

La permanencia de lo efímero

Las plantas anuales del desierto

Una limitación de la forma en que las plantas anuales canalizan sus recursos para lograr alto crecimiento durante su etapa vegetativa es la poca energía disponible para la defensa ante patógenos y herbívoros.

Sombra P. Rivas Arancibia, José Alejandro Zavala Hurtado y Carlos Montaña Carubelli

El ambiente desértico es hostil para la mayoría de los organismos, y solamente consiguen sobrevivir aquellos que presentan adaptaciones especiales para enfrentar las condiciones de aridez. Sin embargo, un grupo importante de plantas del desierto nunca enfrenta esas condiciones adversas, pues literalmente huye de ellas. Se trata de las plantas efímeras, que son usualmente una parte poco notoria de la flora del desierto. Sus semillas permanecen en el suelo por un tiempo hasta que una combinación de factores como temperatura, cantidad de lluvia, sincronía de la precipitación, luz y sustrato estimulan y aceleran la germinación. Cuando esto sucede, las plantas anuales son entonces, por un tiempo, las más abundantes y notorias del desierto. Las poblaciones de estas plantas exhiben una gran sensibilidad al estrés por carencia de agua durante el inicio de la estación seca, lo cual se refleja en la respuesta al unísono de todos los individuos, que presentan aceleración

en la producción de semillas y envejecimiento de la planta (Smith *et al.*, 1997).

LA NATURALEZA EFÍMERA DE LAS ANUALES

Las plantas anuales se denominan así debido a que su ciclo de vida es de un año, y perecen cuando sus se-

millas han madurado. Por lo tanto, para los propósitos de este ensayo, las plantas anuales son aquellas que tienen como única estructura perdurable sus semillas, mismas que les permiten evadir la sequía. De esta forma, la reproducción de las plantas anuales es sexual, nunca asexual, ocurre una sola vez dentro del mismo año en que comienza el crecimiento vegetativo, y el remplazo de individuos entre generaciones es únicamente a través de las semillas (Bazzaz y Morse, 1991). Estas semillas pueden permanecer en el suelo durante un largo periodo antes de germinar, gracias a que poseen un mecanismo de latencia o de reducción de la actividad metabólica que les permite permanecer viables durante muchos años, hasta que las condiciones ambientales sean las adecuadas para iniciar la germinación.

Además, las plantas anuales son oportunistas (hábito herbáceo, alta capacidad de fotosíntesis e índices muy altos de crecimiento relativo, entre otras), ya que se adaptan perfectamente a hábitats que presentan

condiciones ambientales altamente variables e impredecibles de un ciclo a otro, como ocurre en los desiertos, en las zonas perturbadas, etcétera.

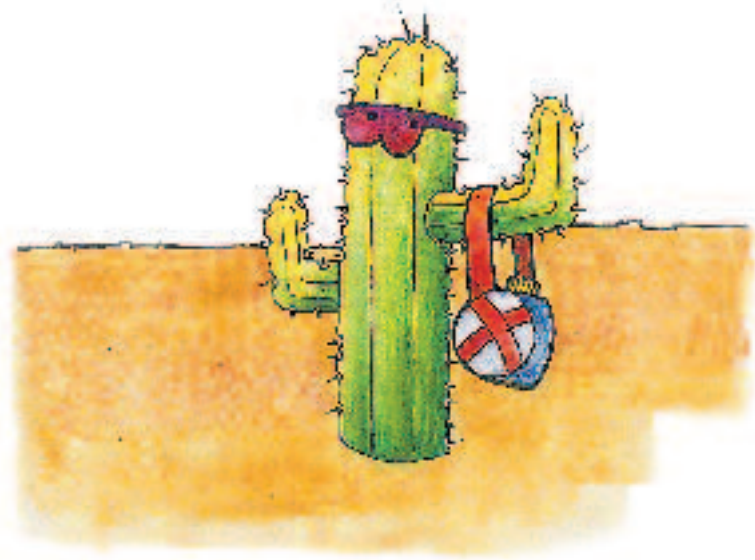
DISTRIBUCIÓN

Las plantas anuales constituyen aproximadamente el 10% de la flora del mundo. Están ausentes en hábitats alpinos y zonas árticas, y son raras en regiones tropicales que no son estacionales (Bazzaz y Morse, 1991); sin embargo, representan el 40% o más de la flora de los desiertos (Kemp, 1989).

