones de establecimiento de las especies del mexical con los de la vegetación esclerófila mediterránea. Especies rebrotadoras como *Citharexylum oleinum*, *Amelanchier denticulata*, *Comarostaphylis polifolia*, *Rhus virens* presentan frutos carnosos y son dispersados por animales, estableciéndose debajo de arbustos. En contraste especies semilleras, como *Dodonaea viscosa*, *Salvia candicans* y *Xerospirea hartwegiana* se regeneran sin la influencia de fuegos en espacios abiertos. Aparte de las especies estudiadas, un número significativo de especies no muestran regeneración vía semilla, propagándose de forma asexual, siendo esta última la principal forma de regeneración en el mexical del Valle de Tehuacán. Lo anterior sugiere la presencia de mecanismos, asociados a la dinámica de establecimiento, diferentes a los planteados en sistemas mediterráneos.

1. Introducción.

La vegetación esclerófila perennifolia, constituida por elementos arbustivos y algunos arbóreos no mayores a los 3 m de altura, ha sido tradicionalmente considerada exclusiva de las regiones de clima mediterráneo (Mooney & Dunn, 1970). Estas regiones se caracterizan por presentar veranos secos e inviernos húmedos, con un periodo de sequía de seis a siete meses (Naveh, 1967; Cody & Mooney, 1978; Di Castri, 1981), condición que en México sólo se conoce para la porción noroccidental del país (Rzedowski, 1978). Esta vegetación recibe diferentes nombres según la región en que se encuentra, como chaparral en California EUA, matorral en Chile, maquia en la Cuenca Mediterránea, mallee en el sur y sudoeste de Australia y fynbos en la Provincia del Cabo en Sudáfrica (Cody and Mooney, 1978; Valiente-Banuet *et al.*, 1998). Con menos del 5% de la superficie terrestre, estas regiones logran alojar alrededor del 20% de la flora mundial (Cowling *et al.*, 1996), constituida por una mezcla de elementos de origen Terciario (Axelrod, 1958, 1973, 1975) que sobrevivieron hasta el presente, así como elementos que especieron durante el Cuaternario (Herrera, 1992; Valiente-Banuet *et al.*, 1998). Además del clima mediterráneo, estos ecosistemas tienen en común la presencia de fuegos recurrentes (Naveh, 1975), factores que tradicionalmente se han visto como los principales promotores evolutivos en la convergencia de caracteres tanto en plantas como en animales (Cody y Mooney, 1978; Di Castri, 1981).

Dentro del estudio del ciclo de vida de las plantas, se reconocen tres estadios de transición de gran importancia en la dinámica de las poblaciones: 1) de flor a semilla, 2) de semilla a plántula, y 3) de plántula a adulto maduro. Cada una de estas fases es importante en la dinámica poblacional de las plantas, y principalmente de las que dependen de la producción continua de semillas (Louda, 1995). Entre las etapas del ciclo de vida de las plantas, el establecimiento de nuevos individuos, es decir, la transición de semilla a plántula, es de las más críticas (Harper, 1977). Puede estar fuertemente influenciada por el tipo y magnitud en las interacciones que se involucran en esta, en las que destacan procesos de diseminación de las semillas y escape a depredadores, rompimiento de latencia (en algunos casos), y localización de sitios favorables para la germinación y el establecimiento (Mills & Kummerow, 1989; Louda, 1995).

Al estudio de la dinámica de establecimiento de especies en la vegetación esclerófila perennifolia en sistemas mediterráneos se le ha dado una gran relevancia (Cody & Mooney, 1978; Moreno & Oechel, 1991, 1992; Keeley, 1992a,b; Armesto *et al.*, 1995). Estos trabajos han

señalado que la vegetación esclerófila ha desarrollado diferentes estrategias en el mantenimiento de sus poblaciones, entre las cuales el desarrollo de caracteres adaptativos a la incidencia de perturbaciones (v.g. fuegos), la capacidad de rebrotar, el rompimiento de la latencia en las semillas y la dispersión de las semillas a sitios seguros (Harper, 1967), tienen un lugar preponderante en la dinámica de establecimiento y en el mantenimiento de esta vegetación.

2. Patrones de Establecimiento de la Vegetación Esclerófila Perennifolia en Regiones con Clima Mediterráneo.

El fuego es una parte integral de la ecología de los sistemas mediterráneos (Keeley, 1987). A partir de su alta incidencia, se le ha considerado como el factor fundamental en las estrategias de ciclos de vida de la vegetación esclerófila perennifolia (Naveh, 1975; Mooney 1977; Keeley, 1987; Moreno & Oechel, 1991, 1992). La mayoría de las comunidades vegetales en estos sistemas son resistentes a esta perturbación, señalándose que gran parte de las especies han evolucionado en respuesta a la alta recurrencia de fuegos (Naveh, 1975; Keeley, 1987), por lo que incluso se atribuye a éstos la diversificación de estrategias de permanencia de la vegetación.

Típicamente el fuego elimina la biomasa aérea, y en un grupo de especies los individuos mueren a excepción de las semillas; en otras en cambio, sólo la biomasa subterránea logra sobrevivir, asegurando de este modo su permanencia en el sistema (Keeley, 1987). A esta diversificación en la forma de regeneración y reclutamiento, ha conducido a dos tipos de estrategias denominadas “semillera” y “rebrotadora” (Keeley, 1987, 1991).

La estrategia “semillera”, denominada también síndrome de “fuego-reclutador” o de “semillas refractarias”, se asocia a las especies que obligadamente requieren del fuego para el establecimiento de nuevos individuos (Keeley, 1991; Tyler, 1995). Esto es debido a que las semillas de estas especies regularmente tienen latencia, dada por una capa impermeable y dura que cubre a la semilla, y/o por la acción de sustancias alelopáticas que inhiben la germinación (Muller, 1966). Esta latencia puede ser rota por estímulos relacionados con el fuego, como inducción por intenso calor, incubación de lixiviados químicos derivados de la carbonización de madera (Keeley, 1987, 1991, 1995), o por la inducción de gases o humos (Keeley & Fotheringham, 1997, 1998; Malakoff, 1997). Este síndrome es reportado en la literatura por lo menos para 83 especies de 46 géneros en las regiones mediterráneas (cuadro 1) (ver Keeley, 1987, 1991, 1995), por lo que se ha señalado que en ausencia de fuegos, las oportunidades de

señalado que la vegetación esclerófila ha desarrollado diferentes estrategias en el mantenimiento de sus poblaciones, entre las cuales el desarrollo de caracteres adaptativos a la incidencia de perturbaciones (v.g. fuegos), la capacidad de rebrotar, el rompimiento de la latencia en las semillas y la dispersión de las semillas a sitios seguros (Harper, 1967), tienen un lugar preponderante en la dinámica de establecimiento y en el mantenimiento de esta vegetación.

2. Patrones de Establecimiento de la Vegetación Esclerófila Perennifolia en Regiones con Clima Mediterráneo.

El fuego es una parte integral de la ecología de los sistemas mediterráneos (Keeley, 1987). A partir de su alta incidencia, se le ha considerado como el factor fundamental en las estrategias de ciclos de vida de la vegetación esclerófila perennifolia (Naveh, 1975; Mooney 1977; Keeley, 1987; Moreno & Oechel, 1991, 1992). La mayoría de las comunidades vegetales en estos sistemas son resistentes a esta perturbación, señalándose que gran parte de las especies han evolucionado en respuesta a la alta recurrencia de fuegos (Naveh, 1975; Keeley, 1987), por lo que incluso se atribuye a éstos la diversificación de estrategias de permanencia de la vegetación.

Típicamente el fuego elimina la biomasa aérea, y en un grupo de especies los individuos mueren a excepción de las semillas; en otras en cambio, sólo la biomasa subterránea logra sobrevivir, asegurando de este modo su permanencia en el sistema (Keeley, 1987). A esta diversificación en la forma de regeneración y reclutamiento, ha conducido a dos tipos de estrategias denominadas “semillera” y “rebrotadora” (Keeley, 1987, 1991).

La estrategia “semillera”, denominada también síndrome de “fuego-reclutador” o de “semillas refractarias”, se asocia a las especies que obligadamente requieren del fuego para el establecimiento de nuevos individuos (Keeley, 1991; Tyler, 1995). Esto es debido a que las semillas de estas especies regularmente tienen latencia, dada por una capa impermeable y dura que cubre a la semilla, y/o por la acción de sustancias alelopáticas que inhiben la germinación (Muller, 1966). Esta latencia puede ser rota por estímulos relacionados con el fuego, como inducción por intenso calor, incubación de lixiviados químicos derivados de la carbonización de madera (Keeley, 1987, 1991, 1995), o por la inducción de gases o humos (Keeley & Fotheringham, 1997, 1998; Malakoff, 1997). Este síndrome es reportado en la literatura por lo menos para 83 especies de 46 géneros en las regiones mediterráneas (cuadro 1) (ver Keeley, 1987, 1991, 1995), por lo que se ha señalado que en ausencia de fuegos, las oportunidades de

crecimiento de las poblaciones de estas especies son escasas. Entre cada evento de fuego, estas especies pueden mantener un banco de semillas, y la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas inicia a partir de la primera estación de lluvia después del fuego. De esta manera, se ha señalado que en zonas donde no han ocurrido fuegos en varias décadas, es evidente la falta de establecimiento de plántulas de especies semilleras (Keeley, 1992a,b, 1995).

La estrategia “rebrotadora”, también llamada de “resistencia al fuego”, se presenta en especies con alta capacidad de generar rebrotes (James, 1984; Canadell & Zedler, 1995). Estas especies por lo regular no acumulan banco de semillas ya que no desarrollan latencia, logrando germinar rápidamente después de su dispersión a partir de las primeras lluvias de otoño e invierno. Sin embargo, la germinación de las semillas depende de periodos libres de fuego, ya que éstas no resisten altas temperaturas (Ricardo & Veloso, 1987; Keeley, 1992a,b), restringiendo el establecimiento a lugares libres de incendios por periodos largos de tiempo. A las semillas con este síndrome se les conoce como “semillas no refractarias”. En sitios con una alta incidencia de fuegos, como California y Sudáfrica, las especies logran mantenerse a través de la propagación vegetativa, por lo que son conocidas como “rebrotadoras obligadas” o “persistentes” (Keeley, 1991, 1995).

2.1. Efecto de la Dispersión

La dispersión de semillas es una de las etapas más cruciales en el ciclo de vida de las plantas, por lo que desarrollar mecanismos eficientes de dispersión es uno de los atributos importantes que podrían permitir una reproducción exitosa (Harper, 1977). Los trabajos sobre dispersión y establecimiento en sistemas mediterráneos han encontrado un marcado patrón que relaciona el tipo de diáspora y su forma de dispersión con el tipo de estrategia en el establecimiento (Keeley, 1991).

Cuadro 1. Especies que germinan en respuesta a estímulos relacionados con el fuego en algunas regiones con clima mediterráneo.

Región	Especie	Estímulo	Referencias ¹
chaparral	<i>Adenostoma fasciculatum</i>	lixiviados de madera carbonizada	(6, 20, 29)
	<i>Arctostaphylos canescens</i>	lixiviados de madera carbonizada	(29, 34)
	<i>Arctostaphylos glandulosa</i>	lixiviados de madera carbonizada	(29)
	<i>Arctostaphylos patula</i>	lixiviados de madera carbonizada	(29)
	<i>Artemisia californica</i>	lixiviados de madera carbonizada	(29)
	<i>Ceanothus cordulatus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus crassifolius</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus cuneatus</i>	calor	(4, 29)
	<i>Ceanothus dentatus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus foliosus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus greggii</i>	calor	(7, 21)
	<i>Ceanothus griseus</i>	calor	(21)
	<i>Ceanothus impressus</i>	calor	(7, 21)
	<i>Ceanothus incanus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus integerrimus</i>	calor	(4, 29)
	<i>Ceanothus leucodermis</i>	calor	(4, 5, 11, 29)
	<i>Ceanothus megacarpus</i>	calor	(5, 8, 29)
	<i>Ceanothus oliganthus</i>	calor	(29)
	<i>Ceanothus papillosus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus purpureus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus ramulosus</i>	calor	(20)
	<i>Ceanothus rigidus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus sorediatus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus spinosus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus thyrsiflorus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus tomentosus</i>	calor	(29)
	<i>Ceanothus velutinus</i>	calor	(4)
	<i>Ceanothus verrucosus</i>	calor	(29)
	<i>Fremontodendron californicum</i>	calor	(11)
	<i>Fremontodendron decumbens</i>	calor	(15)
	<i>Fremontodendron mexicanum</i>	calor	(11)
	<i>Garrya flavescens</i>	lixiviados de madera carbonizada	(29)
	<i>Lotus scoparius</i>	lixiviados de madera carbonizada	(20)
	<i>Malosma (Rhus) laurina</i> Nutt.	calor	(3, 5)
	<i>Rhus integrifolia</i>	calor	(21, 29)
<i>Rhus ovata</i>	calor	(3, 5, 6)	
<i>Rhus trilobata</i>	calor	(29)	

Cuadro 1. Continuación.

	Especie	Estímulo	Referencias ¹
<i>chaparral</i>	<i>Salvia apiana</i>	calor	(29)
	<i>Salvia mellifera</i>	lixiviados de madera carbonizada	(17, 29)
<i>maquia</i>	<i>Calicotome villosa</i>	calor	(34)
	<i>Cistus albidus</i>	calor	(27)
	<i>Cistus incanus</i>	calor	(23, 25)
	<i>Cistus monspeliensis</i>	calor	(25, 27)
	<i>Cistus salvifolius</i>	calor	(23, 27)
	<i>Cytissus scoparius</i>	calor	(33)
	<i>Genista florida</i>	calor	(32)
	<i>Rhus coriaria</i>	calor	(31)
	<i>Rosmarinus officinalis</i>	calor	(34)
	<i>Salvia spp.</i>	calor	(34)
	<i>Sarcopoterium spinosum</i>	calor	(34)
	<i>Satureja thymbra</i>	calor	(34)
	<i>Stachys tymihatus</i>	lixiviados de madera carbonizada	(34)
	<i>Thymus spp.</i>	calor	(34)
	<i>Ulex spp.</i>	calor	(34)
<i>matorral</i>	<i>Baccharis spp.</i>	fuego (no definido)	(34)
	<i>Trevoa trinervis</i>	fuego (no definido)	(12)
<i>fynbos</i>	<i>Agathosma spp.</i>	calor	(9)
	<i>Audouinia capitata</i>	gases o humos	(28)
	<i>Elytropappus rhinocerotis</i>	calor	(1)
	<i>Erica hebecalyx</i>	calor	(24)
	<i>Erica hebecalyx</i>	gases o humos	(24)
	<i>Hermannia alnifolia</i>	calor	(34)
	<i>Leucadendron spp.</i>	calor	(10, 13)
	<i>Leucospermum spp.</i>	calor	(13)
	<i>Muraltia squarrosa</i>	fuego (no definido)	(30)
	<i>Nemesia cf. lucida</i>	lixiviados de madera carbonizada	(34)
	<i>Passerina paleaceae</i>	fuego (no definido)	(34)
	<i>P. vulgaris</i>	fuego (no definido)	(30)
	<i>Pharnaceum elongatum</i>	lixiviados de madera carbonizada	(34)
<i>Phyllica ericoides</i>	calor	(34)	
<i>Podalyria calyptrata</i>	calor	(22)	
<i>Protea spp.</i>	calor	(13)	

Cuadro 1. *Continuación.*

	Especie	Estímulo	Referencias¹
<i>malle</i>	<i>Acacia suaveolens</i>	calor	(16)
	<i>Albizia spp.</i>	calor	(14, 22)
	<i>Banksia attenuata</i>	fuego	(26)
	<i>Buchardia umbellata</i>	lixiviados de madera carbonizada	(18)
	<i>Chorizema spp.</i>	calor	(14, 22)
	<i>Eucalyptus marginata</i>	lixiviados de madera carbonizada	(18)
	<i>Gompholobium spp.</i>	calor	(14, 22)
	<i>Hardenbergia spp.</i>	calor	(14, 22)
	<i>Kennedia spp.</i>	calor	(14, 22)
	<i>Labichea spp.</i>	calor	(14, 22)
	<i>Mirbelia spp.</i>	calor	(14, 22)
	<i>Oxylobium spp.</i>	calor	(14, 22)

¹ Referencias: (1) Levyns, 1927; (2) Wright, 1931; (3) Quick, 1935; (4) Sampsom, 1944; (5) Stone & Juhren, 1951; (6) Stone & Juhren, 1953; (7) Everett, 1957; (8) Hadley, 1961; (9) Blommaert, 1972; (10) Williams, 1972; (11) Schopmeyer, 1974; (12) Keeley & Johnson, 1977; (13) van Staden & Brown, 1977; (14) Shea *et al.*, 1979; (15) Boyd, 1985; (16) Auld, 1986; (17) Keeley, 1986; (18) Bell *et al.*, 1987; (19) Keeley, 1987; (20) Parker, 1987; (21) Emery, 1988; (22) Jeffery *et al.*, 1988; (23) Thanos & Georghiou, 1988; (24) van de Venter & Esterhuizen, 1988; (25) Aronne & Mazzoleni, 1989; (26) Enright & Lamont, 1989; (27) Trabaud & Oustric, 1989; (28) de Lange & Boucher, 1990; (29) Keeley, 1991; (30) Pierce & Cowling, 1991; (31) Izhaki *et al.*, 1992; (32) Tarrega *et al.*, 1992; (33) Bossard, 1993; (34) ver Keeley, 1995.