Cuando las condiciones ambientales se vuelven extremas, las probabilidades de supervivencia de las plantas perennes disminuyen, mientras que las probabilidades de que la comunidad sea dominada por anuales aumentan (Bazzaz y Morse, 1991).

Dos tipos de plantas anuales han sido registrados en textos científicos, en función de su respuesta germinativa a la estación lluviosa: las anuales de verano y las anuales de invierno. Así, existe una relación evidente entre la naturaleza fisiológica y ecológica de las plantas anuales con la distribución estacional de la lluvia y la temperatura (Smith *et al.*, 1997). La heterogeneidad del ambiente durante las estaciones regula la competencia entre ambos tipos de plantas anuales, y determina la prevalencia de uno u otro tipo.

Las plantas anuales tienen hábitos de crecimiento muy variados: pueden ser erectas, rastreras, crecer en roseta, en pares, etc.; su nutrición puede ser autótrofa o parasítica, y viven en una gran variedad de hábitats, desde campos de cultivo hasta desiertos extremos. Con algunas excepciones, tienden a ocupar sitios abiertos, soleados, que pueden estar perturbados por actividad humana o bien crecer en hábitats de sucesión temprana, sistemas desérticos dominados por abundante flora perenne o bien desiertos extremos con escasa vegetación (Bazzaz y Morse, 1991). También suelen estar presentes como malezas en campos de cultivo, o formar parte de la extensa variedad de plantas cultivadas por el hombre y de las cuales depende y ha dependido, a través de la historia, la supervivencia de muchas culturas.



Las plantas anuales son oportunistas, ya que se adaptan perfectamente a diferentes hábitats

La variabilidad de los microambientes también desempeña un papel importante en la distribución de las anuales en los ecosistemas del desierto (Smith *et al.*, 1997), ya que las condiciones ambientales varían de un sitio a otro y ocasionan cambios importantes en la disponibilidad de recursos.

El acelerado ciclo reproductivo de las plantas anuales, comparado con el de otras plantas vasculares, presenta dos consecuencias: *a*) desplazamiento de la edad reproductiva a etapas más tempranas del desarrollo, con lo cual los índices de natalidad aumentan; y *b*) la esperanza de vida después del acto reproductivo disminuye considerablemente (Bazzaz y Morse, 1991). Estas dos características favorecen la presencia y persistencia de plantas anuales en ambientes impredecibles. La respuesta de estas plantas al estrés múltiple, como las sequías prolongadas, los altos índices de radiación, las fluctuaciones fuertes de temperatura y las perturbaciones frecuentes, es resultado de un largo proceso de selección natural.

La respuesta de estas plantas al estrés múltiple es resultado de un largo proceso de selección natural

HISTORIA EVOLUTIVA

La gran variación de las historias de vida que presentan las plantas anuales hace imposible circunscribirlas como grupo en un taxón particular. Su distribución filogenética es limitada al grupo de las angiospermas, ya que no se han registrado anuales entre las gimnospermas, y se encuentran totalmente ausentes entre las pteridofitas. Se considera que su surgimiento es relativamente tardío en la historia evolutiva de las plantas terrestres, pues se originan a partir de familias evolutivamente avanzadas de plantas perennes. Las características reproductivas y la historia de vida no son compartidas con plantas bianuales, herbáceas perennes, arbustos o árboles (Bazzaz y Morse, 1991). También poseen características peculiares tales como menor número de cromosomas y alta frecuencia de autogamia (Grant, 1975) que, junto con el corto ciclo de vida y la aparición de condiciones ambientales muy limitativas, pudieron haber fragmentado gradualmente las poblaciones, produciéndose procesos de rápida especiación que facilitarían la proliferación de las plantas anuales dentro de esas familias a partir de las cuales surgieron (Bartholomew *et al.*, 1973).

Por otra parte, la mayoría de las plantas que cultiva el hombre, y de las cuales depende considerablemente para su alimentación, son anuales.

CÓMO ENFRENTAR UN AMBIENTE LIMITATIVO

A pesar de que las plantas anuales sobreviven a la sequía a través de su única forma de supervivencia, sus semillas, éstas también se encuentran sometidas a presiones de selección natural, y son objeto de múltiples condiciones de estrés ambiental que pueden llegar a

ocasionarles la muerte; además, no existe garantía de que poco después de la germinación las condiciones ambientales no se volverán adversas e incidirán en la posterior supervivencia de las plántulas.