Las especies con frutos carnosos y semillas grandes, han sido asociadas a un síndrome por “zoocoria”, ya que sus frutos son consumidos principalmente por aves y algunos mamíferos (Herrera, 1984; Keeley, 1987, 1991, 1992; Johnson, 1992; Le Maitre & Midgley, 1992; Herrera *et al.*, 1994; Hoffman & Armesto, 1995). El producir frutos atractivos para los dispersores es una forma de asegurar una buena reproducción (Herrera, 1982). Las características de los frutos son por lo tanto una condición en la interacción planta-dispersor, siendo los animales frugívoros-dispersores interactuantes que juegan un papel importante en el ciclo reproductivo de estas plantas (Herrera, 1984). De este modo, la interacción planta-frugívoro tiende a ser mutualista, dado que las aves que principalmente consumen este tipo de frutos, necesitan de árboles o arbustos, que sirven como lugares de percha, donde regurgitan o defecan las semillas. Estas son depositadas bajo el dosel de estos arbustos (Izhaki, Walton & Safriel, 1991; Debussche & Isenmann, 1994; Herrera *et al.*, 1994) sitio donde se ha visto que ocurre una mayor sobrevivencia (Frazer & Davis, 1988) al haber condiciones microambientales favorables, tanto para su establecimiento como para su posterior crecimiento (Callaway, 1992, 1995; Milton, 1995; Verdú & García-Fayos, 1996).

Por otro lado, el paso de las semillas por el tracto digestivo de los animales dispersores, en algunos casos, resulta de gran importancia, ya que este proceso llega a acelerar las tasas de germinación de algunas especies (Ricardo & Veloso, 1987; Barnea, Yom-Tov & Friedman, 1990; Izhaki & Safriel, 1990).

La “omitocoria” se ha interpretado como una forma de dispersión “dirigida” (Johnson, 1992), que influye directamente en la distribución de las semillas y consecuentemente en el establecimiento exitoso y supervivencia de plántulas (Herrera *et al.*, 1994). Un importante número de trabajos en sistemas mediterráneos, han documentado que varias especies zoocoras de frutos carnosos sólo se establecen bajo la sombra de árboles y/o arbustos (cuadro 2).

La “mirmecocoria” es un síndrome también identificado para algunas áreas mediterráneas. Estudios como el de Milewsky & Bond (1982), muestran una gran convergencia en esta forma de dispersión en plantas de Australia y Sudáfrica. Las hormigas han jugado un papel importante en la dispersión de algunas especies típicas de las zonas mediterráneas de California, Australia y Sudáfrica, ya que almacenan las semillas en galerías cercanas a la superficie del suelo, donde germinan después de un evento de fuego (Mills & Kummerow, 1989). Las especies con este síndrome de dispersión generalmente tienen frutos secos y semillas pequeñas (Milewski & Bond, 1982), características relacionadas a las especies con estrategia “semillera”. Así, la mirmecocoria podría favorecer el establecimiento de nuevos individuos de especies semilleras, en ambientes edáficos pobres en nutrientes y con alta incidencia de fuegos, a partir de la dispersión “dirigida” a micrositios ricos en nutrientes, como lo pueden ser las galerías de los hormigueros (Le Maitre & Midgley, 1992). Sin embargo, la principal forma de dispersión reportada para especies con semillas pequeñas provenientes de frutos secos, ha sido la abiótica, ya que la mayoría de estas semillas han desarrollado estructuras, como cápsulas explosivas o dehiscentes, semillas ligeras con alas, plumosidades, papus o vilanos, con síndromes de dispersión por autocoria y/o anemocoria, principalmente. Estos tipos de propágulos están altamente representados en Chile, Australia y California (Hoffmann & Armesto, 1995). No obstante, existe muy poca información acerca de su dispersión en los ecosistemas mediterráneos, por lo que no se conoce su efectividad ni su influencia en la dinámica de establecimiento en la vegetación esclerófila perennifolia.

2.2. Efecto del Micrositio

El dosel de los arbustos modifica el microambiente favoreciendo la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas bajo éste, fenómeno conocido como nodricismo (Franco & Nobel 1989), dado que la sombra producida proporciona protección contra la radiación solar directa y temperaturas extremas (Valiente-Banuet, 1991). Por su parte, el suelo bajo estos doseles es rico en nutrientes y en materia orgánica (García-Moya & McKell, 1970; Callaway *et al.*, 1991; Gutiérrez *et al.*, 1993), proporcionando una favorable infiltración y distribución del agua (Joffre & Rambal, 1993). De igual forma se protege al suelo del impacto directo de las gotas de lluvia, reduciendo la superficie de compactación y facilitando la penetración de raíces (Verdú & García-Fayos, 1996), factores críticos en el éxito del establecimiento de plántulas de especies rebrotadoras, las cuales se han reconocido como sensibles al estrés hídrico (Keeley, 1991; Mésleard & Lepart, 1991; Moreno & Oechel, 1992; Lamont, Witkowski & Enright, 1993).

Los factores de germinación y establecimiento de las especies con estrategia "semillera", al parecer están muy relacionados con la apertura de claros, dado que se ha visto que estas especies se establecen principalmente en sitios abiertos, libres de cobertura (Keeley, 1987; Thomas & Davis, 1989; Bullock, 1991; Lloret & Vilá, 1997). Se ha sugerido que algunas especies semilleras tienen proporciones raíz/parte aérea (RSR) más favorables en áreas con radiación solar total (Mahall & Schlesinger, 1982). El cuadro 3 muestra este patrón, donde varias especies esclerófilas, de frutos secos, observan una preferencia a establecerse en sitios abiertos.

Cuadro 2. Síndromes de dispersión y estrategia de establecimiento de especies con frutos carnosos en algunas regiones con clima mediterráneo.

Región	Especie	Tipo de fruto	Síndrome de dispersión	Establecimiento Bajo dosel	Espacios abiertos	Referencias ¹
<i>chaparral</i>	<i>Arctostaphylos spp</i>	drupa	zoocoria		X	(21)
	<i>Cneoridium dumosum</i>	drupa	zoocoria	X		(10, 21)
	<i>Comarostaphylis diversifolia</i>	drupa	zoocoria	X		(10, 21)
	<i>Garrya flavescens</i>	baya	zoocoria		X	(21)
	<i>Heteromeles arbutifolia</i>	baya	zoocoria	X		(17)
	<i>Prunus ilicifolia</i>	drupa	ornitocoria	X		(17, 18)
	<i>Quercus dumosa</i>	bellota	zoocoria	X		(17, 18)
	<i>Quercus lobata</i>	bellota	zoocoria		X	(13)

Cuadro 2. Continuación

Región	Especie	Tipo de fruto	Síndrome de dispersión	Establecimiento Bajo dosel	Espacios abiertos	Referencias ¹
<i>chaparral</i>	<i>Quercus wislizenii</i>	bellota	zoocoria	X		(17, 18)
	<i>Rhamnus californica</i>	drupa	ornitocoria	X		(10, 21)
	<i>Rhamnus crocea</i>	drupa	ornitocoria	X		(17, 21)
	<i>Rhus integrifolia</i>	drupa	ornitocoria	X		(2, 6, 11)
	<i>Rhus laurina</i>	drupa	ornitocoria	X		(7, 8)
	<i>Rhus ovata</i>	drupa	zoocoria	X		(1, 17)
<i>maquia</i>	<i>Arbutus unedo</i>	baya	ornitocoria	X		(4, 9, 12, 19, 20)
	<i>Asparagus acvatifolius</i>	drupa	ornitocoria	X		(19)
	<i>Celtis australis</i>	drupa	ornitocoria	X		(19)
	<i>Hedera helix</i>	drupa	ornitocoria	X		(19)
	<i>Laurus nobilis</i>	drupa	zoocoria	X		(14, 19)
	<i>Lonicera etrusca</i>	drupa	ornitocoria	X		(8)
	<i>Lonicera implexa</i>	drupa	ornitocoria	X		(19)
	<i>Myrtus communis</i>	baya	zoocoria	X		(14, 21)
	<i>Olea europaea</i>	drupa	ornitocoria	X		(5, 10, 21, 19)
	<i>Osyris alba</i>	drupa	ornitocoria	X		(14, 21)
	<i>Phillyrea latifolia</i>	drupa	ornitocoria	X		(19, 20, 21, 22)
	<i>Pistacia lentiscus</i>	drupa	ornitocoria	X		(22, 19, 20, 23)
	<i>Pistacia terebinthus</i>	drupa	ornitocoria	X		(8, 19)
	<i>Prunus spinosa</i>	drupa	ornitocoria	X		(8, 19)
	<i>Rhamnus alaternus</i>	drupa	ornitocoria	X		(19)
	<i>Rhus coriaria</i>	drupa	ornitocoria	X		(15, 19)
	<i>Viburnum tinus</i>	drupa	ornitocoria	X		(19)
	<i>matorral</i>	<i>Cryptocarya alba</i>	drupa	ornitocoria	X	
<i>Lithrea caustica</i>		drupa	ornitocoria	X		(3, 16)

¹Referencias: (1) Sampson 1944; (2) Everett, 1957; (3) Jaksic & Fuentes 1980; (4) Jordano, 1987; (5) Ricardo & Veloso, 1987; (6) Emery 1988; (7) Frazer & Davis, 1988; (8) Debussche & Isenman, 1989; (9) Thomas & Davis, 1989; (10) Keeley, 1991; (11) Lloret & Zedler, 1991; (12) Meslard & Lepart, 1991; (13) Callaway, 1992; (14) Herrera, 1992; (15) Izhaki, Lahav & Ne'eman, 1992; (16) Jimenez & Armesto, 1992; (17) Keeley, 1992a; (18) Keeley, 1992b; (19) Debussche & Isenmann, 1994; (20) Herrera *et al.*, 1994; (21) Keeley, 1995; (22) Salvador & Lloret, 1995; (23) Verdú & García-Fayos, 1996.

Cuadro 3. Síndromes de dispersión y estrategia de establecimiento de especies con frutos secos en algunas regiones con clima mediterráneo.

Región	Especie	Tipo de fruto	Síndrome de dispersión	Establecimiento Bajo dosel	Espacios abiertos	Referencias ¹
<i>chaparral</i>	<i>Adenostoma fasciculatum</i>	aquenio	autocoria		X	(3, 10)
	<i>Artemisia californica</i>	aquenio	autocoria		X	(3, 10)
	<i>Ceanothus greggii</i>	cápsula	autocoria		X	(2)
	<i>Ceanothus megacarpa</i>	cápsula	autocoria		X	(1)
	<i>Ceanothus spinosus</i>	cápsula	autocoria		X	(1)
	<i>Cercocarpus betuloides</i>	aquenio	anemocoria	X		(3, 7, 10)
	<i>Erigonum fasciculatum</i>	aquenio	autocoria	X		(3)
	<i>Fremontodendrom californicum</i>	cápsula	zoocoria		X	(3, 10)
	<i>Haplopappus squarrosus</i>	aquenio	anemocoria	X		(3)
	<i>Haplopappus venetus</i>	aquenio	anemocoria	X		(3)
	<i>Lotus scoparius</i>	cápsula	autocoria		X	(3, 10)
	<i>Romneya coulteri</i>	cápsula	autocoria		X	(3, 10)
	<i>Salvia apiana</i>	cápsula	autocoria		X	(3, 10)
	<i>Salvia mellifera</i>	cápsula	autocoria		X	(3, 10)
	<i>maquia</i>	<i>Viguiera laciniata</i>	aquenio	zoocoria	X	
<i>Cistus albidus</i>		cápsula	autocoria		X	(8, 10)
<i>Cistus incanus</i>		cápsula	autocoria		X	(10)
<i>Cistus laurifolius</i>		cápsula	autocoria		X	(10)
<i>Cistus monspeliensis</i>		cápsula	autocoria		X	(8, 10)
<i>Cistus salvifolius</i>		cápsula	autocoria		X	(10, 11, 12)
<i>Erica arborea</i>		cápsula	autocoria-anemocoria		X	(4, 9)
<i>Sarcopoterium spinosum</i>		seco	--		X	(10)
<i>matorral</i>	<i>Muehlenbeckia hastulata</i>	arilado	mirmecocoria	X		(6)
	<i>Quillaja saponaria</i>	plumoso	anemocoria	X		(6)
<i>fynbos</i>	<i>Leucospermum conocarpodendron</i>	serotino	mirmecocoria		X	(10)
	<i>Protea</i>	serotino	mirmecocoria		X	(5, 10)
	<i>lepidocarpodendron</i>	serotino	mirmecocoria		X	(5, 10)

(1) Mahall & Schlesinger, 1982; (2) Bullock, 1991; (3) Keeley, 1991; (4) Mesnard & Lepart, 1991; (5) Jonhson, 1992; (6) Jimenez & Armesto, 1992; (7) Keeley, 1992a; (8) Roy & Sonié, 1992; (9) Debussche & Isenmann, 1994; (10) Keeley, 1995; (11) Salvador & Lloret, 1995; (12) Lloret & Vilà, 1997.

2.3. Efecto de la Depredación Sobre el Establecimiento

La depredación tiene un efecto muy importante en el éxito reproductivo de las plantas (Harper, 1977; Kummerow, Ellis & Mills, 1985), limitando las probabilidades de establecimiento (Louda, 1995) y frecuentemente reduciendo drásticamente el número y viabilidad de semillas (Janzen, 1971; Herrera, 1984; Louda, 1995). Igualmente disminuye la densidad en los bancos de semillas y el de plántulas (Janzen, 1971; Bullock, 1990) incluyendo la depredación en la predispersión y en la postdispersión. Así mismo, el consumo de semillas y follaje en las etapas tempranas, pueden tener efectos sobre la probabilidad de regeneración y ocurrencia de una especie de planta en una comunidad.

Estudios sobre consumo de semillas por insectos en las regiones mediterráneas, han identificado a las hormigas, como los principales depredadores de semillas, no obstante se comportan como dispersoras en algunos casos, (Milewsky & Bond, 1982; Keeley, 1991). Andersen (1987) encontró que la depredación de semillas por hormigas reduce significativamente la supervivencia en el banco y la densidad de plántulas en estos sistemas. Algunas evidencias han señalado que la herbivoría en plántulas por algunas especies de insectos, reduce considerablemente el éxito en el establecimiento (Mills, 1986). Algunos estudios indican que la depredación por insectos en la etapa floral y predispersión de semillas, en algunos casos es muy severa, tanto que puede ser considerada como una causa en la reducción de la producción de semillas (Janzen, 1971, Louda, 1995).

Por otro lado, la depredación por vertebrados se ha mencionado como una de las principales causas de la temprana mortalidad de plantas sin embargo, su intensidad puede variar entre sitios y hábitats (Louda, 1995). En un estudio en California, Mills y Kummerow (1989) encontraron que al excluir roedores, aumentó el reclutamiento y la densidad de dos especies de arbustos. Pierce y Cowling (1991), de igual manera, indican que uno de los principales consumidores de semillas en el fynbos sudafricano son los roedores. En la región de la cuenca Mediterránea, Herrera (1984) encuentra que un número importante de aves consume frutos y depredan las semillas.

2.4. Factores Abióticos

La disponibilidad de humedad es uno de los principales factores que influyen en el proceso de establecimiento en los sistemas áridos. Bajo este contexto, existen tres principales

características en estos ambientes, una por definición, y las últimas dos correlacionadas con la primera (Noy-Meir, 1973): 1) la precipitación es tan baja que el agua se ha considerado como un factor dominante que controla los procesos biológicos, 2) la precipitación varía a través del año y ocurre irregularmente y en eventos discretos, y 3) la variación en la precipitación tiene un componente azaroso.