La muerte de las plantas antes de que logren reproducirse puede ser atribuida a muchos factores, como competencia por luz y nutrientes, sequía, agentes patógenos, bajas temperaturas, ataque de herbívoros y presencia de toxinas o agentes inhibidores, entre otros. Así, las plantas anuales cuentan con mecanismos que les permiten cierta sensibilidad a la distribución heterogénea de los recursos y gracias a los cuales se adaptan con gran velocidad a la rápida variación de los mismos. Dichos mecanismos se manifiestan en la flexibilidad en el manejo de energía de la planta y en sus patrones de distribución; ambos permiten canalizar los recursos hacia el máximo crecimiento en el mínimo de tiempo y a una floración precoz. Por otro lado, el seguimiento de la luz solar es también común entre las plantas anuales, ya que muchas de ellas mantienen sus hojas orientadas perpendicularmente a los rayos del Sol a lo largo del día, lo que permite que tengan un alto índice de asimilación de carbono; proceso responsable también de su rápido crecimiento (Smith *et al.*, 1997). Esta respuesta de seguimiento solar se debe a una sensibilidad a la luz que cambia los niveles de turgencia en los pulvínulos, órganos localizados cerca de la base de las hojas (Wainwright, citado por Smith *et al.*, 1997).

La flexibilidad que tienen las plantas anuales para canalizar sus recursos está relacionada con sus altos índices de crecimiento, porque una pequeña proporción del total de su masa permite una rápida respuesta del desarrollo a los cambios en el ambiente. Esta flexibilidad de asignación de energía difiere entre distintas plantas anuales. Algunas especies muestran una abrupta transición entre el crecimiento vegetativo y el reproductivo, que las vuelve incapaces de revertirla una vez que este último ha comenzado; entonces se desencadena un mecanismo de senescencia, y la planta muere; cuando las anuales presentan este tipo de proceso se dice que son anuales *determinadas*. Pero existe otro tipo de funcionamiento entre estas plantas: las anuales llamadas *indeterminadas* pueden continuar creciendo aun después de que ha tenido lugar la floración, y se pueden presentar varios episodios reproductivos consecutivos

en un mismo individuo, hasta que condiciones ambientales extremas terminan con la vida de la planta (Bazzaz y Morse, 1991).

Una limitación de la forma en que estas plantas canalizan sus recursos para alcanzar alto crecimiento durante su etapa vegetativa es la poca energía disponible para la defensa, que puede hacer que las anuales sean más vulnerables ante patógenos o herbívoros. Por otro lado, algunas anuales son capaces de almacenar reservas, ya que aunque no tienen la oportunidad de posponer la reproducción para otra estación de crecimiento, se aseguran de poder, al menos, afianzar la producción de una provisión de semillas (Bazzaz y Morse, 1991).

La latencia en las semillas es otra forma de responder a las condiciones desfavorables; si las semillas de las especies de plantas anuales no tuvieran latencia, un estrés severo podría reducir su adecuación reproductiva, convirtiéndose en una importante fuerza de selección por el muy corto tiempo de producción de nuevas generaciones. Sin embargo, las especies con la capacidad no sólo de latencia, sino de una latencia prolongada, amortiguarán dicha fuerza selectiva, que de hecho no es constante ni unidireccional, ya que muchos genotipos podrían persistir como semillas a través del tiempo (Templeton y Levin, 1979).

DINÁMICA Y ESTRUCTURA DEL RESERVORIO DE SEMILLAS

Durante largos periodos de sequía, las semillas son la única estructura presente de las plantas anuales del desierto, y dichos periodos pueden extenderse, en algunos casos, a varios años. Son, además, su única forma de dispersión y de acceso a nuevas regiones; son un recurso alimenticio importante para muchas especies

animales y, finalmente, son el medio de diferenciación genética y de evolución en muchos ecosistemas en constante cambio. Se conoce poco acerca de su dinámica y de procesos poblacionales como crecimiento, incorporación, dispersión y latencia, que están en función de la distribución y de la respuesta de las semillas. Así, el conocimiento del reservorio de semillas y su correlación con las plantas del desierto es una parte fundamental en la comprensión de cómo las plantas anuales se han adaptado a ambientes tan impredecibles (Kemp, 1989).

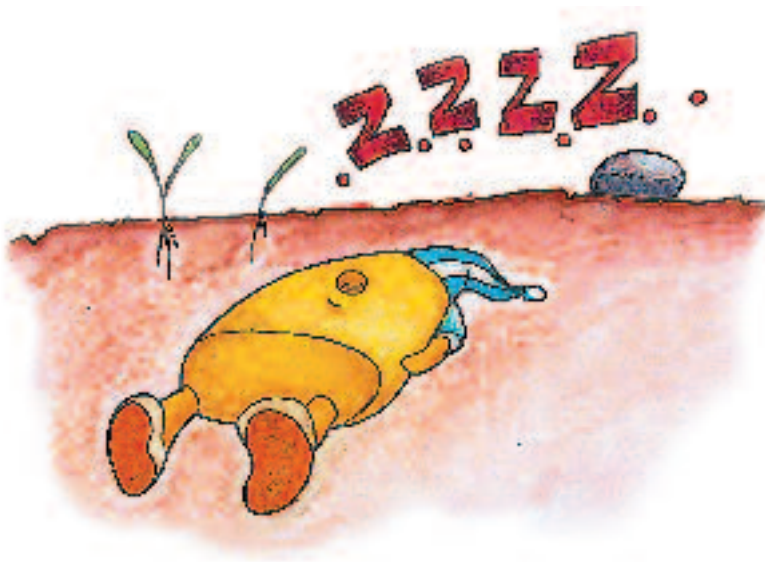
Las semillas se distribuyen en el suelo, en su mayoría cerca de la superficie, y son éstas las que forman el reservorio. Del 80 al 90% de las semillas del suelo se encuentran en los primeros dos centímetros de la superficie (Childs y Goodall; Reichman, citados en Kemp, 1989), y de éstas, la mayoría están en los primeros milímetros del suelo (Dye; Young y Evans, citados en Kemp, 1989). Así, las semillas de plantas que se encuentran por debajo de un centímetro podrían no germinar (Freas y Kemp, 1983).

Dentro del reservorio general de semillas, la contribución de las plantas anuales es diferente al de las perennes. Así, es más probable encontrar semillas de especies anuales que de especies perennes, lo cual es particularmente claro en zacatales; este hecho podría deberse a que existe una clara distinción entre la asignación



Las semillas son la única estructura presente de las plantas anuales

de energía entre perennes y anuales para la producción de sus semillas: mientras que las perennes generan pocas semillas cada temporada, que tienen periodos más cortos de latencia, las anuales producen gran cantidad de ellas cada año, que permanecerán latentes largo tiempo. También dentro de las mismas plantas anuales existen diferencias, ya que los arbustos tienen un reservorio de semillas más persistente que el de los pastos, al menos en comunidades de pastizal. Las leguminosas, asimismo, son relativamente abundantes en este banco, tal vez debido a su semilla dura impermeable al agua.



Cuando se examinan diferentes comunidades de plantas de distintas regiones desérticas, se encuentra que la dinámica del reservorio de semillas está gobernada principalmente por la distribución local de las plantas, así como por su floración y por las características de la producción de frutos. La distribución de se-

Las plantas anuales indeterminadas pueden crecer aun después de la floración

millas en el suelo tiende a formar conglomerados, y los individuos adultos de anuales presentan también una distribución agrupada, a menudo en relación con arbustos perennes (Went y Muller; Patten, citados en Kemp, 1989), o bien con factores del suelo. Así, las semillas que se dispersan por el agua o por el viento también tienden a acumularse en depresiones, grietas u obstáculos que impiden su viaje, donde quedan almacenadas. Otro factor de distribución aglomerada puede deberse a la actividad de los organismos granívoros, que almacenan las semillas como recurso alimenticio.

Así, la dinámica de un reservorio de semillas implica, al mismo tiempo, su constante disminución por factores como la germinación, la granivoría, la pérdida de las semillas que terminaron muy enterradas en el suelo (Kemp, 1989), la muerte por patógenos o por senescencia y un continuo aumento del reservorio debido a producción de semillas, el transporte (por viento, agua, organismos, etc.) o mecanismos efectivos de dispersión, así como características intrínsecas de cada especie (si la especie es determinada o indeterminada, su periodo promedio de latencia, el vigor de la planta, la presencia de sustancias repelentes o tóxicas a granívoros dentro de las semillas, el número promedio de semillas por planta, las exigencias ambientales de cada una, etc.).