Los sistemas con clima mediterráneo son susceptibles a periodos variables e impredecibles de lluvias; las semillas y las plántulas pueden estar sujetas a periodos de intensa escasez de humedad. Debido a esto, las plantas han desarrollado diferentes mecanismos ecofisiológicos para resistir sequías, como profundidad de raíces, longevidad de las hojas, esclerofilia, tamaño así como ángulo y orientación de las hojas (Stock *et al.*, 1992). Particularmente, las estrategias en la germinación de semillas en ambientes con lluvias impredecibles, además están correlacionadas con la recepción de señales externas (*v.g.* luz, temperatura), lo cual hace necesario el procesamiento de una gran cantidad de información ambiental que regule las respuestas a estas señales, es decir, el desencadenamiento de procesos como respuesta a una secuencia de eventos y a una combinación precisa de factores ambientales. Algunas de estas estrategias son la longevidad de las semillas y la heterogeneidad de las mismas (Noy-Meir, 1973).

Según algunos trabajos, las especies con estrategia “semillera” tienen mayor éxito de establecerse después de los fuegos (Keeley, 1991; Tyler, 1995), y el éxito incrementa aún más si éstas logran establecerse en sitios abiertos libres de cobertura (Mahall & Schlesinger, 1982; Keeley, 1987; Thomas & Davis, 1989; Bullock, 1991; Lloret & Vilá, 1997), donde posiblemente encuentran condiciones ambientales, como calidad de la luz y fluctuaciones de temperatura en el suelo, las cuales pueden influir en el rompimiento de latencia en las semillas y por lo tanto en la germinación de estas especies (Vazquez-Yanes & Orozco Segovia, 1993,1994). El éxito en el establecimiento de estas especies en espacios abiertos, también se ha atribuido a la habilidad por parte de las plántulas para tolerar el estrés hídrico durante la severa sequía del verano, resistiendo bajos potenciales hídricos en el suelo (Frazer and Davis, 1988).

Por el contrario, en las especies con estrategia “rebrotadora”, la germinación y el establecimiento tienen mayor probabilidad de ocurrir bajo la sombra de arbustos, lo cual está asociado, por un lado, a la modificación de las condiciones microclimáticas (efecto de nodricismo), entre las que destaca un balance positivo en la economía del agua (Jofre & Rambal,

1993). Por otro lado, estas especies tienen masivos sistemas radiculares. Ello les facilita explotar micrositios de humedad en el suelo permitiendo mantener potenciales hídricos en el xilema relativamente altos durante el verano seco (Langan, Ewers & Davis, 1997), pero cuando la sequía se extrema, los suelos alcanzan potenciales hídricos muy bajos, los cuales pueden resultar letales para las plántulas. Por lo tanto, los sitios seguros para el establecimiento de las especies con estrategia “rebrotadora” son las áreas sombreadas bajo el dosel de los arbustos (Callaway, 1992; Keeley, 1992b; Verdú & García-Fayos, 1996).

3. Patrones de Establecimiento de la Vegetación Esclerófila Perennifolia en Regiones de Clima Tropical no Mediterráneas Libres de Fuegos

El modelo de Mooney y Dunn (1970) propone que el clima mediterráneo, la sequía estival, las altas temperaturas, las lluvias impredecibles, el fuego, y las deficiencias minerales en el suelo, fueron los principales factores que seleccionaron las características de la vegetación esclerófila perennifolia, tanto anatómicas y fisiológicas, como la capacidad de rebrote, la orientación de las hojas, así como los patrones fenológicos, de germinación y de establecimiento de plántulas.

No obstante, se ha señalado la existencia de vegetación esclerófila perennifolia en áreas del mundo con diferentes regímenes climáticos: lluvias en invierno y veranos secos como en California y España, entre otras (Axelrod, 1975); veranos e inviernos con precipitación en Arizona, Nuevo México EUA y en algunas regiones del este del mar Mediterráneo (Axelrod, 1975); y lluvias en verano e inviernos secos como en el chaparral montano en la Sierra de Nuevo León (oriente de México) descrito por Muller (1939), y en el noroeste de la India y la costa norte de Turquía (Axelrod, 1975).

Particularmente, México mantiene una vegetación arbustiva esclerófila perennifolia no sólo en su extremo norte, bajo un clima mediterráneo, sino también distribuida en forma de parches a lo largo de la sombra orográfica de los sistemas montañosos del país en zonas de clima no mediterráneo, incluyendo los estados de Aguascalientes, Coahuila, Chihuahua, Durango, México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Tlaxcala y Zacatecas (Muller, 1939; Miranda & Hernández, 1963; Axelrod, 1975, Rzedowski, 1978, Valiente-Banuet, 1988). Esta vegetación, recientemente denominada Mexical, pertenece al mismo tipo de vegetación esclerófila de las zonas

1993). Por otro lado, estas especies tienen masivos sistemas radiculares. Ello les facilita explotar micrositios de humedad en el suelo permitiendo mantener potenciales hídricos en el xilema relativamente altos durante el verano seco (Langan, Ewers & Davis, 1997), pero cuando la sequía se extrema, los suelos alcanzan potenciales hídricos muy bajos, los cuales pueden resultar letales para las plántulas. Por lo tanto, los sitios seguros para el establecimiento de las especies con estrategia “rebrotadora” son las áreas sombreadas bajo el dosel de los arbustos (Callaway, 1992; Keeley, 1992b; Verdú & García-Fayos, 1996).

3. Patrones de Establecimiento de la Vegetación Esclerófila Perennifolia en Regiones de Clima Tropical no Mediterráneas Libres de Fuegos

El modelo de Mooney y Dunn (1970) propone que el clima mediterráneo, la sequía estival, las altas temperaturas, las lluvias impredecibles, el fuego, y las deficiencias minerales en el suelo, fueron los principales factores que seleccionaron las características de la vegetación esclerófila perennifolia, tanto anatómicas y fisiológicas, como la capacidad de rebrote, la orientación de las hojas, así como los patrones fenológicos, de germinación y de establecimiento de plántulas.

No obstante, se ha señalado la existencia de vegetación esclerófila perennifolia en áreas del mundo con diferentes regímenes climáticos: lluvias en invierno y veranos secos como en California y España, entre otras (Axelrod, 1975); veranos e inviernos con precipitación en Arizona, Nuevo México EUA y en algunas regiones del este del mar Mediterráneo (Axelrod, 1975); y lluvias en verano e inviernos secos como en el chaparral montano en la Sierra de Nuevo León (oriente de México) descrito por Muller (1939), y en el noroeste de la India y la costa norte de Turquía (Axelrod, 1975).

Particularmente, México mantiene una vegetación arbustiva esclerófila perennifolia no sólo en su extremo norte, bajo un clima mediterráneo, sino también distribuida en forma de parches a lo largo de la sombra orográfica de los sistemas montañosos del país en zonas de clima no mediterráneo, incluyendo los estados de Aguascalientes, Coahuila, Chihuahua, Durango, México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Tlaxcala y Zacatecas (Muller, 1939; Miranda & Hernández, 1963; Axelrod, 1975, Rzedowski, 1978, Valiente-Banuet, 1988). Esta vegetación, recientemente denominada Mexical, pertenece al mismo tipo de vegetación esclerófila de las zonas

mediterráneas, por lo que el clima mediterráneo no explica la presencia de esta vegetación en México (Valiente-Banuet *et al.*, 1998). Además, se ha evidenciado la ausencia de partículas de carbón en el perfil del suelo, indicando que el fuego no ha sido un factor histórico de perturbación, y no ha tenido influencia en el desarrollo de caracteres ni en los patrones demográficos de la vegetación (Valiente-Banuet *et al.*, 1998).

La presencia de vegetación esclerófila perennifolia en México, bajo un clima no mediterráneo y sin ocurrencia de fuegos, ofrece un escenario ambiental interesante que permite plantear hipótesis alternativas en el funcionamiento de estos ecosistemas, de las cuales algunas ya han sido puestas a prueba. Por ejemplo, la similitud con los patrones fenológicos reportados en la vegetación esclerófila mediterránea, ha sido considerada como uno de los puntos de convergencia entre estos sistemas, como respuesta al clima mediterráneo (Kummerow & Ellis, 1989). En contraste con la marcada estacionalidad en las comunidades mediterráneas, el Mexical muestra una constante floración y producción de frutos a lo largo del año (Barron, 1998) (Cuadro 4).

Por otro lado, la verticalidad en los ángulos foliares, reportada como una adaptación al estrés hídrico y a la alta radiación solar en la vegetación esclerófila mediterránea (Ehleringer & Comstock, 1989), y la capacidad de rebrote, la cual había sido asociada fuertemente como respuesta evolutiva a la alta incidencia de fuegos en estos sistemas (Mooney & Dunn, 1970; Naveh, 1975), son características morfológicas y anatómicas también encontradas en la vegetación esclerófila del Mexical (Cuadro 4), bajo diferentes condiciones climáticas y sin la influencia del fuego (Valiente-Banuet *et al.*, 1998; Lloret *et al.*, 1999).

En las regiones con clima mediterráneo son escasas las áreas que permanecen sin el efecto de perturbaciones por fuego (Lloret, 1996, com. pers.), por lo que no existe información sobre los patrones demográficos en la vegetación esclerófila perennifolia sin la influencia de éste, incluso es muy escasa aquélla en la que se evalúan estos patrones en sitios que han escapado al fuego por largos periodos de tiempo (Keeley, 1992a,b; Lloret, 1998). Este hecho es la causa de que la teoría ecológica de los sistemas mediterráneos, principalmente en el tema de regeneración, germinación y establecimiento de la vegetación esclerófila perennifolia, haya estado dominada por los estudios de zonas con alta incidencia de fuegos (Zedler, 1995), por lo que es posible que las llamadas estrategias y/o adaptaciones asociadas a esta perturbación se hayan sobrevalorado.

La semejanza entre la vegetación presente en las diferentes regiones mediterráneas, permitió proponer la convergencia como el resultado de la similitud en las restricciones

ambientales; esta hipótesis principalmente está relacionada con los caracteres estructurales y morfológicos de las plantas, al igual que en los del ciclo de vida y mecanismos de regeneración (Specht, 1969). Sin embargo, recientemente, Lloret *et al.* (1999) mostraron que las características de regeneración en este tipo de vegetación, no son exclusivas de las regiones mediterráneas, señalando la necesidad de integrar información filogenética y biogeográfica en el entendimiento de los patrones actuales en la vegetación esclerófila perennifolia.

La dinámica en la comunidad de Mexical del Valle semiárido de Tehuacán, en el estado de Puebla, así como en varias áreas de Mexical localizadas a lo largo del territorio mexicano, es muy poco conocida. No hay suficientes estudios acerca de los patrones de reclutamiento de la vegetación esclerófila en áreas no mediterráneas y sin la influencia del fuego. Observaciones en campo muestran que a pesar del contraste en el régimen climático y la ausencia de fuegos, el Mexical presenta elementos florísticos con características que pueden asociarse a las estrategias “semillera” y “rebrotadora” reportadas en la vegetación mediterránea (Cuadro 4). De igual manera, los géneros del Mexical poseen síndromes de dispersión idénticos a los encontrados en el chaparral de California y muy similares a los de la maquia de la cuenca mediterránea, como es el caso de *Ceanothus*, *Salvia*, *Dodonaea*, *Xerospirea*, *Ageratina*, *Gochnatia* y *Coutaportia*, con frutos secos del tipo cápsula explosiva y/o aquenio y síndrome de dispersión autocora o anemocora; y por otro lado géneros como *Rhus*, *Quercus*, *Garrya*, *Comarostaphylis*, *Citharexylum*, *Amelanchier* y *Sideroxylon*, con frutos del tipo baya y/o drupa y síndrome de dispersión zoocora. Así mismo, la relación entre tipo de fruto y patrón de establecimiento, al parecer coincide con la descrita en las regiones mediterráneas.

El presente trabajo pretende caracterizar los patrones de reclutamiento de la vegetación esclerófila perennifolia sin la influencia del fuego y en áreas con clima no mediterráneo en el Mexical del Valle de Tehuacán México, y tiene como objetivo principal probar la relación entre el síndrome de dispersión de semillas y el patrón de reclutamiento de nuevos individuos en las especies del Mexical, comparando con los patrones reportados en algunas áreas mediterráneas. Se tiene como hipótesis:

i) Si algunas especies del Mexical de Tehuacán comparten características con especies de estrategia semilleras como frutos secos y síndromes de dispersión autocora o anemocora, entonces su establecimiento principalmente ocurrirá en espacios abiertos, libres de cobertura aérea.

ii) Si algunas especies del Mexical de Tehuacán comparten características con especies de estrategia rebrotadora como frutos carnosos y síndrome de dispersión zoocora, entonces su establecimiento ocurrirá principalmente bajo el dosel de arbustos, reforzando la hipótesis de la dispersión dirigida por las aves (Johnson, 1992).

El fuego no ha jugado un imponente papel ecológico en el Mexical del Valle de Tehuacán (Valiente-Banuet et al. 1998; Lloret et al. 1999), bajo esta condición se ha reportado que la estrategia rebrotadora predominaría sobre la semillera, reclutando exitosamente nuevos individuos en sitios no quemados (Keeley 1992a, b). Por lo tanto:

iii) Si el Mexical no ha estado influenciado por fuegos, entonces el establecimiento de nuevos individuos será mayor en especies con estrategia rebrotadora, tal como lo reportado en las regiones mediterráneas (Keeley, 1992a, b).

Cuadro 4. Tipo de fruto, fenología de fructificación, síndrome de dispersión, tipo de hoja y estrategia de regeneración de especies del Mexical del Valle de Tehuacán (Tomado de Barron, 1988; Valiente-Banuet *et al.*, 1988; Lloret *et al.*, 1999; Observaciones personales).

Especie	Tipo de Fruto		Color	Fructificación	Síndrome de Dispersión		Tipo de hoja ¹	Estrategia de Regeneración ²
	Fruto	Fruto			Dispersión	Dispersión		
<i>Ageratina espinosarum</i>	aqueño		--	oct. - jun.	anemocoria		E,V	S,R
<i>Ceanothus greggii</i>	capsula		--	abr. - oct.	autocoria		E,V	S
<i>Coutaportia ghiesbreghtiana</i>	capsula		--	jul. - mayo	autocoria		E,V	S,R
<i>Dodonaea viscosa</i>	sámara		--	mar. - dic.	anemocoria		E,V	S,R
<i>Gochmatia hypoleuca</i>	aqueño		--	ene. - jul.	anemocoria		E,V	S,R
<i>Salvia aspera</i>	capsula		--	no definido	autocoria		E,V	S,R
<i>S. thymoides</i>	capsula		--	no definido	autocoria		E,V	S,R
<i>S. candicans</i>	capsula		--	dic. - mayo	autocoria		E,V	S,R
<i>Xerosipirea hartwegiana</i>	capsula		--	jul. - dic.	autocoria		E,V	S,R
<i>Ametanichier denticulata</i>	baya	rosa		sep. - ene.	ornitocoria		E,V	R
<i>Citharexylum oleinum</i>	drupa	negro		ag. - feb.	ornitocoria		E,V	R
<i>Comarostaphylis polifolia</i>	drupa	negro		mar. - nov.	ornitocoria		E,V	R
<i>Garrya ovata</i>	baya	verde		no definido	ornitocoria		E,V	R
<i>Quercus obtusata</i>	bellota	café		no definido	zoocoria		E,V	R
<i>Q. sebifera</i>	bellota	café		no definido	zoocoria		E,V	R
<i>Rhus chondroloma</i>	drupa	rojo		mar. - sep.	ornitocoria		E,V	R
<i>R. standleyi</i>	drupa	naranja		ene. - jul.	ornitocoria		E,V	R
<i>R. virens</i>	drupa	rojo		sep. - ene.	ornitocoria		E,V	R
<i>Sideroxylon salicifolium</i>	baya	negro		no definido	ornitocoria		E,V	R

¹Tipo de hoja: (E) esclerófila; (V) vertical. ²Estrategia de regeneración: (S) semillera; (R) rebrotadora..