Con esto podría explicarse, entonces, que los patrones de distribución de semillas sean tan variables de una especie a otra, además de que no todas las especies de anuales están sujetas a las mismas presiones de selección, como podrían ser las fluctuaciones poblacionales de granívoros específicos y selectivos de ciertas especies, las variaciones ambientales ocasionadas por microclimas, etcétera.

Las semillas se encuentran distribuidas en forma más irregular y agregada que las plantas en la superficie; y aún más, la densidad del reservorio de semillas no corresponde a su densidad. Esta discrepancia es explicada por diferencias en los patrones de latencia de las semillas en las anuales y por un continuo cambio de la distribución de semillas y plantas (Kemp, 1989).

LA LATENCIA

La permanencia de las anuales en el reservorio de semillas está determinada, fundamentalmente, por su latencia. La latencia se define como un estadio característico que adquieren muchas semillas, una vez que se separan de la planta progenitora, caracterizado por la entrada del embrión a un estado de metabolismo reducido.

Aun cuando no existe consenso en la literatura científica con respecto a la definición de este estadio de la semilla, Harper (citado por Vleeshouwers *et al.*, 1995) lo definió como un estadio en donde la semilla no germina, y estableció, además, tres tipos de latencia: *innata*, cuando la semilla “nace” con latencia; *inducida*, cuando las semillas entran en este estado o lo adquieren; y *forzada*, cuando ha sido impuesta por factores externos.

Investigaciones semejantes fueron realizadas por Bowers (1987), en el desierto de Mojave, estudiando la relación entre plantas anuales de invierno con la cantidad de las lluvias y la sincronía o frecuencia con la cual se presentan. Fue registrada la variación de densidades poblacionales para 62 especies efímeras, durante seis años. Bowers llegó a la conclusión de que lo que determina, hasta cierto punto, la composición de las anuales es una combinación de ambos factores: cantidad y frecuencia de las lluvias, lo cual daría paso a la abundancia relativa de especies, ya que estos factores controlan el proceso de germinación de sus semillas y son los responsables de la liberación de su latencia. La importancia de la disponibilidad de agua y su influencia en la estructura de las comunidades de anuales está apoyada por los trabajos de Freas y Kemp (1983) y Vidiella y Armesto (1989), entre otros.

Otra función de la latencia parece estar relacionada con la competencia entre plantas, ya que las plantas establecidas pueden inducir latencia en semillas que se encuentran formando parte del banco en el reservorio, evitando así la competencia por nutrimentos, agua, etc. (Kemp, 1989).

Así, la latencia no es sólo un recurso para sobrevivir periodos prolongados en condiciones desfavorables, sino también un recurso para sobrevivir periodos cortos en condiciones que sí son favorables, ya que fa-

La latencia en las semillas es otra forma de responder a las condiciones desfavorables

cilita la espera por parte de las especies; gracias a ella se evita la germinación en periodos benéficos pero que son muy cortos y que son precedidos por condiciones adversas, previendo así el desarrollo de plantas que no sobrevivirían hasta la generación de nuevas semillas. En anuales de verano, estos cambios de latencia habilitan a la semilla para germinar en primavera o en verano, pero no en otoño, cuando las condiciones podrían ser favorables, pero no permitirían completar el ciclo de vida de la planta, antes del invierno (Vleeshouwers *et al.*, 1995).

DEPREDACIÓN

Los granívoros ejercen influencia significativa en el reservorio de semillas del desierto, ya que consumen hasta 70 a 95% de las semillas de algunas especies en algunas localidades (Chew y Chew; Soholt; Whitford; Brown *et al.*; Evenari *et al.*, citados por Kemp, 1989). Experimentos que controlan los niveles de granivoría han revelado que los principales factores que afectan de manera importante la densidad de semillas del suelo y por tanto la densidad de plantas son las hormigas y los roedores (Brown *et al.*; Reichman; Mehlhop, citados por Kemp, 1989).

También las hormigas pueden ejercer efectos directos o indirectos en la distribución de estas plantas. Uno de ellos es que no todas las semillas que las hormigas acarrean son consumidas por ellas; muchas son almacenadas en pilas de desperdicios y materia orgánica cercanas a los hormigueros; así, aquéllas germinan y crecen con abundantes nutrimentos. Por tanto, la influencia que los depredadores tienen sobre las semillas de las plantas anuales probablemente varía en función de la densidad de ambos (Polis, 1991). Además, la comunidad de granívoros es selectiva sobre las semillas de anuales, lo que ha sido demostrado por trabajos

experimentales realizados en el desierto de Sonora y Chihuahua, donde se eliminaron diferentes grupos de granívoros y se dio seguimiento a la comunidad de plantas anuales (Brown *et al.*, 1986). En estos trabajos se encontró que tanto la densidad como la composición de las especies de plantas anuales cambiaron significativamente cuando fueron expuestas a diferentes granívoros.

GERMINACIÓN O LA INVASIÓN DE LA SUPERFICIE

La respuesta germinativa de las semillas desempeña un papel preponderante en la persistencia y en la dinámica de las poblaciones de plantas anuales (Went; Bowers; Koller; Guttermann y Beatley, citados por Polis, 1991).

Así, las diferencias en los requerimientos para la germinación de las especies, combinadas con la variación en la cantidad de lluvia año con año y la larga vida del reservorio de semillas ocasionan la coexistencia de muchas especies de plantas anuales, ya que diferentes años favorecerán a distintas especies.

Sin embargo, existen factores ambientales que, al contrario de lo anteriormente dicho, pueden limitar la germinación y el crecimiento de las anuales, sin importar el grupo taxonómico al que pertenezcan; por ejemplo, se sabe que tanto la cantidad de nitrógeno como la humedad limitan la germinación, el crecimiento y la reproducción de las anuales del desierto (Smith, 1997). Pero estos factores pueden ser muy favorables en el suelo bajo los arbustos, comparado con los espacios abiertos.

Los mecanismos que controlan la germinación también tienen que ver con la ruptura de la latencia

de las semillas. Dichos mecanismos de control interno están en función, principalmente, de factores ambientales como humedad y temperatura; de ahí que la combinación de ambos (factores internos y externos) establecería nichos ecológicos y grandes diferencias entre las plantas anuales de verano y las de invierno; y más aún, determinan también las adaptaciones necesarias para que la germinación ocurra únicamente en periodos en que las condiciones de humedad y de temperatura sean adecuadas para sustentar, por lo menos, un nivel mínimo de crecimiento y de reproducción en la planta.

PERSISTENCIA Y COMPETENCIA

La competencia ha sido considerada como el factor preponderante en la estructuración de comunidades naturales, y las plantas anuales no son la excepción.

Los datos al respecto, obtenidos en el desierto de Sonora y Chihuahua, indican que el crecimiento y la supervivencia de las plantas anuales pueden ser correlacionados negativamente con su densidad (Polis, 1991). Por otro lado, las diferencias en fenología y en crecimiento están probablemente determinadas en función del tamaño de la semilla, y tienen también un papel importante en la inhibición de la germinación observada en altas densidades de plántulas (Polis, 1991).

La competencia entre floras estacionales también puede ser común, ya que las plantas anuales de invierno pueden inhibir el surgimiento de las anuales de verano (Bazzaz y Morse, 1991). Las floras estacionales pueden influir una en otra mediante la incorporación de nutrimentos en las semillas, reduciendo los que se encuentran disponibles para la siguiente estación. Por último, aunque no han sido claramente demostradas, es probable que las diferencias en los índices iniciales de crecimiento se traduzcan en mayor habilidad de competencia con otras especies (Polis, 1991).

Otros aspectos estudiados en los trabajos de Goldberg y Fleetwood (1987) son el efecto y la respuesta competitiva de cuatro especies anuales en interacción bajo condiciones controladas de laboratorio, donde se plantea que para explorar la habilidad competitiva es necesario tomar en cuenta dos aspectos: el efecto competitivo (habilidad de un organismo para reducir

En los zacatales es más probable encontrar semillas de especies anuales que de especies perennes

el desempeño de otro) y la respuesta competitiva (tolerancia o habilidad del organismo para desempeñarse relativamente bien en presencia de un competidor). Estas investigadoras encontraron que la amplitud del efecto y de la respuesta competitiva entre especies vecinas fue independiente de la especie analizada (o especie blanco), y que los principales factores que influyen en la competencia son el tamaño y la biomasa de las plantas, particularmente de sus raíces.