4. Literatura Citada

- Andersen, A.N. 1987. Effects of seed predation by ants on seedlings densities at a woodland site in SE Australia. *Oikos* 48:171-174.
- Armesto, J.J., Vidiella & Jiménez, H.E. 1995 Evaluating the causes and mechanisms of succession in the Mediterranean regions in Chile and California. In: Arroyo, M.T.K., Zedler, P.H. & Fox, M.D. (eds.), *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia* 289-310. Springer-Verlag, New York, N.Y.
- Aronne, G. & Mazzoleni, S. 1989. The effects of heat exposure on seeds of *Cistus incanus* L. and *Cistus monspeliensis* L. *Giornali Botanica Italiana* 123:283-289.
- Auld, T.D. 1986. Population dynamics of the shrub *Acacia suaveolens* (Sm.) Willd.: fire and the transition to seedling. *Australian Journal of Ecology* 11:373-385.
- Axelrod, D.I. 1958. Evolution of the Madro-Tertiary geoflora. *The Botanical Review* 24:433-509.
- Axelrod, D.I. 1973. History of the Mediterranean ecosystems in California. In: Di Castri, F. & Mooney, H.A. (eds.), *Mediterranean Type Ecosystem, Origin and Structure* 225-284. Springer-Verlag, New York, N.Y.
- Axelrod, D.I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:280-334.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. & Fridman, J. 1990. Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos* 57:222-228.
- Barrón, 1998. Estudio comparativo de fenología de vegetación esclerófila del Valle de Tehuacán, Edo. de Puebla; y zonas de clima mediterráneo en el mundo. Tesis de licenciatura. ENEP-Iztacala. UNAM. México, D. F.
- Bell, D.T., Vlahos, S. & Watson, L.E. 1987. Stimulation of seed germination of understory species of the northern Jarrah forest of Western Australia. *Australian Journal of Botany* 35:593-599.
- Blommaert, K.L.J. 1972. Bush seed germination. *Journal of South African Botany* 38:237-239.
- Bossard, C.C. 1993. Seed germination in the exotic shrub *Cytisus scoparius* (Scotchbroom) in California. *Madroño* 40:47-61.
- Bullock, S. 1991. Herbivory and the demography of the chaparral shrub *Ceanothus greggii* (Rhamnaceae). *Madroño* 38:63-72

- Callaway, R.M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73:2118-2128.
- Canadell, J. & Zedler, P. 1995. Underground structures of woody plants in Mediterranean Ecosystems of Australia, California, and Chile. In: Arroyo, M.T.K., Zedler, P.H. & Fox, M.D. (eds.), *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia* 289-310. Springer-Verlag, New York, N.Y.
- Cody, M. & Mooney, H.A. 1978. Convergence versus nonconvergence in Mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematic* 9:265-321.
- Cowling, R.M., Rundel, P.W., Lamont, B.B., Arroyo, M.K. & Arianoutsou. 1996. Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology and Evolution* 11:362-366.
- Debussche, M. & Isenmann, P. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56:327-338.
- Debussche, M. & Isenmann, P. 1994. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean region. *Oikos* 69:414-426.
- de Lange, J.H. & Boucher, C. 1990. Autoecological studies on *Audouinia capitata* (Bruniaceae) I. Plant-derived smoke as a seed germination cue. *South African Journal of Botany* 56:700-703.
- Ehleringer J.R. & Comstock J.P. 1989. Stress tolerance and adaptive variation in leaf absorptance and leaf angle. In: Keeley, S.C. (ed.), *The California Chaparral. Paradigms Reexamined. Science series n.34.* pp. 21-24. Natural History Museum of Los Angeles.
- Di Castri, F. 1981. Mediterranean-type shrubland of the world. In: Di Castri, F., Goodall, D.W. & Specht, R.L. (eds.), *Ecosystems of the World Vol. 11. Mediterranean-Type Shrubland* 1-52. Elsevier, Amsterdam.
- Emery, D.E. 1988. *Seed propagation of native California plants*. Santa Barbara Botanic Garden. Santa Barbara, California.
- Enright, N.J. & Lamont, B.B. 1989. Fire temperatures and follicle opening requirements of ten *Banksia* species. *Australian Journal of Ecology* 14:107-113.
- Everett, P.C. 1957. *A summary of the culture of California plants at the Rancho Santa Ana Botanic Garden 1927-1950*. Claremont, California.
- Frazer, J.M. & Davis, S.M. 1988. Differential survival of chaparral seedlings during the first summer drought after wildfire. *Oecologia* 76:215-221.

- Hadley, E.B. 1961. Influence of temperature and other factors on *Ceanothus megacarpus* seed germination. *Madroño* 16:132-138.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. New York.
- Herrera, C.M. 1982. Seasonal Variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63:773-785.
- Herrera, C.M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54:1-23.
- Herrera, C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist* 140:421-446.
- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L. & Amat, J. 1994. Recruitment of mast-fruiting, bird disperse tree: bridging frugivory activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64:315-344.
- Hoffman, A.J. & Armesto, J.J. 1995. Modes of seed dispersal in Mediterranean region in Chile, California and Australia. In: Arroyo, M.T.K., Zedler, P.H. & Fox, M.D. (eds.), *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia* 289-310. Springer-Verlag. New York, N.Y.
- Izhaki, Y., & Safriel, U.N. 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78:56-65.
- Izhaki, Y., Walton, P.B. & Safriel, U.N. 1991. Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. *Journal of Ecology* 79:575-590.
- Izhaki, Y., Lavhav, H. & Ne'eman, G. 1992. Spatial distribution patterns of *Rhus coriaria* seedlings after fire in a Mediterranean pine forest. *Acta Oecologica* 13:279-289.
- Jaksic, F.M. & Fuentes, E.R. 1980. Why are native herb in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimatic or grazing? *Journal of Ecology* 68:665-669.
- James S. 1984. Lignotubers and burls. Their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. *The Botanical Review* 50:225-266.
- Janzen D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematic* 2:465-492.

- Jeffery, F.M., Holmes, P.M. & Rebelo, A.G. 1988. Effects of dry heat on seed germination in selected indigenous and alien legume species in South Africa. *South African Journal of Botany* 54:28-34.
- Jimenez, H. & Arnesto, J. J. 1992. Importance of the soil seed bank of disturbed sites in Chilean Matorral in early secondary succession. *Journal of Vegetation Science* 3:579-586.
- Jofre, R. & Rambal, S. 1993. How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74:570-582.
- Johnson, S.D. 1992. Plant-animal relationship. In: Cowling, R.M. (ed.), *The Ecology of Fynbos. Nutrients, Fire and Diversity*. 175-205. Oxford University Press. Cape Town.
- Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: effect of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68:1711-1723.
- Keeley, J.E. 1986. Seed germination patterns of *Salvia mellifera* in fire-prone environments. *Oecologia* 71:1-15.
- Keeley, J.E. 1987. Role of fire in seed germination of woody taxa in California chaparral. *Ecology* 68:434-443.
- Keeley, J.E. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California Chaparral. *The Botanical Review* 57: 81-116.
- Keeley, J. 1992a. Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73:1194-1208.
- Keeley, J. 1992b. Demographic structure of California chaparral in the long-term absence of fire. *Journal of Vegetation Science* 3:79-90.
- Keeley, J.E. 1995. Seed-germination patterns in fire-prone Mediterranean-climate regions. In: Arroyo, M.T.K., Zedler, P.H. & Fox, M.D. (eds.), *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia* 239-273. Springer-Verlag. New York, N.Y.
- Keeley, S.C. & Johnson, A.W. 1977. A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California. *American Midland Naturalist* 97:120-132.
- Keeley, J.E. & Fotheringham, C.J. 1997. Trace gas emission and smoke-induced seed germination. *Science* 276:1248-1250.
- Keeley, J.E. & Fotheringham, C.J. 1998. Mechanism of smoke-induced seed germination in a post-fire chaparral annual. *Journal of Ecology* 86:27-36.

- Keeley, S.C. & Johnson, A.W. 1977. A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California. *American Midland Naturalist* 97:120-132.
- Kummerow, J., & Ellis, B.A. 1989. Structure and function in chaparral shrubs. In: Keeley, S.C. (ed.), *The California chaparral: paradigms reexamined*, Science Series 34, 140-150. Naturalist History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, CA.
- Kummerow, J., Ellis, B.A. & Mills, J.N. 1985. Post-fire seedling establishment of *Adenostoma fasciculatum* and *Ceanothus greggii* in southern California Chaparral. *Madroño* 32:148-157.
- Lamont, B.B. & Witkowski, E.T.F. 1995. A test for lottery recruitment among four *Banksia* species based on their demography and biological attributes. *Oecologia* 101:299-308.
- Lamont, B.B., Witkowski, E.T.F. & Enright, N.J. 1993. Post-fire litter microsites: safe for seeds, unsafe for seedlings. *Ecology* 74:501-512.
- Langan, S.J., Ewers, F.W. & Davis, S.D. 1997. Xylem dysfunction caused by water stress and freezing in two species of co-occurring chaparral shrubs. *Plant, Cell and Environment* 20:425-437.
- Le Maitre, D.C. & Midgley, J.J. 1992. Plant reproductive ecology. In: Cowling, R.M. (ed.), *The Ecology of Fynbos. Nutrients, Fire and Diversity*. 135-174. Oxford University Press. Cape Town.
- Levyns, M.R. 1927. A preliminary note on the rhenoster bush *Elytopappus rhinocerotis* and the germination of its seed. *Transactions of the Royal Society of South Africa*. 14:383-388.
- Louda, S.M. 1995. Effect of seed predation on plant regeneration: evidence from Pacific Basin Mediterranean scrub communities. In: Arroyo, M.T.K., Zedler, P.H. & Fox, M.D. (eds.), *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia* 311-344. Springer-Verlag. New York, N.Y.
- Lloret, F. 1998. Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* :417-430.
- Lloret, F., Verdú, M., Flores-Hernández, N. & Valiente-Banuet, A. 1999. Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems: insights from an external biogeographical region, the Mexical shrubland. *American Journal of Botany* 86:1655-1661.
- Lloret, F. & Zedler, P.H. 1991. Recruitment pattern of *Rhus integrifolia* populations in periods between fire in chaparral. *Journal of Vegetation Science* 2:217-230.

- Lloret, F. & Vilá, M. 1997. Clearing of Vegetation in Mediterranean garrigue: response after a wildfire. *Forest Ecology and Management* 93:227-234.
- Mahall, B.E. & Shlesinger, W.H. 1982. Effects of irradiance on growth, photosynthesis, and water use efficiency of seedlings of the chaparral shrub, *Ceanothus megacarpus*. *Oecologia* 54:291-299.
- Malakof, D.A. 1997. Nitrogen oxide pollution may spark seeds' growth. *Ecology* 276:1199.
- Mesleard, F. & Lepart, J. 1991. Germination in seedling dynamics of *Arbutus unedo* and *Erica arborea* on Corsica. *Journal of Vegetation Science* 2:155-164.
- Milewski, A.V. & Bond, W.J. 1982. Convergence of mirmecochory in Mediterranean Australia and South Africa. In: Buckley (ed.), *Ant-plant interactions in Australia*. 89-98. Dr. Junk W. The Hague.
- Mills, J.N. 1986. Herbivores and early postfire succession in southern California chaparral. *Ecology* 67:1637-1649.
- Mills, J.N. & Kummerow, J.K. 1989. Herbivores, seed predators and chaparral succession. In: Keeley, S.C. (ed.), *The California Chaparral. Paradigms Reexamined*. Science series n.34. 49-56. Natural History Museum of Los Angeles County.
- Milton, S.J. 1995. Spatial and temporal patterns in the emergence and survival of seedlings in arid Karoo shrubland. *Journal of Applied Ecology* 32:145-156.
- Miranda, F. & Hernández, X. E. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Mooney H.A. 1977. Frost sensitivity and resprouting behavior of analogous shrub of California and Chile. *Madroño* 24:74-78.
- Mooney, H.A. & Dunn, E.L. 1970. Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24:292-303.
- Moreno, J.A. & Oechel, W. 1991. Fire intensity effects on germination of shrubs and herb in southern California chaparral. *Ecology* 72: 1993-2004.
- Moreno, J.A. & Oechel, W. 1992. Post-fire controlling factor on the establishment of seedling in southern California Chaparral. *Oecologia* 90:50-60.
- Muller, C.H. 1939. Relation of the vegetation and climatic type in Nuevo Leon, México. *American Midland Naturalist* 21:687-729.

- Muller, C.H. 1966. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 93:332-351.
- Naveh, Z. 1967. Mediterranean ecosystems and vegetation types in California and Israel. *Ecology* 48:445-459.
- Naveh, Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio* 29:199-208.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and procedures. *Annual Review of Ecology and Systematic* 4:25-51.
- Parker, V.T. 1987. Effects of wet-season management burns of chaparral vegetation: Implications for rare species. In: Elia, T.S (ed.), *Conservation and management of rare and endangered plants*. California Native Plants Society, Sacramento, California.
- Pierce, S.M. & Cowling, R.M. 1991. Dynamics of soil-stored seed banks of six shrubs in fire-prone dune fynbos. *Journal of Ecology* 79:731-747.
- Quick, C.R. 1953. Notes on the germination of *Ceanothus* seeds. *Madroño* 3:23-30
- Ricardo, C.P. & Veloso, M.M. 1987. Features of seed germination in *Arbutus unedo* L. In: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. & Oechel, W.C. (eds.), *Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*. NATO ASI series Vol. G15. Springer-Verlag. Berlin.
- Roy, J. & Sonie, L. 1992. Germination and population dynamics of *Cistus* species in relation to fire. *Journal of Applied Ecology* 29:647-655.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D.F.
- Salvador, R. & Lloret, F. 1995. Germinación en el laboratorio de varias especies arbustivas mediterráneas: efecto de la temperatura. *Orsis* 10:25-34.
- Sampson, A.W. 1944. Plant succession and burned chaparral lands in northern California. Agricultural Experiment Station, University of California, Berkeley, Bulletin 685.
- Schopmeyer, C.S. 1974. *Seeds of woody plants in the United States*. USDA Forest Service, Agriculture Handbook No. 450.
- Shea, S.R., McCormick, J. & Portlock, C.C. 1979. The effect of fires on regeneration of leguminous species in in the northern Jarrah (*Eucalyptus marginata* Sm.) forest of Western Australia. *Australian Journal of Ecology* 4:195-205.

- Stone, E.C. & Juhren, G. 1951. The effect of fire on the germination of the seed of *Rhus ovata* Wats. *American Journal of Botany* 38:368-372.
- Stone, E.C. & Juhren, G. 1953. Fire stimulates germination. *California Agriculture* 7:13-14.
- Stock W.D., Heyden F. & Lewis O.A.M. 1992. Plant structure and function. In: Cowling, R.M. (ed.), *The Ecology of . Nutrients, Fire and Diversity*. 226-240. *Oxford University Press*. Cape Town.
- Tarrega, R., Calvo, L. & Trabaud, L. 1992. Effect of high temperatures on seed germination of two woody Leguminosae. *Vegetatio* 102:139-147.
- Thomas, C.M. & Davis, S.D. 1989. Recovery patterns of three chaparral shrub species after wildfire. *Oecologia* 80:309-320.
- Trabaud, L. & Oustric, J. 1989. Heat requirements for seed germination of three *Cistus* species in the garrigue of southern France. *Flora* 183:321-325.
- Tyler, C.M. 1995. Factors contributing to postfire establishment in chaparral: direct and indirect effects of fire. *Journal of Ecology* 83:1009-1020.
- Valiente-Banuet, A. 1991. *Dinámica del establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodriza en desiertos*. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología, UNAM. México.
- Valiente-Banuet, A., Flores-Hernández, N., Verdú, M. & Dávila, P. 1998. The chaparral vegetation in México under non-Mediterranean climate: the convergence and Madrean-Tethyan hypotheses reconsidered. *American Journal of Botany* 85:1398-1408.
- van de Venter, H.A.J. & Esterhuizen, A.D. 1988. The effect of factors associated with fire on seed germination of *Erica sessiliflora* and *E. hebecalyx* (Ericaceae). *South African Journal of Botany* 54:301-304.
- van Staden, J. & Brown, N.A.C. 1977. Studies on the germinating of South African Protaceae: a review. *Seed Science and Technics* 5:633-643.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1994. Signals for seed to sense and responds to gaps. In: Caldwell, M.M. & Pearcy, R.W. (eds.), *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Ecophysiological Processes Above- and Belowground*. pp.209-236. Academic Press.

- Verdú, M. & García-Fayos, P. 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird- dispersed plant. *Functional Ecology* 10:275-280.
- Willims, I.J.M. 1972. A revision of the genus *Leucadendron* (Protaceae). *Cont. Bolus. Herbr.* 3:1-425.
- Wright, E. 1931. The effect of high temperature on seed germination. *Journal of Forestry* 29:679-687.
- Zedler, P. 1995. Are some plants born to burn? *Trends in Ecology and Evolution* 10:393-395.

**RECRUITMENT PATTERNS IN THE MEXICAL SHRUBLAND: A COMPARISON
WITH MEDITERRANEAN-TYPE ECOSYSTEMS**

Adolfo Vital-Rumebe and Alfonso Valiente-Banuet

Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. A. P. 70-275, México 04510,
D. F., México; Tel +01152 5 6229010

E-mail <avital@miranda.ecologia.unam.mx>

Abstract:

We investigated the patterns of the seeder and resprouter recruitment strategies in unburned evergreen sclerophyllous vegetation named mexical, located in the Tehuacán Valley (south-central Mexico) under a wet-summer climate. In Mediterranean-type ecosystems the seeder or fire recruiters species have dry-fruits with dormant seeds and the recruitment of new individuals occurs only after fire. In contrast, resprouter or free disturbance recruiters species develop fleshy-fruits and the recruitment of new individuals depends on the shrubs shadow and the presence of unburned sites. In the Mexical shrubland we found that the seeder species *Dodonaea viscosa*, *Salvia candicans* and *Xerospirea hartwegiana* have dry-fruits and the recruitment of their new individuals occurs without the influence of fire in open sites. The resprouter species *Citharexylum oleinum*, *Garrya ovata*, *Amelanchier denticulata*, *Comarostaphylis polifolia* *Rhus virens*, *Rhus standleyi*, and *Sideroxylon salicifolium* develop fleshy-fruits and the recruitment of new individuals occurs beneath the canopy of shrubs. All the recruitment patterns found in the mexical shrubland are the same of those reported for Mediterranean-type ecosystems, reinforcing the role of history in the ecological patterns reported in these ecosystems. A low number of seedlings and juveniles were found in the field in comparison with a high number of resprouts, indicating that resprouting is the most important mode of regeneration in the Tehuacán Valley mexical.

Keywords: Evergreen sclerophyllous vegetation; Seeder strategy; Resprouter strategy; Unburned Chaparral, Fleshy-fruits; Dry-fruits, Seed dispersal.

Nomenclature: Dávila et al. (1993).

Introduction

Recruitment patterns in evergreen-sclerophyllous vegetation have been studied extensively in Mediterranean-type ecosystems (Naveh 1975; Mooney 1977; Keeley 1987, 1991; Moreno & Oechel 1991). In these studies two contrasting recruitment strategies have been reported considering their relation to fire. Firstly, the called seeder strategy includes species which develop dry fruits with small long-lived dormant seeds and recruitment only occurs after fire, because apparently their seeds require related stimulus from fire to germinate (i. e. refractory seeds; Keeley 1991, 1995; Keeley & Fotheringham 1997; Malakoff 1997). In some of these species regeneration after fire is completely necessary (i. e. obligated seeder), and in other cases (i. e. facultative seeders) besides species recruit after fire they are capable of resprouting (James 1984; Canadell & Zedler 1995) (Keeley 1991, 1996). The seeder species readily establish in gaps created by fire, and in fire absence population expansion is scarce (Keeley 1991, 1992a,b). In general seeder species do not have well developed dispersal properties, being the autochory and the anemochory the principal dispersal syndromes (Keeley 1986, 1991). Secondly, the resprouter strategy includes species that develop fleshy fruits, with non-dormant seeds which germinate soon after dispersal, but only in unburned sites (Keeley 1986, 1991, 1995). Therefore are also referred as free-disturbance recruiters (Ricardo & Veloso 1987; Keeley 1991, 1992a,b). These species have vegetative regeneration, principally through lignotubers or burls (James 1984; Canadell & Zedler 1995) by which can resprout vigorously after fires, ensuring their permanence for long time. Safe sites for the recruitment of resprouter species are shaded areas with deep soils and water availability, principally beneath trees and shrubs (Keeley 1986).

Some authors have related the fruit type to the dispersal mode and the seedling establishment strategy in some particular Mediterranean plants being dry and fleshy fruits associated to seeder and resprouter strategy respectively (Keeley 1991). By analyzing the data of

60 species from literature of four Mediterranean areas (California, Mediterranean Basin, Chile and South Africa), with a 2×2 contingency table considering the propagule type (dry and fleshy fruit), and the establishment pattern (in open spaces and beneath canopies) assuming no association between these variables as null hypothesis, we observed that there are two contrasting patterns ($X^2 = 23.544$, $p < .001$). These consist in species with dry fruits and refractory seeds that have autochoric or anemochoric dispersal syndromes, recruiting new individuals in open spaces (Mahall & Schlesinger 1982; Thomas & Davis 1989; Bullock 1991). At least 20 *seeder dry-fruit* species have been reported, in the Mediterranean literature, as open space recruiters (Table 1). In contrast, resprouter species with colored-fleshy fruits and a zoochoric dispersal syndrome recruit themselves beneath the canopies of *perennial nurse plants* (Herrera 1984; Mesleard & Lepart 1991; Lloret & Zedler 1991; Callaway 1992; Izhaki et al. 1992; Verdú & García-Fayos 1996). This pattern has been reported at least for 31 fleshy-fruit species in the Mediterranean-type ecosystems (Table 1), reinforcing the role of perennial nurse plants on the successful establishment of these species (Jaksic & Fuentes 1980; Callaway 1992, 1995; Keeley 1992a,b; Bertness & Callaway 1994). The nine species remaining do not show a consistent pattern (Table 1).

The mexical vegetation in Mexico exhibits a great similarity with the evergreen sclerophyllous vegetation of the Mediterranean climates named chaparral in California USA, matorral in Chile, maquia in the Mediterranean basin, malle in Australia, and fynbos in South Africa (Valiente-Banuet et al. 1998). Low-stature shrubs and trees (1-3 m high) and broad-leaved evergreen sclerophyllous species constitute the mexical vegetation with 40-100% coverage by woody vegetation (Valiente-Banuet *et al.* 1998). The distribution of this vegetation in Mexico,

along the principal mountain chains is considered a relict of the Madro-Tertiary Geoflora (Axelrod 1958, 1975; Valiente-Banuet et al. 1998).

The mexical located in south-central Mexico in the Tehuacán Valley, state of Puebla, shares the same floristic elements or *close relatives* of those species occurring in the Mediterranean areas, especially from California and Chile (Valiente-Banuet et al. 1998). Plant species also share similar anatomical and morphological characteristics such as leaf orientation, lignotubers and/or burls (Valiente-Banuet et al. 1998). Lloret et al. (1999) found that the Mexical exhibits a great similarity on the regeneration processes (seeder and resprouter), when compared to the typical Mediterranean communities. Indeed, resprouter species develop colored fleshy-fruits, present lignotubers as principal perennial underground structure, and have the ability to resprout vigorously after occasional fire, but do not recruit seedlings after this perturbation (Valiente-Banuet et al. 1998; Lloret et al. 1999). *Other species present dry-fruits*, some of them have burls and/or lignotubers, by which they can resprout after fire, although less vigorously than resprouter species, and recruit seedlings after fire (Valiente-Banuet et al. 1998, Lloret et al. 1999), corresponding to seeder strategy species. However, fire has not played a relevant ecological role in this tropical system (Valiente-Banuet et al. 1998; Lloret et al. 1999), and under this condition the mexical provides an opportunity to test ideas about the evolution of life histories under selection of fire such as the analysis of recruitment, considered as one of the most important steps in the population dynamics of plants (Herrera et al. 1994).

This study was designed to analyze the recruitment patterns in the Tehuacán Valley mexical testing the relationship between the dispersal syndrome and the recruitment patterns of sclerophyllous plants, and to compare with the patterns reported in the Mediterranean-type vegetation. Also we tested the hypothesis that in the fire absence, the establishment of new individuals in the resprouter species will predominate over the seeders species, as is the case in

the Mediterranean-type ecosystems (Keeley 1992a,b). We conducted this study with mexical plants exhibiting the same dispersal syndromes than in California chaparral, including some species of the same genera reported in this Mediterranean region (see Valiente-Banuet et al. 1998).

The specific objectives of the study were to: (1) determine the relationship of seed-dispersal syndrome and the recruitment pattern in comparison with Mediterranean-type ecosystem; (2) identify at the community level the principal way of regeneration of vegetation (resprout and seedling) considering the absence of fire; and (3) compare if the patterns found in the sclerophyllous mexical plants correspond to those seeder and resprouter strategies reported in Mediterranean-type ecosystems, excluding the fire influence.

Materials and Methods

Study site

The Tehuacán-Cuicatlán Valley is located between the states of Puebla and Oaxaca, Mexico (17°39'-18°53' N 96°55'-97°44' W) (Fig. 1). It corresponds to the central part of a Cenozoic continental basin originated from an arm of the Cretaceous sea (Brunet 1967), comprising calcareous mountains that reach up to 2900 m elevation, covering 10 000 Km² including several intermountain valleys. Climate is semiarid with an average annual precipitation around 400 mm and drought period in the middle of the summer rain season. This region owes its aridity to the rain shadow produced by the Eastern Sierra Madre (Villaseñor 1990; Dávila et al. 1993).

The mexical of the Tehuacán Valley is located in an altitudinal belt ranging from 1950 to 2500 m a.s.l. along the mountain chains of Puebla and Oaxaca. Two study sites were selected: Cerro Viejo (18°15' N, 97°26' W) and Cerro Zotoltepec (18°38' N, 97°27' W). The nearest climatic station (Tecamachalco) to these sites reports 17.7°C mean annual temperature and 612

mm rainfall (García 1988). The main precipitation occurs in summer between May and October, with a drought period in the middle of the rain season (Figure 2) (García 1988). The mexical vegetation in Tehuacán grows in shallow soils corresponding to Petric Calcisols (FAO-UNESCO 1988), which are characterized by moderated drains and low water-field capacity. Parental material is calcareous rock (limestone), with a calcic horizon (unpublished data). Evergreen sclerophyllous shrubs with heights of 2 m predominantly constitute the vegetation, consisting of 225 species of seed plants with 40 to 100% of coverage (Valiente-Banuet et al. 1998).

Species studied

The dominant plant species studied in the mexical vegetation were separated into two groups: the first correspond to those species with colored fleshy-fruit such as *Citarexylum olenium* (Verbenaceae), *Garrya ovata* (Garryaceae), *Rhus virens* and *Rhus standleyi* (Anacardiaceae), *Sideroxylon salicifolium* (Sapotaceae), *Comarostaphylis polifolia* (Ericaceae) and *Amelanchier denticulata* (Rosaceae). These species have a lignotuber as principal perennial underground structure, and the ability to resprout vigorously after fire (Lloret et al. 1999). The second group corresponds to species having dry-fruits such as *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae), *Salvia candicans* (Laminaceae) and *Xerospirea hartwegiana* (Rosaceae). These species can also resprout after fire by means of lignotubers, except for *Salvia candicans* that resprout from shallow roots (Valiente-Banuet et al. 1998; Lloret et al. 1999).

Methods

Spatial distribution patterns

From October to December of 1998 (after the rainy season), a total of 2800 m² area (three parallel 40 x 10 m plots in Cerro Zotoltepec and four 40 x 10 m in Cerro Viejo) were sampled in order to analyze the spatial distribution of seedlings and juveniles of sclerophyllous evergreen

species with respect to shrubs. Seedlings were defined as young individuals with cotyledons, and juveniles were arbitrarily defined as those individuals with less than 10 cm high. Juveniles were differentiated from shoot resprouted by excavating around the individuals, and observing no-connections with rhizomes, burls or lignotubers of others individuals.

The nearest neighbor method was used to find the distribution patterns (Hopkins 1954 *in* Greig-Smith 1983), in which the mean distance (d_i) of each seedling and juvenile to the randomly point selected was measured inside the plots and compared to the mean distance (d_j) of the seedlings and juveniles to the nearest shrub (Hopkins 1954 *in* Greig-Smith 1983). With these distances we obtained a “coefficient of aggregation” A , as the ratio of the sum of the squares of d_i to the sum of the squares of d_j . If A is the unity, the seedlings are randomly distributed with respect to shrubs. If A value is greater than the unity, seedling and juvenile distribution are aggregated, whereas less than one indicate regular distribution with respect to perennial plants.

Seedlings were defined as young individuals with cotyledons, and juveniles were arbitrarily defined as those individuals with less than 10 cm high. Juveniles were differentiated from shoot resprouted by excavating around the individuals, and observing no-connections with rhizomes, burls or lignotubers of others individuals.

Association analysis

The frequency of seedlings and juveniles found beneath the canopy of each shrub species was analyzed. A chi-square test was applied, in order to determine if the number of young individuals belonging to each species is proportional to the total area covered by each shrub canopy species acting as nurse plants, taking into account the open space too. The standardized residuals were used to test if the differences between the observed and expected values for each species differed significantly. They are normally distributed with zero mean and unit variance, and any value greater than 2 (the approximated 5% of the normal distribution) is considered as a

significant deviation (Haberman *in* Greig-Smith 1983).

Sexual reproduction vs vegetative propagation patterns

Within the 2800m² sampled area the seedlings and juveniles of each species were counted in order to compare the predominance of seeder and resprouter recruitment. We conducted a chi-square goodness of fit test assuming an arbitrary proportion 1:1 in the recruitments of resprouter and seeder species. Also, in 120 plots of 1 m² randomly located, we recorded both the total number of resprouter stems, and seedlings and juveniles to determine the relative importance of the sexual and resprouting strategies. A chi-square goodness of fit test was conducted, assuming an arbitrary proportion 1:1 of resprouts and seedlings-juveniles.

Results

Spatial distribution patterns

A total of 76 species (18 annuals and 58 perennials) were recorded in the 2800 m² (Table 2). Only *Citarexylum olenium*, *Garrya ovata*, *Rhus virens*, *Rhus standleyi*, *Sideroxylon salicifolium*, *Comarostaphylis polifolia*, *Amelanchier denticulata*, *Dodonaea viscosa*, *Salvia candicans*, and *Xerospirea hartwegiana* showed seedlings and/or juveniles presence with a total of 1687 young individuals, with a mean number of 241 seedlings and juveniles in each 40 m² plot (± 133.97 S. D.). Seedlings of the resprouter species *Citarexylum olenium*, *Garrya ovata*, *Rhus virens*, *Rhus standleyi*, *Sideroxylon salicifolium*, *Comarostaphylis polifolia*, and *Amelanchier denticulata*, were significantly nearer to shrubs than to the random points, mostly growing beneath the canopies of perennial plants (Table 3). In contrast the seedlings of *Dodonaea viscosa*, *Salvia candicans*, and *Xerospirea hartwegiana*, showed a regular distribution patterns, which indicate that they recruit mostly in open space without canopy influence (Table 3).

Association analysis

Seedlings and juveniles of fleshy-fruit species are more frequently found beneath shrub canopies than in open spaces (Table 4; $X^2 = 8171$; $p < .001$), being the most important nurse plants, *Sideroxylon salicifolium*, *Quercus obtusata*, and *Citarea xylum olenium*. On the contrary the establishment of seedlings beneath *Comarostaphylis polifolia* is uncommon. At the species level, most seedlings and juveniles of fleshy-fruit species tend to be associated with *Sideroxylon salicifolius* and *Quercus obtusata* (Table 5; $X^2=9711$; $p < .001$). Seedlings and juveniles of resprouter species are also associated with con-specifics, as is the case of *Citarea xylum olenium*, *Rhus virens*, *Sideroxylon salicifolium*, and *Amelanchier denticulata*. In contrast, the observed number of seedlings of dry-fruit species is clearly more abundant in open spaces (Table 4; $X^2=225$; $p < .001$; Table 5; $X^2=9711$; $p < .001$) than beneath canopy shrubs.

Sexual reproduction vs vegetative propagation patterns

At the community level the total number of recruitments was of 1445 for fleshy-fruit species and 242 for dry-fruit species, indicating that the assumed 1:1 recruitment proportion of resprouters:seeders species differed significantly ($X^2 = 857$; $p < 0.05$). The majority of the studied species show low densities of seedlings and juveniles as the case of *Amelanchier denticulata*, *Rhus standleyi* *Comarostaphylis polifolia*, *Salvia candicans*, and *Xerospirea hartwegiana*, being in general more common the recruitment of resprouter species than seeder species. The ratio of resprouts:seedlings-juveniles found in the 120 m² was of 1496:41, significantly differing of the assumed 1:1 relationship ($X^2 = 1378$, $p < .005$). Therefore the resprouting is the principal regeneration strategy in the mexical shrubland.

Discussion

The recruitment patterns found in the mexical are the same to those described to seeder and resprouter strategies in Mediterranean-type vegetation. The resprouter fleshy-fruit species in

the Mexical having a zoochoric dispersal syndrome, establish themselves beneath the canopy of perennial nurse plants. As mentioned before, they have a lignotuber as principal perennial underground structure and after fire they resprout vigorously but do not recruit seedlings after this (Valiente-Banuet et al. 1998, unpublished data; Lloret *et al.* 1999). These results indicate that nurse plants might provide better conditions beneath their canopies creating a favorable microenvironment for seed germination and seedling establishment, providing also protection against direct solar radiation and extreme temperatures, as reported for succulent species in arid ecosystems (McAuliffe 1984; Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet et al. 1991). In addition, studies in Mediterranean-type ecosystems indicate that the nutrients and litter levels are high in the soil beneath the canopy shrubs (Callaway et al. 1991; Gutiérrez et al. 1993), improving the water infiltration and its distribution through the soil (Joffre & Rambal 1993). Canopy also protects the soil against factors that are critical for the successful establishment of resprouters species (Keeley 1986, 1991; Mesleard & Lepart 1991; Moreno & Oechel 1992; Lamont et al. 1993), such as, direct rainfall, reduction in the compression area, and enabling root penetration (Verdú & García-Fayos 1996). The characteristics of colored-fleshy fruits are important for the plant-disperser interaction, in which frugivorous dispersers play an important role in the reproductive cycle of these species (Herrera 1984), by transporting and depositing seeds beneath shrub perches (Izhaki et al. 1991; Debussche & Isenmann 1994; Herrera et al. 1994; Verdú & García-Fayos 1996). At the same time, seeds passing through a digestive tract of some bird species may accelerate the germination rates (Ricardo & Veloso 1987; Barnea et al. 1990; Izhaki & Safriel 1990). Therefore fruits consumption by frugivorous birds are crucial in seed dispersal (Keeley 1987) and part of their success depends on the availability of sites, suitable for the establishment of the species (Aguilar et al. 1992; Milton 1995; Verdú & Gacia-Fayos 1996).

On the other hand, the dry-fruit species in the mexical shrubland have autochoric or

anemochoric dispersal syndromes. These species also resprout by means of lignotubers or shallow roots, and recruit seedlings and resprout moderately after fire (Valiente-Banuet et al. 1998, unpublished data; Lloret et al. 1999), and the recruitment of new individuals occurs principally in open spaces. These characteristics and the establishment pattern, correspond clearly to fire-recruiters seeder species reported in Mediterranean-type ecosystems. The only case of species that only are regenerate by seeds after fire (i. e. obligate seeder) found in the mexical community is *Ceanothus greggii* (Lloret et al. 1999). This is a common nonresprouting species in California Chaparral (Keeley 1991; 1992a), and in Tehuacán mexical also recruits seedlings after fire (Valiente-Banuet et al. 1998; Lloret et al. 1999) and even in open spaces in unburned areas (unpublished data). *Ceanothus greggii* produces abundant seedlings after fire, therefore the population expansion is expected only under a fire-prone environments (Lloret et al. 1999).

Our results therefore show that the mexical shrubland, have the same regeneration patterns of the Mediterranean-type ecosystems. Nevertheless, the recent studies in mexical vegetation have pointed out that the structural characters (Valiente-Banuet et al. 1998), the regeneration features (Lloret et al. 1999) and the recruitment patterns (this study) in the esclerophyllous vegetation, are not exclusive for Mediterranean-type ecosystems. Particularly the traits in both regeneration strategies seeder and resprouter in mexical shrubland are not considered as the result of the selective force of fire. Indeed is needed to integrate phylogenetic and biogeographical history of the vegetation to a better understanding of the current patterns in this vegetation (Valiente-Banuet et al. 1998).

A particular case in the mexical vegetation, is the low seedlings densities in both seeder and resprouter strategies (6025 seedlings ha⁻¹ compared with 1000 to 37000 seedlings ha⁻¹ in the California chaparral, Keeley, 1992b). And as is expected in this community without an important fire history, recruitment of resprouter species is more common than seeder species. However, a

significant number of species show null or low seedling and/or juvenile presence, although resprouting should be the principal mechanism of regeneration in this ecosystem. The absence of sexual recruitment in clonal plants has been related to different factors, such as inbreeding depression, hybridization or polyploidization (Erikson 1992). In addition, a high allocation to clonal reproduction implies a low sexual reproductive allocation (Erikson 1992). However, most of mexical species produce great quantities of fruit and seeds, and preliminary experiments in laboratory show that species such as *Citaretylum olenium*, *Amelanchier denticulata* and *Quercus sebifera* germinate in controlled conditions (unpublished data), and therefore it seems that the low sexual reproduction rate is due to extrinsic factors. In addition, field observations showed that the fruits mature attached to the parent plant, falling down to the ground once they are completely dry. This fact and the presence of seedlings beneath the shrubs of the same species suggest that seed-dispersal is not efficient for these species. Therefore, if the success in the establishment of resprouter species depends on seed dispersal to safe sites, then the low seedling densities could be due to an uncertainty in the seed dispersion. This uncertainty in seed transportation to establishment sites, can affect the predation probabilities of seeds or seedlings that are found beneath the parent shrubs (*i.e.* escape hypothesis, Janzen 1970 and Connell 1971), being bruquids among the most important seed predators in the study area (unpublished data).

In the case of seeder species, they establish on most substrates, they have rapid growth rates and high drought tolerance, factors that may be physiologically linked to the recruitment in gaps (Mahall & Schlesinger 1982; Keeley 1986, Frazer & Davis 1988; Thomas & Davis 1989; Bullock 1991). Therefore, the germination thresholds can be related to factors such as temperature and light quality scarification in open spaces, which could not be adequate to break seed dormancy, because mexical shrubland occasionally reaches 100 % of cover (Valiente-Banuet et al. 1998) reducing light penetration and temperature at the soil level. Fire in

Mediterranean regions may favor the recruitment of these species, because fire give the temperature necessary to break seed dormancy and at the same time, eliminate the aerial cover creating extensive gaps.

Our results indicate in short that both strategies, seeder and resprouter reported for the sclerophyllous-evergreen vegetation in Mediterranean regions occur in the Tehuacán Valley Mexical, reinforcing the role of history in the recruitment patterns observed in Mediterranean regions. At the same time, this study provided an ideal opportunity to study the recruitment patterns in regions without the influence of fire in which the seeder species recruit themselves in open areas, and the resprouter species depend on nurse plants to recruit new individuals. This last pattern reinforces the role of seed dispersal for the success of the resprouter species, interaction that may be failing for some of the studied species.

References

- Aguilar, M.R., Soriano, A. & Sala, O.E. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonia steppe. *Funct. Ecol.* 6: 66-70.
- Axelrod, D.I. 1958. Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. *Bot. Rev.* 24: 433-509.
- Axelrod, D.I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 62: 280-334.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. & Fridman, J. 1990. Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos* 57: 222-228.
- Bertness, M.D & Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *TREE* 9: 191-193.
- Brunet, J. 1967. Geologic studies. In: Byers, D.S. (ed.) *The prehistory of the Tehuacán Valley. Environment and subsistence*, vol. 1, pp. 66-90. Robert Peabody Foundation. University of Texas Press, Austin, TX.

- Bullock, S. 1991. Herbivory and the demography of the chaparral shrub *Ceanothus greggii* (Rhamnaceae). *Madroño* 38: 63-72.
- Callaway, R.M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61: 306-349.
- Callaway, R.M. & Davis, F.W. 1993. Vegetation dynamics, fire, and the physical environment in coastal central California. *Ecology* 74: 1567-1578.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M. & Mahall, B.E. 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* 72: 1484-1499.
- Canadell, J. & Zedler, P. 1995. Underground structures of woody plants in Mediterranean Ecosystems of Australia, California, and Chile. In: Arroyo, M.T.K., Zedler, P.H. & Fox, M.D. (eds.) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia*, pp. 289-310. Springer-Verlag, New York, N.Y.
- Cody, M. & Mooney, H.A. 1978. Convergence versus nonconvergence in Mediterranean-climate ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 265-321.
- Connell J.H. 1971. *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. In: den Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds.) pp. 298-310. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Dávila, A.P., Villaseñor, R.J.L., Medina, L.R., Ramírez, R.A., Salinas, T.A., Sánchez-Ken, J., & Tenorio, L.P. 1993. *Listados florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Debussche, M. & Isenmann, P. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56: 327-338.
- Debussche, M. & Isenmann, P. 1994. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in

- patchy Mediterranean region. *Oikos* 69: 414-426.
- Di Castri, F. 1981. Mediterranean-type shrubland of the world. In: Di Castri, F., Goodall, D.W. & Specht, R.L. (eds.) *Ecosystems of the World*. Vol. 11. Mediterranean-Type Shrubland, pp. 1-52. Elsevier. Amsterdam.
- Emery, D.E. 1988. *Seed propagation of native California plants*. Santa Barbara Botanic Garden. Santa Barbara, California.
- Eriksson, O. 1992. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. *Oikos* 63: 439-448.
- Everett, P.C. 1957. *A summary of the culture of California plants at the Rancho Santa Ana Botanic Garden*, pp. 1927-1950. Claremont, California.
- FAO - UNESCO. 1988. *Soil map of the world*. Technical paper 20. ISRIC. Wageningen. pp. 26-89.
- Frazer, J.M. & Davis, S.M. 1988. Differential survival of chaparral seedlings during the first summer drought after wildfire. *Oecologia* 76: 215-221.
- Franco, A.C. & Nobel, P.S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecol.* 77: 870-886.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Para adaptarlo a las condiciones de la República mexicana*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Studies in Ecology Vol 9. University of California Press.
- Gutiérrez, J.R., Meserve, P.L., Contreras, L.C., Vázquez, H. & Jaksic, F.M. 1993. Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia* 95: 347-352.
- Hanes, T.L. Succession after fire in the chaparral of southern California. *Ecol. Monogr.* 41: 27-

- Herrera, C.M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.* 54: 1-23.
- Herrera, C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *Amer. Nat.* 140: 421-446.
- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L. & Amat, J. 1994. Recruitment of mast-fruiting, bird disperse tree: bridging frugivory activity and seedling establishment. *Ecol. Monogr.* 64: 315-344.
- Hoffman, A.J. & Armesto, J.J. 1995. Modes of seed dispersal in Mediterranean region in Chile, California and Australia. In: Arroyo, M.T.K., Zedler, P.H. & Fox, M.D. (eds.) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia*, pp. 289-310. Springer-Verlag. New York, N.Y.
- Izhaki, Y., & Safriel, U.N. 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *J. Ecol.* 78: 56-65.
- Izhaki, Y., Walton, P.B. & Safriel, U.N. 1991. Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. *J. Ecol.* 79: 575-590.
- Izhaki, Y., Lavhavi, H. & Ne'eman, G. 1992. Spatial distribution patterns of *Rhus coriaria* seedlings after fire in a Mediterranean pine forest. *Acta Oecol.* 13: 279:289.
- Jaksic, F.M. & Fuentes, E.R. 1980. Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimatic or grazing? *J. Ecol.* 68: 665-669.
- James, S. 1984. Lignotubers and burls. Their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. *Bot. Rev.* 50: 225-266.
- Janzen D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104:

501-528.

- Jimenez, H. & Armesto, J. J. 1992. Importance of the soil seed bank of disturbed sites in Chilean matorral in early secondary succession. *J. Veg. Sci.* 3: 579-586.
- Joffre, R. & Rambal, S. 1993. How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74: 570-582.
- Johnson, S.D. 1992. Plant-animal relationship. In: Cowling, R.M. (ed.) *The Ecology of Fynbos. Nutrients, Fire and Diversity*, pp. 175-205. Oxford University Press. Cape Town.
- Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: effect of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.
- Keeley, J.E. 1986. Resilience of Mediterranean shrub communities to fire. In: Dell, B., Hopkins, A.J.M. & Lamont, B.B. (eds.) *Resilience in Mediterranean-type Ecosystems*, pp. 95-112. Dr. W. Junk Publisher.
- Keeley, J.E. 1987. Role of fire in seed germination of woody taxa in California chaparral. *Ecology* 68: 434-443.
- Keeley, J.E. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California Chaparral. *Bot. Rev.* 57: 81-116.
- Keeley, J. 1992a. Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73: 1194-1208.
- Keeley, J. 1992b. Demographic structure of California chaparral in the long-term absence of fire. *J. Veg. Sci.* 3: 79-90.
- Keeley, J.E. 1995. Seed-germination patterns in fire-prone Mediterranean-climate regions. In: Arroyo, M.T.K., Zedler, P.H. & Fox, M.D. (eds.) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia*, pp. 239-273. Springer-Verlag. New York, N.Y.

- Keeley, J.E. & Fotheringham, C.J. 1997. Trace gas emission and smoke-induced seed germination. *Science* 276: 1248-1250.
- Keeley, J.E. & Bond, W.J. 1997. Convergent seed germination in South African fynbos and California chaparral. *Plant Ecol.* 133: 153-167.
- Lamont, B.B., Witkowski, E.T.F. & Enright, N.J. 1993. Post-fire litter microsites: safe for seeds, unsafe for seedlings. *Ecology* 74: 501-512.
- Lloret, F. & Zedler, P.H. 1991. Recruitment pattern of *Rhus integrifolia* populations in periods between fire in chaparral. *J. Veg. Sci.* 2: 217-230.
- Lloret, F. & Vilá, M. 1997. Clearing of Vegetation in Mediterranean garrigue: response after a wildfire. *For. Ecol. Manage.* 93: 227-234.
- Lloret, F., Verdú, M., Flores-Hernández, N. & Valiente-Banuet, A. 1999. Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems: insights from an external biogeographical region, the Mexical shrubland. *Am. J. Bot.* 86: 1655-1661.
- Mahall, B.E. and Schlesinger, W.H. 1982. Effects of irradiance on growth, photosynthesis, and water use efficiency of seedlings of the chaparral shrub, *Ceanothus megacarpus*. *Oecologia* 54: 291-299.
- Malakof, D.A. 1997. Nitrogen oxide pollution may spark seed's growth. *Ecology* 276: 1199.
- McAuliffe, R.J. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran desert: competitive effects of Sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.
- Mesleard, F. & Lepart, J. 1991. Germination in seedling dynamics of *Arbutus unedo* and *Erica arborea* on Corsica. *J. Veg. Sci.* 2: 155-164.
- Milton, S.J. 1995. Spatial and temporal patterns in the emergence and survival of seedlings in arid Karoo. *J. Appl. Ecol.* 32: 145-156.
- Mooney H.A. 1977. Frost sensitivity and resprouting behavior of analogous shrub of California

- and Chile. *Madroño* 24: 74-78.
- Moreno, J.A. & Oechel, W. 1991. Fire intensity effects on germination of shrubs and herb in southern California chaparral. *Ecology* 72: 1993-2004.
- Moreno, J.A. & Oechel, W. 1992. Post-fire controlling factor on the establishment of seedling in southern California Chaparral. *Oecologia* 90: 50-60.
- Moreno, J.A. & Oechel, W. 1994. The role of fire in Mediterranean-type Ecosystems. Springer-Verlag. New York, NY.
- Naveh, Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio* 29: 199-208.
- Ricardo, C.P. & Veloso, M.M. 1987. Features of seed germination in *Arbutus unedo* L. In: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. & Oechel, W.C (eds.) *Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*. NATO ASI series Vol. G15. Springer-Verlag. Berlin.
- Roy, J. & Sonie, L. 1992. Germination and population dynamics of *Cistus* species in relation to fire. *J. Appl. Ecol.* 29: 647-655.
- Salvador, R. & Lloret, F. 1995. Germinación en el laboratorio de varias especies arbustivas mediterráneas: efecto de la temperatura. *Orsis* 10: 25-34.
- Sampson, A.W. 1944. *Plant succession and burned chaparral lands in northern California*. Agricultural Experiment Station, University of California, Berkeley, Bulletin 685.
- Thomas, C.M. and Davis, S.D. 1989. Recovery patterns of three chaparral shrub species after wildfire. *Oecologia* 80: 309-320.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Núñez, H., Barnard, G. & Vázquez, E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *J. Veg. Sci.* 2: 15-20.

- Valiente-Banuet, A., Flores-Hernández, N., Verdú, M. & Dávila, P. 1998. The chaparral vegetation in Mexico under non-Mediterranean climate: the convergence and Madrean-Tethyan hypotheses reconsidered. *Am. J. Bot.* 85: 1398-1408.
- Verdú, M. and García-Fayos, P. 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird- dispersed plant. *Funct. Ecol.* 10: 275-280
- Villaseñor, J.L. 1990. The genera of *Asteraceae* endemic to Mexico and adjacent regions. *Aliso* 12: 685-692.
- Wilgen, B. W., Bond, W.J. & Richardson D.M. 1992. Ecosystem management. In: Cowling, R.M. (ed.) *The ecology of fynbos: nutrients, fire and diversity*, pp. 345-371. Oxford University Press, Cape Town.

Table 1. Dispersal syndrome and recruitment pattern of species with dry-fruit and fleshy-fruit in regions with Mediterranean climate.

Region	Family/Species	Fruit type	Dispersal syndrome	Recruitment		References ¹
				Under canopy	Open spaces	
Chaparral	Asteraceae					
	<i>Artemisia californica</i>	achene	autochory		X	(12, 25)
	<i>Haplopappus squarrosus</i>	achene	anemochory	X		(12)
	<i>Haplopappus venetus</i>	achene	anemochory	X		(12)
	<i>Viguiera laciniata</i>	achene	zoochory	X		(12, 25)
	Anacardiaceae					
	<i>Rhus integrifolia</i>	drupe	zoochory	X		(2, 7, 13)
	<i>Rhus laurina</i>	drupe	zoochory	X		(8, 9)
	<i>Rhus ovata</i>	drupe	zoochory	X		(1, 19)
	Ericaceae					
	<i>Comarostaphylis diversifolia</i>	drupe	zoochory	X		(12, 26)
	<i>Arctostaphylos spp</i>	drupe	zoochory		X	(26)
	Fabaceae					
	<i>Lotus scoparius</i>	capsule	autochory		X	(12, 25)
	Fagaceae					
	<i>Quercus dumosa</i>	acorn	zoochory	X		(19, 20)
	<i>Quercus lobata</i>	acorn	zoochory		X	(15)
	<i>Quercus wislizenii</i>	acorn	zoochory	X		(19, 20)
	Garryaceae					
	<i>Garrya flavescens</i>	berry	zoochory		X	(25)
	Laminaceae					
	<i>Salvia apiana</i>	nutlet	autochory		X	(12, 25)
	<i>Salvia mellifera</i>	nutlet	autochory		X	(12, 25)
	Papaveraceae					
	<i>Romneya coulteri</i>	capsule	autochory		X	(12, 25)
	Polygonaceae					
	<i>Eriogonum fasciculatum</i>	achene	autochory	X		(12)
	Rhamnaceae					
	<i>Ceanothus greggii</i>	capsule	autochory		X	(7, 11)
	<i>Ceanothus megacarpa</i>	capsule	autochory		X	(4)
	<i>Ceanothus spinosus</i>	capsule	autochory		X	(4)
	<i>Rhamnus californica</i>	drupe	zoochory	X		(12, 25)
	<i>Rhamnus crocea</i>	drupe	zoochory	X		(19, 25)
Rosaceae						
<i>Adenostoma fasciculatum</i>	achene	autochory		X	(12, 26)	
<i>Cercocarpus betuloides</i>	achene	anemochory	X		(12, 19, 25)	

Table 1. (Cont.)

Region	Family/Species	Fruit type	Dispersal syndrome	Recruitment		References ¹
				Under canopy	Open spaces	
Chaparral	Rosaceae					
	<i>Heteromeles arbutifolia</i>	berry	zoochory	X		(19)
	<i>Prunus ilicifolia</i>	drupe	zoochory	X		(19, 20)
	Rutaceae					
	<i>Cneoridium dumosum</i>	drupe	zoochory	X		(12, 25)
	Sterculiaceae					
	<i>Fremontodendrom californicum</i>	capsule	zoochory		X	(12, 25)
Maquia	Anacardiaceae					
	<i>Pistacia lentiscus</i>	drupe	zoochory	X		(26, 23, 24, 27)
	<i>Pistacia terebinthus</i>	drupe	zoochory	X		(9, 24).
	<i>Rhus coriaria</i>	drupe	zoochory	X		(17, 23)
	Araliaceae					
	<i>Hedera helix</i>	drupe	zoochory	X		(23)
	Caprifoliaceae					
	<i>Lonicera etrusca</i>	drupe	zoochory	X		(9)
	<i>Lonicera implexa</i>	drupe	zoochory	X		(23)
	<i>Viburnum tinus</i>	drupe	zoochory	X		(23)
	Cistaceae					
	<i>Cistus albidus</i>	capsule	autochory		X	(22, 25)
	<i>Cistus incanus</i>	capsule	autochory		X	(25)
	<i>Cistus laurifolius</i>	capsule	autochory		X	(25)
	<i>Cistus monspeliensis</i>	capsule	autochory		X	(22, 25)
	<i>Cistus salvifolius</i>	capsule	autochory		X	(25, 26, 28)
	Ericaceae					
	<i>Arbutus unedo</i>	berry	zoochory	X		(5, 9, 14, 24, 23)
	<i>Erica arborea</i>	capsule	anemochory		X	(14, 23)
	Laminaceae					
	<i>Sarcopoterium spinosum</i>	capsule	autochory		X	(25)
	Lauraceae					
	<i>Laurus nobilis</i>	drupe	zoochory	X		(16, 23)
	Liliaceae					
	<i>Asparagus acutifolius</i>	drupe	zoochory	X		(23)
	Myrtaceae					
	<i>Myrtus communis</i>	berry	zoochory	X		(16, 25)
Oleaceae						
<i>Olea europaea</i>	drupe	zoochory	X		(6, 12, 23, 25)	
<i>Phillyrea latifolia</i>	drupe	zoochory	X		(23; 24, 25, 26)	
Rhamnaceae						
<i>Rhamnus alaternus</i>	drupe	zoochory	X		(23)	

Table 1. (Cont.)

Region	Family/Species	Fruit type	Dispersal syndrome	Recruitment		References ¹
				Under canopy	Open spaces	
<i>Maquia</i>	Rosaceae					
	<i>Prunus spinosa</i>	drupe	zoochory	X		(9, 23)
	Santalaceae					
<i>Matorral</i>	<i>Osyris alba</i>	drupe	zoochory	X		(16, 25)
	Ulmaceae					
	<i>Celtis australis</i>	drupe	zoochory	X		(25)
	Anacardiaceae	drupe	zoochory	X		(18)
	<i>Lithrea caustica</i>	drupe	zoochory	X		(3, 18)
	Lauraceae					
	<i>Cryptocarya alba</i>	drupe	zoochory	X		(18)
<i>Fynbos</i>	Polygonaceae					
	<i>Muehlenbeckia hastulata</i>	arilate	mirmecochory	X		(18)
	Rosaceae					
	<i>Quillaja saponaria</i>	plumose	anemochory	X		(18)
	Proteaceae					
	<i>Leucospermum conocarpodendron</i>	serotino	mirmecochory		X	(25)
<i>Fynbos</i>	<i>Protea lepidocarpodendron</i>	sero	mirmecochory		X	(21, 25)
	<i>Protea neriifolia</i>	sero	mirmecochory		X	(21, 25)

(1) Sampson 1944; (2) Everett 1957; (3) Jaksic & Fuentes 1980; (4) Mahall & Schlesinger 1982; (5) Ricardo & Veloso 1987; (6) Jordano 1987; (7) Emery 1988; (8) Frazer & Davis 1988; (9) Debussche & Isenman 1989; (10) Thomas & Davis 1989; (11) Bullock 1991; (12) Keeley 1991; (13) Lloret & Zedler 1991; (14) Meslard & Lepart 1991; (15) Callaway 1992; (16) Herrera 1992; (17) Izhaki et al. 1992; (18) Jimenez & Armesto 1992; (19) Keeley 1992a; (20) Keeley 1992b; (21) Jonhson 1992; (22) Roy & Sonié 1992; (23) Debussche & Isenmann 1994; (24) Herrera et al. 1994; (25) Keeley 1995; (26) Salvador & Lloret 1995; (27) Verdù & García-Fayos 1996; (28) Lloret & Vilà 1997.

Table 2. List of species and their aerial cover recorded in the Tehuacán Mexical sampled area.

Family	Species	Aerial cover (m ²)	Aerial cover (%)
Agavaceae	<i>Agave atrovirens</i>	1.547	0.055
	<i>Agave kerchovei</i>	3.985	0.142
	<i>Agave potatorum</i>	5.242	0.187
	<i>Yucca periculosa</i>	0.544	0.019
Anacardiaceae	<i>Rhus chondroloma</i>	3.04	0.109
	<i>Rhus standleyi</i>	32.634	1.165
	<i>Rhus virens</i>	69.777	2.492
Arecaceae	<i>Brahea nitida</i>	12.877	0.460
Asteraceae	<i>Ageratina calaminthifolia</i>	19.702	0.704
	<i>Ageratina espinosarum</i>	0.436	0.016
	<i>Ageratina tehuacanum</i>	6.553	0.234
	<i>Gochnatia hypoleuca</i>	5.666	0.202
	<i>Gochnatia purpusii</i>	0.938	0.033
	<i>Gochnatia smithii</i>	5.455	0.195
	<i>Gymnosperma glutinosum</i>	5.393	0.193
	<i>Jefea pringlei</i>	0.317	0.011
	<i>Montanoa leucantha</i>	2.427	0.087
	<i>Montanoa tomentosa</i>	0.336	0.012
	<i>Perymenium asperifolium</i>	4.342	0.155
	<i>Viguiera dentata</i>	2.064	0.074
	<i>Viguerera grammatoglosa</i>	2.267	0.081
	Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i>	0.032
Bromeliaceae	<i>Hectia podantha</i>	6.57	0.235
Cactaceae	<i>Ferocactus latispinus</i>	0.099	0.004
	<i>Ferocactus amatacanthus</i>	0.062	0.002
	<i>Mammillaria sphacelata</i>	0.149	0.005
	<i>Opuntia sp.</i>	1.053	0.038
Caesalpinaceae	<i>Senna galeottiana</i>	3.795	0.136
Ericaceae	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	45.59	1.628
Euphorbiaceae	<i>Croton hypoleucus</i>	7.091	0.253
Fabaceae	<i>Calia secundifolia</i>	2.963	0.106
Fagaceae	<i>Quercus obtusata</i>	52.86	1.888
	<i>Quercus sebifera</i>	577.765	20.634
Garryaceae	<i>Garrya ovata</i>	37.745	1.348
Krameriaceae	<i>Krameria cytisoides</i>	13.566	0.484
Laminaceae	<i>Salvia aspera</i>	7.697	0.275
	<i>Salvia candicans</i>	26.902	0.961
	<i>Salvia oaxacana</i>	0.272	0.010
	<i>Salvia thymoides</i>	7.374	0.263
	<i>Satureja oaxacana</i>	1.098	0.039

Table 2. (Cont.)

Family	Species	Aerial cover (m ²)	Aerial cover (%)
Mimosaceae	<i>Acacia angustissima</i>	0.639	0.023
	<i>Havardia elasticophylla</i>	39.639	1.416
	<i>Leucaena confertiflora</i>	0.846	0.030
	<i>Mimosa lacerata</i>	13.213	0.472
Nolinaceae	<i>Dasyllirion serratifolium</i>	53.602	1.914
	<i>Nolina longifolia</i>	3.833	0.137
Oleaceae	<i>Forestiera phillyreoides</i>	15.156	0.541
	<i>Forestiera rotundifolia</i>	0.264	0.009
Rhamnaceae	<i>Ceanothus greggii</i>	39.347	1.405
Rosaceae	<i>Amelanchier denticulata</i>	51.394	1.836
	<i>Cercocarpus fothersgilloides</i>	1.854	0.066
	<i>Xerospirea hartwegiana</i>	4.95	0.177
Rubiaceae	<i>Bouvardia ternifolia</i>	7.094	0.253
	<i>Coutaportia ghiesbreghtiana</i>	10.274	0.367
	<i>Dodonaea viscosa</i>	30.158	1.077
Sapotaceae	<i>Syderoxylon salicifolium</i>	83.351	2.977
Verbenaceae	<i>Citharexylum oleinum</i>	83.486	2.982
	<i>Lippia nutans</i>	0.758	0.027
Annuals	Spp.	32.516	1.161
	Open space	1349.402	48.193
	TOTAL	2800	100

Table 3. Mean distances between a random point and its nearest seedling and between the seedling and its nearest shrub for species with fleshy and dry fruits in the Mexical of Tehuacán, standard deviation between parentheses.

	Species with Fleshy fruits ¹		Species with Dry fruits ¹	
	Random point to seedling	Seedling to nearest shrub	Random point to seedling	Seedling to nearest shrub
Distance (cm)	105.43 (160.18)	14.05 (12.95)	16.91 (10.02)	3.47 (2.22)
Hoppikins' Coefficient of Aggregation	56.33		0.04	
Spatial pattern	Associated		Regular	

¹Fleshy fruits, n = 593; Dry fruits, n = 64.

Table 4. Numbers of seedlings of species having fleshy or dry fruits observed and expected beneath nurse species and in open space ($X^2=8171$; $p < .001$ for fleshy fruits) ($X^2=225$; $p < .001$ for dry fruits) in the Mexical of Tehuacán. Sampled area 2800 m².

Nurse species	Seedlings of Fleshy fruits			Seedlings of Dry fruits				
	Cover m ²	Cover %	Observed	Expected	Test ¹	Observed	Expected	Test ¹
Open space	1349.4	48	8	696.39	-26.23 ⁺	233	116.63	289.75 [*]
<i>Quercus sebifera</i>	577.76	21	378	298.17	6.26 [*]	7	49.93	-6.26 ⁺
<i>Citarea xylum olenium</i>	83.49	3	192	43.08	26.16 [*]	1	7.21	-2.32 ⁺
<i>Sideroxylon salicifolium</i>	83.35	3	550	43.01	124.80 [*]	0	7.20	-2.68 ⁺
<i>Rhus virens</i>	69.78	2	67	36.01	5.42 ⁺	0	6.03	-2.45 ⁺
<i>Quercus obtusata</i>	52.86	2	161	27.28	28.81 [*]	0	4.57	-2.15 ⁺
<i>Amelanchier denticulata</i>	51.39	2	9	26.52	-3.42 ⁺	1	4.44	-1.64
<i>Comarostaphylis polifolia</i>	45.59	2	11	23.53	-2.60 ⁺	0	3.94	-1.98
<i>Garrya ovata</i>	37.75	1	21	19.48	0.35	0	3.26	-1.81
<i>Rhus standleyi</i>	32.63	1	30	16.84	3.27 [*]	0	2.82	-1.68
<i>Mimosa lacerata</i>	13.21	1	6	6.82	-0.31	0	1.14	-1.07
<i>Rhus chondroloma</i>	3.04	1	6	1.57	3.55 [*]	0	0.26	-0.51
Others	399.74	13	6	206.29	-14.00 ⁺	0	34.55	-5.87 ⁺

¹ The adjusted residual values (Test) $| > 2 |$ are significant in a normal distribution. ⁺Indicate negative association with respect to nurse specie or open space; ^{*} indicate positive association with respect to nurse specie or open space.

Table 5. Number of seedlings for each fleshy-fruit and dry-fruit species observed (Obs) and expected (Exp) beneath nurse species and in open space ($\chi^2=9711$; $p < .001$) in the Mexican of Tehuacán. Sampled area 2800 m².

Nurse species	Seedling species				<i>Citareaulum olenium</i>				<i>Amelanchier denticulata</i>				<i>Garrya ovata</i>				<i>Rhus virens</i>			
	Cover. (m ²)	Cover. (%)	Obs	Exp	Test ¹	Obs	Exp	Test ¹	Obs	Exp	Test ¹	Obs	Exp	Test ¹	Obs	Exp	Test ¹	Obs	Exp	Test ¹
Open space	1349.40	48.19	0	452.05	-34.47 ⁺	0	21.69	-5.10 ⁺	5	102.17	-11.10 ⁺	1	63.13	-8.79 ⁺						
<i>Quercus sebifera</i>	577.76	20.63	261	193.55	8.28 [*]	15	9.29	2.16 [*]	54	43.75	1.89	35	27.03	1.82						
<i>Citareaulum olenium</i>	83.49	2.98	121	27.97	28.05 [*]	7	1.34	5.26 [*]	26	6.32	8.90 [*]	22	3.91	10.13 [*]						
<i>Sideroxylon salicifolium</i>	83.35	2.98	374	27.92	119.73 [*]	4	1.34	2.84 [*]	94	6.31	45.47 [*]	18	3.90	9.06 [*]						
<i>Rhus virens</i>	69.78	2.49	28	23.38	1.46	11	1.12	9.65 [*]	5	5.28	-0.13	20	3.26	9.84 [*]						
<i>Quercus obtusata</i>	52.86	1.89	118	17.71	37.61 [*]	4	0.85	3.64 [*]	15	4.00	6.18 [*]	4	2.47	1.06						
<i>Amelanchier denticulata</i>	51.39	1.83	0	17.22	-6.25 ⁺	4	0.83	3.55 [*]	3	3.89	-0.48	0	2.40	-1.62						
<i>Comarostaphylis polifolia</i>	45.59	1.63	11	15.27	-1.65	0	0.73	-0.87	0	3.45	-1.99	0	2.13	-1.53						
<i>Garrya ovata</i>	37.75	1.35	13	12.64	0.15	0	0.61	-0.79	2	2.86	-0.55	4	1.77	1.76						
<i>Rhus standleyi</i>	32.63	1.17	4	10.93	-3.17 ⁺	0	0.52	-0.74	5	2.47	1.74	21	1.53	16.56 [*]						
<i>Mimosa lacerata</i>	13.21	0.47	6	4.43	1.12	0	0.21	-0.47	0	1.00	-1.07	0	0.62	-0.82						
<i>Rhus chondroloma</i>	3.04	0.11	0	1.02	-1.52	0	0.05	-0.22	0	0.23	-0.51	6	0.14	16.20 [*]						
Others	399.74	14.28	2	133.91	-17.14 ⁺	0	6.42	-2.57 ⁺	3	30.27	-5.31 ⁺	0	18.70	-4.51 ⁺						

¹The adjusted residual values (Test) > 2 are significant in a normal distribution. ⁺ Indicate negative association with respect to nurse specie or open space; ^{*} indicate positive association with respect to nurse specie or open space.

Table 5. (Cont.) Number of seedlings for each fleshy-fruit and dry-fruit species observed (Obs) and expected (Exp) beneath nurse species and in open space ($X^2=9711$; $p < .001$) in the Mexical of Tehuacán. Sampled area 2800 m².

Nurse species	Seedling species													
	Cover. (m ²)	Cover %	Obs	Exp	Test ¹	Obs	Exp	Test ¹	Obs	Exp	Test ¹	Obs	Exp	Test ¹
Open space	1349.40	48.19	0	5.78	-2.61 ⁺	0	49.6	-7.85 ⁺	2	1.93	0.06			
<i>Quercus sebifera</i>	577.76	20.63	0	2.48	-1.80	13	21.2	-2.10	0	0.83	-1.04			
<i>Citaxylum olenium</i>	83.49	2.98	2	0.36	2.93 [*]	12	3.07	5.59 [*]	2	0.12	5.79 [*]			
<i>Sideroxylon salicifolium</i>	83.35	2.98	4	0.36	7.45 [*]	56	3.07	38 [*]	0	0.12	-0.42			
<i>Rhus virens</i>	69.78	2.49	0	0.30	-0.56	3	2.57	0.28	0	0.10	-0.32			
<i>Quercus obtusata</i>	52.86	1.89	4	0.23	8.37 [*]	16	1.94	10.94 [*]	0	0.08	-0.29			
<i>Amelanchier denticulata</i>	51.39	1.83	2	0.22	3.82 [*]	0	1.89	-1.42	0	0.07	-0.27			
<i>Comarostaphylis polifolia</i>	45.59	1.63	0	0.20	-0.45	0	1.68	-1.34	0	0.07	-0.26			
<i>Garrya ovata</i>	37.75	1.35	0	0.16	-0.41	2	1.39	0.54	0	0.05	-0.23			
<i>Rhus standleyi</i>	32.63	1.17	0	0.14	-0.38	0	1.20	-1.14	0	0.05	-0.22			
<i>Mimosa lacerata</i>	13.21	0.47	0	0.06	-0.24	0	0.49	-0.72	0	0.02	-0.14			
<i>Rhus chondroloma</i>	3.04	0.11	0	0.01	-0.11	0	0.11	-0.35	0	0.00	-0.07			
Others	399.74	14.28	0	1.71	-1.32	1	14.7	-3.69 ⁺	0	0.57	-0.76			

¹ The adjusted residual values (Test) $|> 2|$ are significant in a normal distribution. ⁺ Indicate negative association with respect to nurse specie or open space; ^{*} indicate positive association with respect to nurse specie or open space.

Table 5. (Cont.) Number of seedlings for each fleshy-fruit and dry-fruit species observed (Obs) and expected (Exp) beneath nurse species and in open space ($X^2=971$; $p < .001$) in the Mexican of Tehuacán. Sampled area 2800 m².

Nurse species	Seedling species										
	<i>Dodonaea viscosa</i>		<i>Salvia candidans</i>		<i>Xerosiprea hartwegiana</i>						
	Cover	Cover	Obs	Exp	Test [†]	Obs	Exp	Test [†]			
	(m ²)	%									
Open space	1349.40	48.19	207	104.10	11.67*	23	11.08	3.89	3	1.45	1.40
<i>Quercus sebifera</i>	577.76	20.63	7	44.57	-6.86 [†]	0	4.75	-2.50	0	0.62	-0.90
<i>Citaxylum otenium</i>	83.49	2.98	1	6.44	-2.44 [†]	0	0.69	-0.89	0	0.09	-0.32
<i>Sideroxylon salicifolium</i>	83.35	2.98	0	6.43	-3.31 [†]	0	0.68	-1.01	0	0.09	-0.36
<i>Rhus virens</i>	69.78	2.49	0	5.38	-2.54 [†]	0	0.57	-0.78	0	0.07	-0.28
<i>Quercus obtusata</i>	52.86	1.89	0	4.08	-2.27 [†]	0	0.43	-0.70	0	0.06	-0.25
<i>Amelanchier denticulata</i>	51.39	1.83	1	3.96	-1.60	0	0.42	-0.66	0	0.06	-0.24
<i>Comarostaphylis polifolia</i>	45.59	1.63	0	3.52	-2.01 [†]	0	0.37	-0.62	0	0.05	-0.22
<i>Garrya ovata</i>	37.75	1.35	0	2.91	-1.84	0	0.31	-0.56	0	0.04	-0.20
<i>Rhus standleyi</i>	32.63	1.17	0	2.52	-1.71	0	0.27	-0.53	0	0.03	-0.19
<i>Mimosa lacerata</i>	13.21	0.47	0	1.02	-1.08	0	0.11	-0.33	0	0.01	-0.12
<i>Rhus chondroloma</i>	3.04	0.11	0	0.23	-0.52	0	0.02	-0.16	0	0.00	-0.06
Others	399.74	14.28	0	30.84	-5.96 [†]	0	3.28	-1.83	0	0.43	-0.66

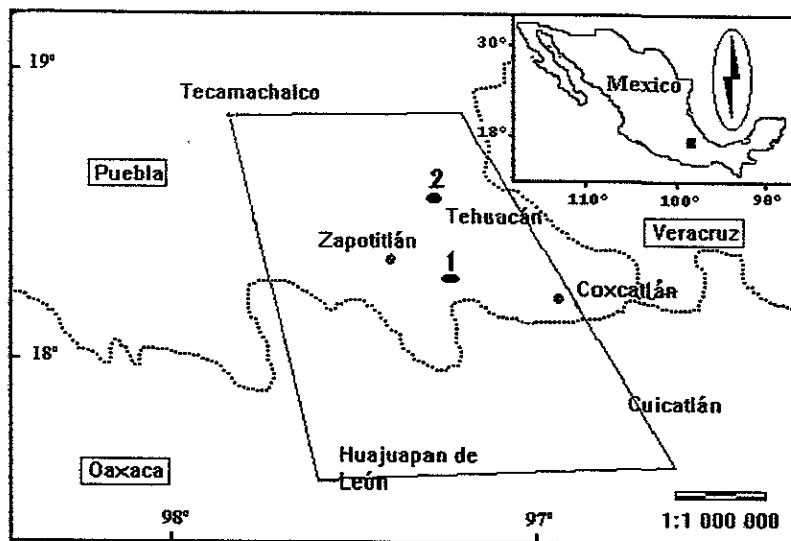
[†] The adjusted residual values (Test) > 2 are significant in a normal distribution. * Indicate negative association with respect to nurse specie or open space; [†] indicate positive association with respect to nurse specie or open space.

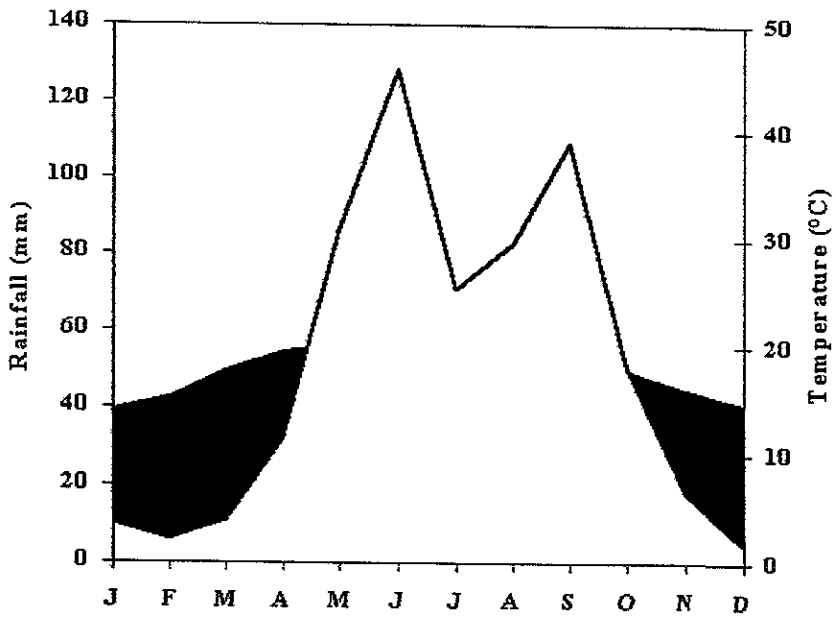
Legends of figures:

Fig. 1 Study area. Solid line delimited the Tehuacán Valley. Dotted line delimited the state boundaries of Puebla, Oaxaca and Veracruz. Site 1 = Cerro Viejo, Site 2 = Cerro Zotoltepec.

Fig. 2. Ombrothermic diagram of the Tecamachalco climatic station, Puebla, Mexico, near to study zones (García 1988).

ESTO TIENE QUE SER
UNA DE LAS PARTES





Acknowledgments:

The authors thank to Miguel Verdú, Cristina Peñalba, Patricia Dávila, José Ortega, Lauro Lopez-Mata, Julio Campo and Hector Godínez for the valuable comments on the manuscript. This work was carried out in collaboration with the Laboratorio de Comunidades de Zonas Áridas of the Institute of Ecology-UNAM, and supported by the project IN-207798 from DGAPA-UNAM.

6. Conclusiones

El estudio de los patrones de reclutamiento de la vegetación esclerófila perennifolia en el Mexical del Valle de Tehuacán encontró una marcada similitud con los reportados en las regiones mundiales de clima mediterráneo, concluyendo que las estrategias de regeneración “semillera” y “rebrotadora”, no son exclusivas de los sistemas mediterráneos, como tradicionalmente se había sugerido (Naveh, 1975), presentándose en la vegetación esclerófila perennifolia del Valle de Tehuacán, a pesar de que el fuego no ha sido un factor ecológico que haya influido históricamente en esta (Valiente-Banuet *et al.*, 1988).

El hecho de que en los ecosistemas mediterráneos sean escasas las áreas que no son recurrentemente influenciadas por fuegos (Lloret, 1996, com. pers.) ha causado que la mayor parte de los trabajos sobre regeneración, germinación y establecimiento en la vegetación esclerófila perennifolia, este dominada por estudios en zonas con una alta incidencia de tal perturbación (Zedler, 1995). Lo anterior posiblemente originó que las llamadas estrategias y/o adaptaciones asociadas a esta perturbación se haya sobrevalorado.

En este sentido, la presencia de vegetación esclerófila perennifolia en México, bajo un clima no mediterráneo y sin ocurrencia histórica de fuegos, ofrece un escenario ambiental interesante que permite plantear hipótesis alternativas en el funcionamiento de estos ecosistemas. De esta manera, los patrones de reclutamiento encontrados en el Mexical corresponden claramente a aquellos reportados para las estrategias semillera y rebrotadora en los sistemas mediterráneos. Es decir, algunas especies del Mexical desarrollan frutos carnosos con dispersión por zoocoria. Anatómicamente poseen lignotubérculos como estructuras de perennación, lo cual les permite rebrotar vigorosamente después de un fuego (Lloret *et al.*, 1999). Sus semillas no resisten el fuego, y establecer nuevos individuos dependen de la protección de la sombra de plantas nodriza, reforzando así el papel de los animales dispersores en el establecimiento exitoso de estas especies. Otro grupo de especies presenta frutos secos con semillas pequeñas, las cuales pueden germinar bajo la acción del fuego (Lloret *et al.*, 1999), poseen dispersión por anemocoria o autocoria, y su establecimiento ocurre principalmente en zonas abiertas, libres de dosel. Las anteriores características han sido ampliamente reportadas respectivamente para las especies con estrategias rebrotadora y semillera en los sistemas mediterráneos, no obstante la ausencia

histórica de fuegos recurrentes. Así mismo, en el Mexical del Valle de Tehuacán el rebrote es la principal forma de regeneración de las especies y el reclutamiento está dominado por las especies de estrategia rebrotadora en relación, tal como se esperaría en regiones con largos periodos sin fuegos (Keeley, 1992 a,b). Lo anterior sugiere, que debe ser reconsiderada la idea del fuego como el principal promotor en la diversificación de las estrategias de regeneración en la vegetación esclerófila, como se ha propuesto fuertemente para los sistemas mediterráneos. Y que se debe integrar mayor información (i. e. biogeográfica, filogenética) a fin de entender mejor el funcionamiento de la vegetación esclerófila perennifolia.

De esta manera el establecimiento de especies con estrategia semillera puede relacionarse a la apertura de claros, y los umbrales de germinación se deban a factores como temperaturas escarificadoras al nivel de la superficie del suelo y calidad de luz en espacios abiertos, así, en las regiones mediterráneas el fuego proporciona la temperatura necesaria para romper la latencia en las semillas, al mismo tiempo eliminando la cobertura aérea permitiendo el paso de luz. Por otro lado, si el establecimiento de nuevos individuos de especies rebrotadoras depende de la protección de la sombra de arbusto, el éxito puede estar condicionado a la calidad lo en el proceso de dispersión, lo cual repercute en el traslado de las semillas a estos sitios, en el posible tratamiento de las semillas dado por los dispersores, y en la posibilidad de alejarse de su arbusto progenitor, disminuyendo las probabilidades de depredación (i. e. hipótesis de escape, Janzen, 1970 y Connell 1971). Todos estos factores, junto con las condiciones físicas locales, en su conjunto pueden estar jugando un papel muy importante en la dinámica de establecimiento en las plantas esclerófilas, los cuales deben ser considerados en futuras investigaciones, a fin de tener una visión integral que permita explicar los patrones actuales presentes en esta vegetación en las diferentes regiones del mundo.

6.1. Literatura Citada

- Connell J.H. 1971. *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. In: den Boer, P.J. y Gradwell, G.R. (eds.), pp. 298-310. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Janzen D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Keeley, J. 1992a. Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73: 1194-1208.
- Keeley, J. 1992b. Demographic structure of California chaparral in the long-term absence of fire. *Journal of Vegetation Science* 3: 79-90.
- Lloret, F. Verdú, M. Flores-Hernández, N. & Valiente-Banuet, A. 1999. Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems: insights from an external biogeographical region, the Mexical shrubland. *American Journal of Botany* 86: 1655-1661.
- Naveh, Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio* 29: 199-208.
- Valiente-Banuet, A., Flores-Hernández, N., Verdú, M. & Dávila, P. 1998. The chaparral vegetation in Mexico under non-Mediterranean climate: the convergence and Madrean-Tethyan hypotheses reconsidered. *American Journal of Botany* 85: 1398-1408.
- Zedler, P. 1995. Are some plants 'born to burn'? *Trends in Ecology and Evolution* 10:393-395.