No obstante, aunque la competencia en sí misma afecta la estructura y la dinámica de las comunidades de anuales, en la naturaleza observamos que casi nunca actúa sola, ya que también tiene una estrecha relación con la granivoría, factor que determina qué especies y en qué grado compiten en cada ciclo.

Algunos estudios experimentales se han abocado a dilucidar la respuesta de las anuales tanto en excesos como en escasez de recursos, y han encontrado que cada especie tolera grandes variaciones en la disponibilidad de recursos. Existe una gran superposición de los rangos en que pueden vivir las especies, por lo que éstas pueden competir fuertemente en un rango de condiciones dado. La respuesta a un amplio gradiente de variación de determinado recurso no significa que la planta tendría dicha amplitud de respuesta para todos los demás gradientes de recursos. Por último, existe sensibilidad a la competencia, que hace que algunas plantas anuales tengan cambios drásticos en su respuesta a un gradiente ambiental, por la presencia de competidores específicos (Bazzaz y Morse, 1991).

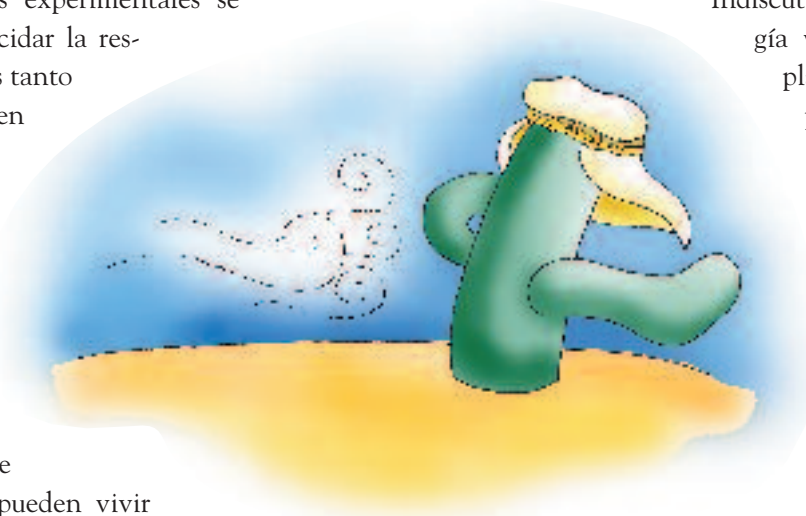
Los patrones de diversidad de las anuales sugieren que el número de taxones en una comunidad está relacionado con la severidad de la competencia entre todas las especies dentro de la comunidad. Así, dentro de comunidades productivas, la diversidad de especies anuales es relativamente baja. Sólo unos cuantos taxo-

La densidad de las plantas anuales en Sonora y Chihuahua afecta su crecimiento y su supervivencia

nes altamente competitivos pueden colonizar exitosamente microhábitats repetidamente perturbados o en estadios sucesionales tempranos; mientras que las comunidades con características de baja productividad tienen, en contraste, una notable diversidad de plantas anuales (Bazzaz y Morse, 1991).

Indiscutiblemente, la fisiología y la anatomía de las plantas desempeñan un papel importante en la competencia de herbáceas, pero ésta parece limitarse al volumen, la longitud y el área de la raíz, como lo señalan Goldberg y Fleetwood (1987). La influencia de la densidad de raíces y de tallos será la que determine la abundancia y la riqueza de especies, y no las diferencias en la habilidad competitiva de cada especie. Así, la habilidad competitiva de las herbáceas parece deberse más a la adaptación a variaciones en las características del suelo y a otras variables ambientales, que a una condición intrínseca de la planta dirigida a la competencia.

Recientemente se han desarrollado modelos matemáticos que predicen, de manera aproximada, la respuesta y la supervivencia de las plantas anuales que se encuentran sometidas a tratamientos de competencia interespecífica; constituyen una herramienta potencialmente poderosa en el trabajo con patrones ecológicos complejos (Guo, Brown y Enquist, 1998). Sin embargo, estos modelos se concentran en la subdivisión



de recursos y resultan incompletos al considerar otros factores ecológicos que pueden afectar la distribución y la abundancia de los organismos, tales como otras interacciones bióticas y factores estocásticos y caóticos, así como las escalas espacial y temporal en que se inserta el sistema bajo estudio.

Las comunidades de plantas anuales en el desierto, dada su naturaleza efímera —que las acota muy claramente en el tiempo— y la clara prevalencia de unos pocos factores bióticos y abióticos como determinantes de su dinámica, constituyen ecosistemas ideales para estudiar, en experimentos de campo y naturales, aspectos importantes, como el papel de las interacciones bióticas en la estructuración de las comunidades, la teoría de la sucesión ecológica y la modelización de sistemas dinámicos complejos, entre otros.

BIBLIOGRAFÍA

- Bartholomew, B. E., L. C. Eaton y P. H. Raven (1973), “*Clarkia rubicunda*: A model of plant evolution in semi-arid regions”, *Evolution*, 27:505-517.
- Bazzaz, F. A., y S. R. Morse (1991), “Annual plants: Potential responses to multiple stresses”, en H. A. Moorey, W. E. Winner y E. J. Pell (comps.), *Response of Plants to Multiple Stresses*, Nueva York, Academic Press, pp. 283-305.
- Bowers, M. A. (1987), “Precipitation and the relative abundances of desert winter annuals: A 6-years study in the northern Mohave desert”, *Journal of Arid Environments*, 12:141-149.
- Brown, J. H., D. W. Davidson, J. C. Munger y R. S. Inouye (1986), “Experimental community ecology: The desert granivore system”, en J. Diamond y T. J. Case (comps.), *Community Ecology*, Nueva York, Harper and Row.
- Freas, K. E., y P. R. Kemp (1983), “Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants”, *Journal of Ecology*, 71:211-217.
- Goldberg, D. E., y L. Fleetwood (1987), “Competitive effect and response in four annual plants”, *Journal of Ecology*, 75:1131-1143.
- Grant, V. (1975), *Genetics of Flowering Plants*, Nueva York, Columbia University Press.
- Guo, Q., J. H. Brown y B. J. Enquist (1998), “Using constraint lines to characterize plant performance”, *Oikos*, 83:237-245.
- Kemp, P. R. (1989), “Seed banks and vegetation processes in deserts”, en M. A. Leck, V. T. Parker y R. L. Simpson (comps.), *Ecology of Soil Seed Bank*, Nueva York, Academic Press, pp. 257-281.
- Polis, G. A. (1991), *The Ecology of Desert Communities*, Tucson, The University of Arizona Press, 456 pp.
- Smith, S. D., R. K. Monson y J. E. Anderson (1997), *Physiological Ecology of North American Desert Plants*, Berlín, Springer-Verlag, pp. 179-189.
- Templeton, A. R., y D. A. Levin (1979), “Evolutionary consequences of seeds pools”, *American Naturalist*, 114:232-249.
- Vidiella, P. E., y J. J. Armesto (1989), “Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the chilean coastal desert in response to experimental irrigation”, *Revista Chilena de Historia Natural*, 62:99-107.
- Vleeshouwers, L. M., H. J. Bouwmeester y C. M. Karsen (1995), “Redefining seed dormancy: An attempt to integrate physiology and ecology”, *Journal of Ecology*, 83:1031-1037.

Sombra P. Rivas Arancibia es licenciada en biología por la UAM-Iztapalapa, donde por su desempeño académico recibió la medalla al mérito universitario. Actualmente cursa el doctorado en ciencias biológicas en la Facultad de Ciencias de la UNAM, misma casa de estudios que le ha otorgado apoyo económico mediante el Programa de Becas Nacionales para Estudios de Posgrado.

José Alejandro Zavala Hurtado realizó estudios de maestría en ecología en la Universidad de Gales, Reino Unido, becado por el Consejo Británico, y el doctorado en ciencias (biología) en la Facultad de Ciencias, UNAM. Actualmente es profesor titular en la UAM-Iztapalapa. Ha realizado diversos estudios y trabajos en ecología de zonas áridas apoyados por el Conacyt.

Carlos Montaña Carubelli obtuvo el doctorado en la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales en la Universidad de Córdoba, Argentina. Realizó estancias posdoctorales en el Centre National de la Recherche Scientifique, en Montpellier, Francia, y en el University College of North Wales, Gran Bretaña. Actualmente es investigador en el Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz.