

DIVERSIDAD DE ESPECIES ARBUSTIVAS EN UNA ZONA SEMIÁRIDA DEL CENTRO DE MÉXICO

DIVERSITY OF SHRUB SPECIES IN A SEMIARID AREA OF CENTRAL MEXICO

Sandra M. Gelviz-Gelvez¹; Numa P. Pavón Hernández

¹Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5, Mineral de la Reforma. C. P. 42184. Pachuca, Hgo. México.

Correo-e: milena1181@hotmail.com Tel. (045) 771802419 (Autora para correspondencia).

RESUMEN

La diversidad alfa (verdadera) y la diversidad beta (recambio y anidamiento) de especies arbustivas se evaluaron en la zona semiárida del estado de Hidalgo, México. El índice de valor de importancia de las especies se relacionó con variables edáficas y elementos climáticos. Se reportan 46 especies arbustivas pertenecientes a 21 familias, entre las que sobresalen Asteraceae y Fabaceae. El mayor número de especies efectivas registradas en un sitio fue de 7.8 y el menor de 1.6. La diversidad beta fue alta (0.9), lo cual se explica principalmente por el recambio de especies entre sitios (0.87) y en menor medida por el anidamiento (0.38). Las variables ambientales que mejor explicaron la distribución de las especies fueron la precipitación, el porcentaje de arena, el pH y el nitrógeno. Los resultados coinciden con lo documentado en otras zonas semiáridas, donde la alta diversidad regional se debe a un alto recambio de especies generado por la heterogeneidad ambiental que se muestra como un mosaico de condiciones, tanto de los elementos climáticos como de las características edáficas.

PALABRAS CLAVE: Arbustos, diversidad verdadera, diversidad beta, matorral xerófilo, suelo.

ABSTRACT

The alpha diversity (true diversity) and beta diversity (turnover and nestedness) of shrub species were evaluated in the semiarid area of Hidalgo, Mexico. The importance value index of species was related to soil variables and climatic factors. We found 46 species from 21 families. Asteraceae and Fabaceae were the most important. The greatest number of effective species recorded was 7.8 and the smaller was 1.6. Beta diversity was high (0.9), mainly due to the turnover component (0.87) and to a lesser extent due to nestedness (0.38). Precipitation, nitrogen, pH and percentage of sand were the most important variables to explain the species distribution. These results agree with those reported in other semiarid areas. High regional diversity is due to a high species turnover generated by environmental heterogeneity that is displayed as a mosaic of conditions, both climatic and soil characteristics.

KEYWORDS: Shrubs, true diversity, beta diversity, xeric scrub, soil.



Recibido: 06 de agosto, 2012

Aceptado: 18 de julio, 2013

doi: 10.5154/r.rchscfa.2012.08.049

<http://www.chapingo.mx/revistas>

INTRODUCCIÓN

Las zonas áridas y semiáridas han sido consideradas por lo general como sitios estresantes, con suelos infértiles, donde la escasez de agua es el factor limitante más importante, cuya disponibilidad es escasa e impredecible. Sin embargo, las zonas semiáridas intertropicales, debido a la variación orográfica, altitudinal, latitudinal y geológica, son altamente heterogéneas en cuanto a la distribución espacio-temporal de la precipitación, la temperatura y las características del suelo (Bhandari & Ficklin, 2009; Pausas & Austin, 2001). Esto ha incrementado la diversidad biológica a consecuencia de un alto reemplazo de especies entre sitios que mantienen condiciones ambientales distintas (Holzapfel, Tielbörger, Parag, Kigel, & Sternberg, 2006; Ylva-Li, Gowda, Martensson, Sandberg, & Fransson, 2010). La heterogeneidad ambiental ha sido el factor más asociado con la diversidad beta, donde la tolerancia de las especies a las diferentes condiciones ambientales establece los diversos patrones de distribución espacial (Balvanera, Lott, Segura, Siebe, & Islas, 2002). Por lo anterior, es importante evaluar la diversidad tanto a escala local (alfa) como regional (beta), considerando el recambio de especies y el anidamiento (Baselga, 2010). El recambio implica la sustitución de especies entre sitios como consecuencia de limitaciones ambientales principalmente, mientras que el anidamiento implica que sitios pobres en especies sean en realidad subconjuntos de sitios con mayor riqueza (Quian, Ricklefs, & White, 2005; Ulrich & Gotelli, 2007). Por otro lado, es importante que las comparaciones entre sitios concuerden con lo intuitivamente esperado, por lo que actualmente se utiliza la diversidad verdadera que expresa la riqueza como el número efectivo de especies (Moreno, Barragán, Pineda, & Pavón, 2011).

Los ambientes semiáridos de México tienen una alta riqueza florística que se estima en alrededor de 6,000 especies, lo que representa aproximadamente 27 % de la flora en el país (Challenger & Soberón, 2008; Sánchez-Colón, Flores-Martínez, Cruz-Leyva, & Velázquez, 2009). Esta alta riqueza podría explicarse en parte por diferencias marcadas en la variación espacial de elementos climáticos, y las propiedades físicoquímicas del suelo tales como la textura, la densidad, la porosidad y la disponibilidad de nutrientes (Perroni-Ventura, Montaña, & García-Oliva, 2006; Ugalde, Granados-Sánchez, & Sánchez-González, 2008). En la zona semiárida del estado de Hidalgo, los arbustos representan la forma de vida dominante; plantas con altura mínima de 1 m y una máxima de 4 m, con ramificaciones a no más de 5 cm del suelo (Montaño-Árias, García-Sánchez, Ochoa-de la Rosa, & Monroy-Ata, 2006). Los arbustos son importantes en estos ecosistemas porque cumplen con diversas funciones: ayudan en el establecimiento de otras especies vegetales actuando como nodrizas, generan islas de fertilidad, levantamiento hidráulico y tienen una alta influencia en los procesos edáficos (Gutiérrez & Squeo, 2004; Montaño-Árias et al., 2006). La dinámica de los ecosistemas semiáridos respecto de los cambios en las propiedades del suelo es lenta (10 a 50 años);

INTRODUCTION

Arid and semi-arid areas have usually been considered as stressful sites with infertile soils, where water scarcity is the most obvious limiting factor or its unpredictable availability. However, the intertropical semiarid areas, due to the orographic, altitudinal, latitudinal and geology variation, are highly heterogeneous in terms of spatial-temporal distribution of precipitation, temperature and soil characteristics (Bhandari & Ficklin, 2009; Pausas & Austin, 2001). This has increased the biological diversity as a result of high species turnover among sites that maintain different environmental conditions (Holzapfel, Tielbörger, Parag, Kigel, & Sternberg, 2006; Ylva-Li, Gowda, Martensson, Sandberg, & Fransson, 2010). Environmental heterogeneity has been the factor most associated with beta diversity where species tolerance to different environmental conditions set the various spatial patterns (Balvanera, Lott, Segura, Siebe, & Islas, 2002). Therefore, it is important to assess the diversity both locally (alpha) and regionally (beta), considering turnover and nestedness (Baselga, 2010). Turnover involves the replacement of species among sites as a result of mainly environmental constraints, while nestedness implies that species-poor sites are actually subsets of sites with greater wealth (Quian, Ricklefs, & White, 2005; Ulrich & Gotelli, 2007). Moreover, it is important that comparisons among sites match the intuitively expected, so now we use true diversity expressing wealth as the effective number of species (Moreno, Barragán, Pineda, & Pavón, 2011).

The semiarid environments of Mexico have high floristic richness estimated at around 6,000 species, representing approximately 27 % of the flora in the country (Challenger & Soberón, 2008; Sánchez-Colón, Flores-Martínez, Cruz-Leyva, & Velázquez, 2009). This high richness could be explained, in part, by marked differences in the spatial variation of climatic factors and soil physicochemical properties such as texture, density, porosity and nutrient availability (Perroni-Ventura, Montaña, & García-Oliva, 2006; Ugalde, Granados-Sánchez, & Sánchez-González, 2008). In the semiarid area of Hidalgo, shrubs represent the dominant life form; plants with minimum height of 1 m and maximum height of 4 m, with ramifications to no more than 5 cm from the soil. (Montaño-Árias, García-Sánchez, Ochoa-de la Rosa, & Monroy-Ata, 2006). Shrubs are important in these ecosystems because they fulfill several functions: assist in the establishment of other plant species acting as nurses, generate fertility islands, hydraulic lift and have a high influence on soil processes (Gutiérrez & Squeo, 2004; Montaño-Árias et al., 2006). The dynamics of semiarid ecosystems with respect of the changes in soil properties is slow (10 to 50 years); however, soil fertility processes are generated under the canopy of some shrubs (Montaño-Árias et al., 2006).

Soil properties and plant diversity in semiarid environments have been evaluated in a few studies (Alvaréz-Yépis, Martínez-Yrizar, Búrquez, & Lindquist, 2008; Balvanera et

sin embargo, debajo del dosel de algunos arbustos se generan procesos de fertilidad del suelo (Montaño-Árias et al., 2006).

Las propiedades del suelo y la diversidad de plantas en ambientes semiáridos se han evaluado en pocos trabajos (Álvarez-Yépis, Martínez-Yrizar, Búrquez, & Lindquist, 2008; Balvanera et al., 2002; Romero-López, León-de la Luz, Pérez-Navarro, & De la Cruz-Agüero, 2006). En este trabajo se analizó la diversidad de especies arbustivas en la zona semiárida del centro de México, en el estado de Hidalgo. El objetivo fue estimar la diversidad alfa y beta de las especies arbustivas dominantes en la zona. Para ello, se evaluaron: 1) los factores ambientales que explican las variaciones en la diversidad alfa, 2) la importancia del recambio de especies en la diversidad total y 3) el porcentaje de la variación en la composición de las especies explicado por la heterogeneidad ambiental.

MATERIALES Y MÉTODOS

En la zona semiárida del sur del estado de Hidalgo, México (19° 50' - 20° 40' N y 98° 35' - 99° 25' O), se seleccionaron 17 sitios de muestreo (Figura 1). La heterogeneidad ambiental de la zona se caracterizó climática y edáficamente usando los valores de precipitación y temperatura disponibles en la página de Internet "WorldClim" (<http://www.worldclim.org>) (Hijmans, Cameron, Parra, Jones, & Jarvis, 2005), y las propiedades físicoquímicas del suelo. Los valores puntuales de precipitación y de temperatura en cada uno de los sitios de muestreo se obtuvieron superponiendo los mapas de cobertura climática y geográfica mediante el programa ArcView 3.2 (Environmental Systems Research Institute [ESRI], 1999).

al., 2002; Romero-López, León-de la Luz, Pérez-Navarro, & De la Cruz-Agüero, 2006). In the present study, we analyzed the diversity of shrub species in the semiarid area of central Mexico, in the state of Hidalgo. The aim was to estimate the alpha and beta diversity of dominant shrub species in the area. For this purpose, we evaluated 1) the environmental factors that explain variations in alpha diversity, 2) the importance of species turnover in total diversity and 3) the percentage of variation in the composition of species explained by environmental heterogeneity.

MATERIALS AND METHODS

In the semiarid area of the southern state of Hidalgo, Mexico (19° 50' - 20° 40' N y 98° 35' - 99° 25' W) 17 sampling sites (Figure 1) were selected. The environmental heterogeneity of the area was climatically and edaphically characterized using precipitation and temperature values available on the website "WorldClim" (<http://www.worldclim.org>) (Hijmans, Cameron, Parra, Jones, & Jarvis, 2005), and physico-chemical properties of the soil. The point values of precipitation and temperature in each of the sampling sites were obtained by superimposing the maps of climatic and geographic coverage using the program ArcView 3.2 (Environmental Systems Research Institute [ESRI], 1999).

At each site, we collected samples composed of soil in the transects used for vegetation sampling (center and ends), at a depth between 0 and 30 cm. Samples were dried and sieved (2 mm mesh) to determine texture (Bouyoucos hydrometer method), pH (potentiometric in KCl and NaF, ratio 1:2.5),

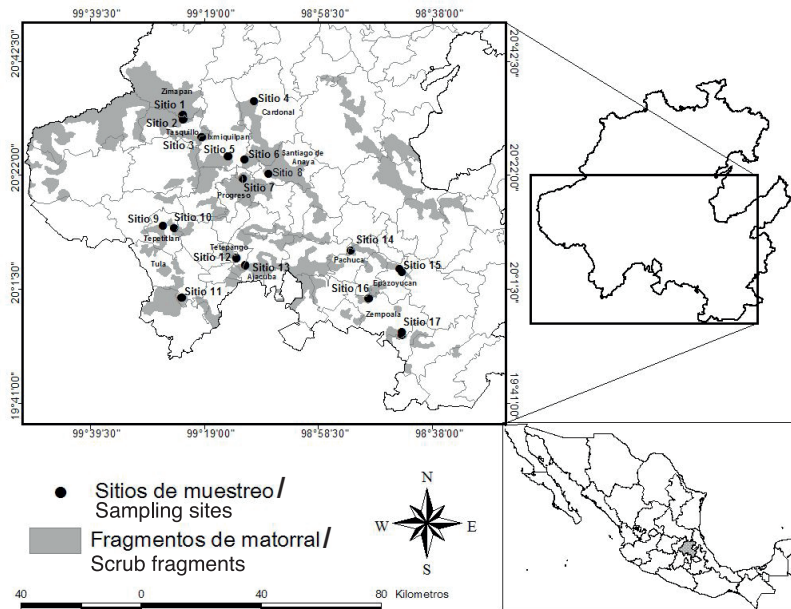


FIGURA 1. Ubicación de los sitios de matorral xerófilo estudiados. Los puntos representan los lugares donde fueron realizados los muestreos de vegetación en el estado de Hidalgo (modificado de CONABIO, 2005).

FIGURE 1. Location of the xerophilous scrub sites studied. Dots represent where vegetation samplings in the state of Hidalgo were conducted (modified by CONABIO, 2005)

En cada sitio se recolectaron muestras compuestas de suelo en los transectos utilizados para el muestreo de la vegetación (del centro y los extremos), a una profundidad entre 0 y 30 cm. Las muestras fueron secadas y tamizadas (malla de 2 mm) para determinar textura (método del hidrómetro de Bauyoucos), pH (potenciométrico en KCl y NaF, relación 1:2.5), materia orgánica (Walkley y Back), nitrógeno total (método calorimétrico), capacidad de campo, densidad (picnómetros), porosidad (relación entre densidad aparente y densidad real), punto de marchitez permanente y humedad aprovechable (Nanzyo, Dahlgren, & Shoji, 1993; Reyes-Jaramillo, 1996; Skopp, 2000).

El muestreo de la vegetación se realizó en los 17 sitios estableciendo dos transectos de 5 x 50 m, divididos en cuadros de 5 x 5 m. Los transectos se ubicaron sobre laderas con aproximadamente 45° de pendiente con orientación este. Los arbustos presentes en cada cuadro fueron registrados y medidos (altura y cobertura). Además, el material vegetal se recolectó para su posterior determinación taxonómica. Los ejemplares se depositaron en el Herbario HGOM de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y en el Herbario MEXU de la Universidad Nacional Autónoma de México.

El índice de valor de importancia (IVI) de las especies de cada sitio se calculó sumando la frecuencia, abundancia y cobertura relativa (Barajas, 2005). La diversidad alfa se estimó mediante el análisis de diversidad verdadera (exponencial de Shannon, *sensu* Jost, 2006). El análisis se realizó con el paquete estadístico PAST (Hammer, Harper, & Ryan, 2001). El índice de Sorenson se determinó como medida de la diversidad beta siguiendo el criterio de Baselga (2010), con el fin de conocer el grado de diferenciación de la diversidad entre sitios. El análisis se hizo en el programa R (R Development Core Team, 2010). La relación entre la diversidad alfa y las variables ambientales se analizó mediante una regresión múltiple entre los valores de diversidad verdadera (variable dependiente) y las variables ambientales (variables independientes) (Cuadro 1). Se comprobó que la diversidad verdadera cumpliera con el supuesto de normalidad (Shapiro-Wilks = 0.911, $P = 0.106$). En el modelo sólo se consideraron los factores significativos ($P < 0.05$).

El papel de la heterogeneidad ambiental en la distribución de las especies se exploró mediante un análisis de correspondencia canónica (ACC) (Álvarez-Yépis et al., 2008; Balvanera et al., 2002; Ter-Braak, 1986). El ACC es una técnica de ordenación donde la composición de especies está directamente relacionada con las variables ambientales (Sánchez-González & López-Mata, 2003). En el ACC, la dirección del máximo cambio de cada variable ambiental está representada por los vectores, y el gradiente ambiental por la extensión del vector en ambas direcciones asumiendo que las especies presentan una respuesta unimodal (Ter-Braak, 1986). El ACC permitió ordenar las especies a través del IVI de cada una de las mismas. La matriz original fue modificada mediante la transformación de "Beals Smoothing" (McCune &

organic matter (Walkley and Back), total nitrogen (colorimetric method), field capacity, density (pycnometers), porosity (ratio between bulk density and true density), wilting point and available moisture (Nanzyo, Dahlgren, & Shoji, 1993; Reyes-Jaramillo, 1996; Skopp, 2000).

The vegetation sampling was conducted in 17 sites, establishing two transects of 5 x 50 m, divided into squares of 5 x 5 m. Transects were located on hillsides with approximately 45° of slope with orientation east. Shrubs present in each square were recorded and measured (height and cover). Furthermore, the plant material was collected for later taxonomic analysis. The specimens were deposited in the Herbarium HGOM of the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo and in the Herbarium MEXU of the Universidad Nacional Autónoma de México.

The importance value index (IVI) of species at each site was calculated by adding the frequency, abundance and relative coverage (Barajas, 2005). Alpha diversity was estimated by analyzing the true diversity (Shannon exponential, *sensu* Jost, 2006). The analysis was performed using the statistical package PAST (Hammer, Harper, & Ryan, 2001). The Sorenson index was determined as a measure of the beta diversity following the criteria of Baselga (2010), in order to determine the degree of differentiation of diversity among sites. The analysis was done using the program R (R Development Core Team, 2010). The relationship between alpha diversity and environmental variables was analyzed using multiple regression between true diversity values (dependent variable) and environmental variables (independent variables) (Table 1). It was found that true diversity fulfill the assumption of normality (Shapiro-Wilks = 0.911, $P = 0.106$). Only the significant factors ($P < 0.05$) were considered in the model.

The role of environmental heterogeneity in the distribution of species was explored using a canonical correspondence analysis (CCA) (Álvarez-Yépis et al., 2008; Balvanera et al., 2002; Ter-Braak, 1986). The ACC is a management technique where the species composition is directly related to the environmental variables (Sánchez-González & López-Mata, 2003). In the CCA, the direction of the maximum change of each environmental variable is represented by vectors, and the environmental gradient by the extension of the vector in both directions assuming that species have a unimodal response (Ter-Braak, 1986). The CCA allowed to sort the species through the IVI of each of them. The original matrix was modified by transforming "Beals Smoothing" (McCune & Mefford, 1995) due to the excess of zeros. A CCA was conducted considering all environmental variables (Table 1); however, several overlapped given the collinearity among them. Therefore, another CCA was conducted with environmental variables which showed no correlation with each other; total nitrogen, pH, precipitation and sand percentage. The results of CCA were plotted in a diagram "bi-plot" showing the environmental variables; reflect of the correlation of canonical axes and their contribution to

Mefford, 1995) debido al exceso de ceros. Se hizo un ACC considerando todas las variables ambientales (Cuadro 1); sin embargo, varias se sobreponían dada la colinealidad entre éstas. Por tanto, se realizó otro ACC con las variables ambientales que mostraron no estar correlacionadas entre sí: nitrógeno total, pH, precipitación y porcentaje de arena. Los resultados del ACC se graficaron en un diagrama “bi-plot” que mostró las variables ambientales, reflejo de la correlación de los ejes canónicos y su contribución a la varianza total observada. La significancia de los ejes canónicos se determinó con una prueba de permutaciones de Monte Carlo con el paquete estadístico PC-Ord 5 (McCune & Mefford, 1995).

the total variance observed. The significance of the canonical axes was determined with a permutation test of Monte Carlo using the statistical package PC-Ord 5 (McCune & Mefford, 1995).

RESULTS AND DISCUSSION

The presence of 70 shrub species has been reported in the xerophilous scrubs of Hidalgo (Villavicencio-Nieto, Pérez-Escandón, & Ramirez-Aguirre, 1998). A total of 46 species of 41 genera and 21 families were recorded in the present study. Asteraceae and Fabaceae were the most important families, both with ten genera (Table 2). Although the samples were

CUADRO 1. Valores promedio de las variables climáticas y de las propiedades físico-químicas del suelo de los sitios de matorral xerófilo seleccionados en Hidalgo, México.

TABLE 1. Average values of climate variables and physico-chemical properties of soil of xerophilous scrub sites selected in Hidalgo, Mexico.

Sitio/ Site	T (°C)	P (mm)	pH	M.O./ O.M. (%)	Dreal (g·cm ⁻³)	Dap (g·cm ⁻³)	Poros. (%)	N (%)	Arena/ Sand (%)	Arcilla/ Clay (%)	Limo/ Silt (%)	CC (%)	PMP (%)	H_apro (cm)
1	19.1	428	7.51	3.92	2.45	1.08	56.02	0.06	71	5	24	9.21	5.48	3.73
2	18.9	429	7.59	2.70	2.34	1.03	55.74	0	56	2	42	11.84	7.05	4.79
3	18.0	409	7.08	3.26	2.50	1.27	49.30	0.23	64	3	33	10.22	6.08	4.14
4	16.0	587	7.2	10.66	2.27	0.99	56.74	0.15	44	4	52	15.54	9.24	6.29
5	17.2	419	7.64	5.81	2.28	0.93	59.02	0.60	52	10	38	15.71	9.35	6.36
6	17.0	435	7.63	4.93	2.48	1.02	58.34	0.81	56	5	39	12.92	7.69	5.23
7	16.5	451	7.68	5.54	2.18	0.93	56.96	1.07	52	6	42	14.27	8.49	5.78
8	16.7	455	7.43	4.81	2.24	0.91	59.03	0.10	48	5	47	14.91	8.87	6.03
9	16.7	635	6.15	6.18	2.31	0.83	63.91	0.44	44	2	54	14.82	8.81	6.00
10	16.5	616	6.01	8.66	2.02	0.79	60.91	0.37	43	7	50	16.86	10.03	6.83
11	16.5	598	6.79	6.83	2.38	0.96	59.53	0.07	49	5	46	14.66	8.72	5.93
12	16.1	592	6.29	11.04	1.53	0.68	48.89	0.09	32	5	63	18.87	11.20	7.64
13	15.9	615	5.63	3.77	2.25	0.84	62.53	0.39	42	20	38	21.79	12.96	8.82
14	14.3	564	7.27	5.13	2.21	0.92	58.13	0.13	44	2	54	14.82	8.81	6.00
15	13.3	634	6.10	6.31	2.43	0.89	62.86	0	41	15	44	20.24	12.04	8.19
16	14.4	543	5.79	9.14	2.14	0.81	62.07	0.06	40	13	47	19.77	11.76	8.00
17	13.9	549	6.74	4.09	2.06	0.90	56.16	0	45	7	48	16.37	9.74	6.63

T = Temperatura media anual, P = Precipitación media anual, M. O. = Materia orgánica, Dreal = Densidad real, Dap= Densidad aparente, Poros. = Porosidad, N = Nitrógeno total, CC = Capacidad de campo, PMP= Punto de marchitez permanente, H_apro = Humedad aprovechable.

T = Average annual temperature, P = annual average precipitation, M. O. = Organic Matter, Dreal = True density, Dap= Bulk density, Poros. = Porosity, N = Total nitrogen, CC = Field capacity, PWP= Permanent wilting point, H_apro = Available moisture.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En los matorrales xerófilos de Hidalgo se ha reportado la presencia de 70 especies arbustivas (Villavicencio-Nieto, Pérez-Escandón, & Ramirez-Aguirre, 1998). En este trabajo se registraron 46 especies de 41 géneros y 21 familias. Las familias mejor representadas fueron Asteraceae y Fabaceae, ambas con diez géneros (Cuadro 2). A pesar de que los muestreos se realizaron considerando una sola orientación de ladera (Este), se obtuvo 65 % de las especies arbustivas reportadas para Hidalgo.

El sitio 10 fue el de mayor riqueza, con 15 especies, mientras que los sitios 3 y 4 sólo tuvieron cuatro especies (Cuadro 2). Sin embargo, al incluir las abundancias (a través del índice de diversidad verdadera), la mayor cantidad de especies efectivas se obtuvo en el sitio 11 con 7.8, en el 1 con 7.6, y en el 10 y el 16 con 6.2 (Cuadro 2). Las diferencias entre la riqueza y el número de especies efectivas ocurren por la variación en las abundancias de las especies y la equidad de cada sitio (Jost, 2006; Moreno et al., 2011). El análisis de regresión múltiple mostró que el pH fue el único factor ambiental que explicó significativamente la variación de la diversidad alfa entre sitios ($t = 2.506$ $P = 0.024$). El suelo de zonas áridas y semiáridas por lo regular es alcalino con valores mayores de 7.3, lo que implica relaciones particulares con las propiedades químicas del suelo y a su vez con las plantas adaptadas a ellas (Knight, 1991; Laity, 2008). El pH de los sitios de estudio varió entre 5.6 y 7.7 (Cuadro 1), siendo más diversos los sitios con valores mayores. La relación entre la diversidad de plantas y el pH ha sido explorada ampliamente. En general, se ha sugerido una correlación positiva siempre y cuando las especies tengan una historia evolutiva común en suelos de pH alto (Pärtel, 2002), lo que podría ser el caso de este trabajo. Para el Valle del Mezquital se reportaron valores de pH entre 7.2 y 7.3 (Montaño-Árias et al., 2006) y para el semidesierto de Tehuacán-Cuicatlán de 7.3 a 8.4 (Pavón, Hernández-Trejo, & Rico-Gray, 2000), mientras que en este estudio encontramos sitios con pH ligeramente ácidos de 5.8. Desconocemos si esto es una condición natural de los sitios o es derivado de actividades humanas; por ello es necesario realizar estudios para una evaluación apropiada.

En zonas áridas y semiáridas se ha considerado una relación positiva entre la precipitación y la diversidad (Aronson & Shmida, 1992; Nuñez-Olivera, Martínez-Abaigar, Escudero, & García-Novo, 1995); sin embargo, en este estudio la relación no fue significativa. Los sitios donde más llueve fueron también los de menor pH y menor temperatura, por lo que a nivel local la diversidad podría estar determinada por la interacción entre factores. Además, se deben considerar los procesos históricos como la fragmentación (Aguiar & Sala, 1999) y las interacciones bióticas que generan los procesos de coexistencia entre especies (Chesson et al., 2004).

performed considering a single slope orientation (east), we obtained 65 % of the shrub species reported for Hidalgo.

Site 10 had the highest richness, with 15 species, while sites 3 and 4 had only four species (Table 2). However, by including the abundances (through the true diversity index), the highest amount of effective species was obtained at site 11 with 7.8, site 1 had 7.6, and site 10 and 16 had 6.2 (Table 2). The differences between richness and the number of effective species occur by variation in the abundances of species and equity of each site (Jost, 2006; Moreno et al., 2011). Multiple regression analysis showed that pH was the only environmental factor that significantly explained the variation of alpha diversity among sites ($t = 2.506$ $P = 0.024$). The soil in arid and semiarid areas usually is alkaline with values greater than 7.3, which implies particular relationships with soil chemical properties and with plants adapted to them (Knight, 1991; Laity, 2008). The pH of the study sites had a range between 5.6 and 7.7 (Table 1), sites with higher values were more diverse. The relationship between the diversity of plants and pH has been explored extensively. In general, a positive correlation has been suggested as long as the species have a common evolutionary history in soils with high pH (Pärtel, 2002), which could be the case for this work. Valle del Mezquital reported pH values between 7.2 and 7.3 (Montaño-Árias et al., 2006) and the semi-desert of Tehuacán -Cuicatlán reported pH values from 7.3 to 8.4 (Pavón, Hernández-Trejo, & Rico-Gray, 2000), while in this study we found sites slightly acidic pH of 5.8. We do not know if this is a natural condition of the sites or is derived from human activities; therefore studies are needed for a proper evaluation.

A positive relationship between precipitation and diversity has been considered in arid and semiarid areas (Aronson & Shmida, 1992; Nuñez-Olivera, Martínez-Abaigar, Escudero, & García-Novo, 1995); however, the relationship was not significant in this study. Sites with higher precipitation had also lower pH and lower temperature, so at local level the diversity could be determined by the interaction among factors. In addition, one must consider the historical processes such as fragmentation (Aguiar & Sala, 1999) and biotic interactions generating species coexistence processes (Chesson et al., 2004).

Total beta diversity of the area was 0.9. This value was due to the high turnover among sites (0.87). From all possible combinations between pairs of sites (136 combinations), 67 % had turnover values greater than 0.7; by contrast, nestedness was in all cases less than 0.38 (Table 3). These results support the hypothesis that species turnover in semiarid areas is the most important component of total beta diversity. The high turnover value may reflect the environmental heterogeneity of the semiarid area studied, where xerophilous scrub fragments are characterized by specific conditions of soil (Aguiar & Sala, 1999; Montaño-

CUADRO 2. Índice de valor de importancia promedio, por intervalo de precipitación, de las especies arbustivas dominantes por sitio de la zona semiárida de Hidalgo, México. La localización de los sitios se muestra en la Figura 1.

TABLE 2. Average importance value index, per precipitation interval, of the dominant shrub species per site of the semiarid area of Hidalgo, Mexico. The location of the sites is shown in Figure 1.

Familia / Family	Especie / Species	Sitios de muestreo / Sampling sites																							
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17							
Amarantaceae	1 <i>Iresine glaudis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.8	0	0	0							
Asteraceae	2 <i>Iresine schaffneri</i> S. Watson.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10.4	12.9	0	0							
	3 <i>Aster moranensis</i> Kunth.	0	4.15	0	0	2.85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	43.3							
	4 <i>Ageratina espinosarum</i> (A. Gray) R. M. King & H. Rob.	0	0	0	107	0	0	0	17.5	0	23.4	0	0	0	0	0	0	16.9							
	5 <i>Baccharis sordescens</i> DC.	0	0	0	0	0	0	0	4.6	3.5	0	0	0	0	0	1.4	0	0							
	6 <i>Flourensia resinosa</i> (Brandege) S. F. Blake.	65.8	63.4	55.6	55.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.6	0	0							
	7 <i>Gymnosperma glutinosa</i> Less.	0	0	10.1	0	0	0	0	15.9	122	0	0	0	0	0	0	0	0							
	8 <i>Montanoa tomentosa</i> Cerv.	0	0	0	0	0	0	0	43.6	25.4	75.2	0	0	2.8	0	0	24.9	0							
	9 <i>Parthenium incanum</i> Kunth.	5.4	63.1	42.7	0	2.05	0	2.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
	10 <i>Perymenium bupththalmoides</i> DC.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
	11 <i>Trixis mexicana</i> Moc. Ex Lex.	0	0	0	0	21.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
Burseraceae	12 <i>Zaluzania augusta</i> (Lag.) Sch.Bip.	0	29.8	5.9	0	0	0	2.7	0	13.5	93.1	50.1	49.2	0	27.3	40.9	2.06	0							
Euphorbiaceae	13 <i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	0	0	0	10.3	26.6	16.6	0	0	0	0	25.9	0	0	9.7	23.8	0	0							
	14 <i>Croton suaveolens</i> Torr.	0	0	0	0	4.0	31.9	0	0	0	0	0	0	0	0	1.4	0	0							
Fabaceae	15 <i>Croton ciliatoglandulifer</i> Ort.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.5	0	0	0							
	16 <i>Acacia farnesiana</i> Wall.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19.9	0	0	0	0							
	17 <i>Acacia schaffneri</i> (S. Watson) F. J. Herm.	0	0	0	0	0	0	0	18.2	0	0	0	8.68	0	4.2	0	0	0							
	18 <i>Brongniartia intermedia</i> Moric. Ex ser.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6.9	0	0	0	0	0	0							
	19 <i>Chaesalpinia hintonii</i>	0	0	0	0	0	0	6.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
	20 <i>Dalea bicolor</i> Humb. & Bonpl. Ex Willd.	0	0	2.0	0	0	0	86.3	39.2	18.2	0	4.4	0	0	3.7	0	23.9	0							
	21 <i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	101	116	70.9	9.82	0	24.8							
	22 <i>Eysenhardtia parviflora</i> Brandege	0	0	0	0	0	4.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
	23 <i>Havardia elachistophylla</i> (A. Gray ex s. Watson) L. Rico.	0	0	0	0	0	3.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
	24 <i>Mimosa</i> sp.	0	0	2.2	0	2.0	38.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22.5							

25	<i>Mimosa pringlei</i> S. Watson.	0	0	8.1	0	0	15.5	0	0	0	16.1	3.02	0	9.3	55.9	24.8	9.0
Fouquieriaceae	<i>Fouquieria splendens</i> Engelm.	9.7	0	0	2.0	41.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Labiatae	<i>Salvia keertii</i> Benth.	0	0	0	0	0	24.8	0	0	68.1	0	0	0	0	0	6.28	0
Malvaceae	<i>Sphaeralcea angustifolia</i> (Cav.) G. Don.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10.6
Myrtaceae	<i>Myrtus ehrenbergii</i> O. Berg	17.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oleaceae	<i>Forestiera durangensis</i> Standl.	0	9.3	0	0	0	0	0	0	0	0	2.5	0	0	0	0	25.3
Rhamnaceae	<i>Condalia hookeri</i> var. <i>Edwardsiana</i> (Cory) M. C. Johnst.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10.9	0	1.4	0	0
	<i>Condalia mexicana</i> Schltld.	0	5.19	11.4	0	12.2	15.6	0	0	0	0	0	0	0	41.1	0	0
	<i>Condalia obtusifolia</i> (Hook. Ex torr. & A. Gray) Trel.	14.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Willd.) Ex Roem. & Schult.) Zucc.	2.7	0	14.1	0	38.8	41.9	0	0	11.7	20.9	34.1	0	55.2	0	0	0
Rosaceae	<i>Amelanchier denticulada</i> (Kunth) K. Koch	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7.8	0	5.6
Rubiaceae	<i>Bouvardia longiflora</i> (Cav.) Kunth	0	0	0	0	0	54.3	5.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schltld.	0	0	0	0	0	0	0	0	4.2	0	0	0	0	0	0	0
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	0	0	0	0	0	0	34.2	0	0	0	0	51.8	0	1.5	0	0
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11.6	0	5.3
Scrophulariaceae	<i>Leucophyllum ambiguum</i> Bonpl.	0	0	4.7	0	0	3.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Solanaceae	<i>Lycium carolinianum</i> Walter	3.9	45.1	0	0	0	0	16.1	0	6.8	0	0	0	0	0	0	0
Ulmaceae	<i>Celtis pallida</i> Torr.	0	0	0	0	3.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Verbenaceae	<i>Celtis</i> sp.	0	0	0	8.4	9.4	0	0	0	0	0	0	0	0	5.2	0	0
	<i>Lantana camara</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9.7	1.8	0	0
	<i>Lippia</i> sp.	0	0	0	0	72.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Lippia graveolens</i> Kunth	0	0	0	0	2.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Riqueza de especies		12	12	4	4	10	8	8	7	10	15	10	7	5	6	7	9
Diversidad verdadera (D = exp (H'))		7.6	5.3	1.9	2.2	4.2	3.5	4.1	1.6	4.1	6.2	7.8	2.7	2.2	3.7	2.9	6.2

La diversidad beta total de la zona fue de 0.9. Este valor fue consecuencia del alto recambio entre sitios (0.87). De todas las combinaciones posibles entre pares de sitios (136 combinaciones), el 67 % tuvieron valores de recambio mayores de 0.7; por el contrario, el anidamiento fue en todos los casos inferior de 0.38 (Cuadro 3). Estos resultados apoyan la hipótesis de que el recambio de especies en zonas semiáridas es el componente más importante de la diversidad beta total. El alto valor de recambio puede ser reflejo de la heterogeneidad ambiental de la zona semiárida estudiada, donde los fragmentos de matorral xerófilo son caracterizados por condiciones particulares de suelo (Aguiar & Sala, 1999; Montaña-Árias et al., 2006). Además, se deben considerar otros factores como la separación entre sitios y el grado de perturbación, tal como ocurre en otras regiones semiáridas del país (Arriaga, 2009; Montaña-Árias et al., 2006). Por otra parte, el bajo valor de anidamiento indicó que la distribución de las especies no es uniforme, ya que éste disminuye a medida que la heterogeneidad aumenta (Wright & Reeves, 1992).

Árias et al., 2006). In addition, one must consider other factors such as the distance between sites and the degree of disturbance, as in other semiarid regions of the country (Arriaga, 2009; Montaña-Árias et al., 2006). Moreover, the low value of nestedness showed that the species distribution is not uniform, since it decreases as the heterogeneity increases (Wright & Reeves, 1992).

El ACC mostró la distribución de las especies y los sitios con respecto a los vectores que representan las variables

CCA showed the distribution of species and the sites with respect to the vectors representing the environmental variables (Figure 2). The first three canonical axes account for 29.4, 7.3 and 6.2 % of the total variance in the distribution of species. According to the Monte Carlo test, only canonical axes 1 and 3 were significant (1 = 0.229, $P = 0.01$; 3 = 0.048, $P = 0.01$). Therefore, only these axes were used to create the ordination diagram. Moreover, the difference of the variance explained between axes 2 and 3 was very small. The Pearson correlation coefficient between species-environment was 0.93 and 0.70 for axes 1 and 3, respectively. The pH ($r = 0.79$) and precipitation ($r = -0.79$) had the highest correlation coefficients with axis 1, and the percentage of sandy soil ($r = 0.22$) and total nitrogen ($r = 0.49$) with

CUADRO 3. Análisis de diversidad beta; valores del anidamiento (por encima de la diagonal) y del recambio (por debajo de la diagonal) de las combinaciones entre sitios de matorral xerófilo en Hidalgo, México. Los valores cercanos a 1 corresponden al mayor recambio o anidamiento entre cada uno de los sitios.

TABLE 3. Analysis of beta diversity, nestedness values (above the diagonal) and turnover (below the diagonal) of the combinations among sites of xerophilous scrub in Hidalgo, Mexico. Values close to 1 correspond to the greater turnover or nestedness among each site.

		Anidamiento / Nestedness																
Sitios		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Recambio / Turnover	1		0	0.25	0.13	0.05	0.05	0.08	0.08	0.03	0.02	0.03	0.11	0	0.06	0.04	0	0
	2	0.50		0.38	0.13	0.03	0.08	0.05	0.11	0.02	0.02	0.01	0.08	0	0	0.04	0	0
	3	0.50	0.25		0	0	0.08	0.08	0	0.11	0.29	0.21	0.07	0	0	0	0.10	0
	4	0.75	0.75	0.75		0.21	0.08	0.17	0.07	0.11	0.14	0.11	0.14	0.03	0.1	0.07	0.29	0.14
	5	0.50	0.70	1	0.5		0.06	0.06	0.08	0	0.06	0	0.08	0	0.13	0.10	0.02	0.08
	6	0.75	0.63	0.75	0.75	0.50		0	0.04	0	0.04	0.03	0.02	0	0.02	0.04	0.01	0.02
	7	0.63	0.75	0.75	0.50	0.50	0.88		0.01	0.06	0.15	0.01	0.03	0	0.07	0.02	0.02	0.02
	8	0.71	0.57	1	0.75	0.57	0.43	0.86		0.03	0	0.03	0	0	0	0	0	0
	9	0.70	0.80	0.75	0.75	0.70	1	0.50	0.86		0.14	0	0.10	0.07	0.08	0.03	0.01	0.03
	10	0.83	0.83	0.50	0.75	0.70	0.88	0.50	1	0.30		0.06	0.21	0.30	0.21	0.10	0.08	0.16
	11	0.70	0.90	0.50	0.75	0.80	0.75	0.88	0.86	0.70	0.70		0.10	0.07	0.04	0	0.01	0
	12	0.57	0.71	0.75	0.50	0.57	0.71	0.57	0.86	0.43	0.43	0.43		0.03	0.03	0	0.04	0
	13	1	1	1	0.75	1	1	1	1	0.80	0.40	0.80	0.80		0.02	0	0.06	0.03
	14	0.83	1	1	0.50	0.50	0.83	0.50	1	0.67	0.50	0.83	0.67	0.80		0.03	0.10	0.04
	15	0.86	0.86	1	0.75	0.43	0.43	0.71	0.71	0.86	0.71	1	0.86	1	0.67		0.05	0
	16	1	1	0.75	0.25	0.67	0.88	0.63	1	0.78	0.67	0.78	0.71	0.80	0.50	0.57		0.09
	17	1	1	1	0.50	0.57	0.71	0.71	0.86	0.86	0.57	1	0.86	0.80	0.50	0.57	0.29	

ambientales (Figura 2). Los tres primeros ejes canónicos explican el 29.4, 7.3 y 6.2 % de la varianza total en la distribución de especies. De acuerdo con la prueba de Monte Carlo, sólo los ejes canónicos 1 y 3 fueron significativos ($1 = 0.229, P = 0.01; 3 = 0.048, P = 0.01$). Por lo anterior, sólo se utilizaron dichos ejes para generar el diagrama de ordenación. Además, la diferencia de la varianza explicada entre los ejes 2 y 3 fue muy pequeña. El coeficiente de correlación de Pearson entre especies-ambiente fue de 0.93 y 0.70 para el eje 1 y 3, respectivamente. El pH ($r = 0.79$) y la precipitación ($r = -0.79$) tuvieron los coeficientes de correlación más altos con el eje 1, y el porcentaje de arena del suelo ($r = 0.22$) y el nitrógeno total ($r = 0.49$) con el eje 3. La interacción entre las características del suelo y la distribución de los arbustos tuvo un comportamiento similar al encontrado en trabajos previos. En el matorral tamaulipeco, en el noreste de México (Reid, Stafford-Smith, Beyer-Münzel, & Marroquín, 1990), y en dos zonas del occidente de Egipto (Monier & El-Ghani, 2000) se encontró que el clima, el suelo y la topografía son los factores responsables de la distribución de las especies. Lo anterior puede deberse a que las especies se asocian a condiciones específicas de hábitats, limitando su distribución (Balleza & Villaseñor, 2011).

En el presente estudio, de los cuatro factores considerados (nitrógeno total, pH, precipitación y porcentaje de arena), el nitrógeno total tuvo la menor intensidad (determinado

axis 3. The interaction between soil characteristics and distribution of shrubs had a similar pattern to that found in previous work. The Tamaulipan Thornscrub, northeastern Mexico (Reid, Stafford-Smith, Beyer-Münzel, & Marroquín, 1990), and two areas of western Egypt (Monier & El-Ghani, 2000) showed that climate, soil and topography are the factors responsible for the distribution of species. This may be because species are specialized to specific habitat conditions, limiting their distribution (Balleza & Villaseñor, 2011).

In the present study, of the four factors considered (total nitrogen, pH, precipitation and percentage of sand), total nitrogen had the lowest intensity (determined by the vector length). This nutrient has generally been considered the most important in the presence of species in semiarid (Celaya-Michel & Castellanos-Villegas, 2011; Hooper & Johnson, 1999); however, a high variation of the element concentration ranging from poor to fertile sites has been documented (Montaño-Arias et al., 2006; Perroni-Ventura et al., 2006). Although the concentration of nitrogen in the sites studied was low, we found some species associated with sites with the highest concentration of the element, as *Zaluzania augusta* (Lag.) Sch. Bip and *Montanoa tomentosa* Cerv. Furthermore, pH and precipitation had a high correlation with axis 3, showing clear environmental gradients. The precipitation in arid and semiarid areas is one of the most important factors explaining biotic processes, including the distribution of species (Noy-Meir, 1985). This is confirmed in our work, since

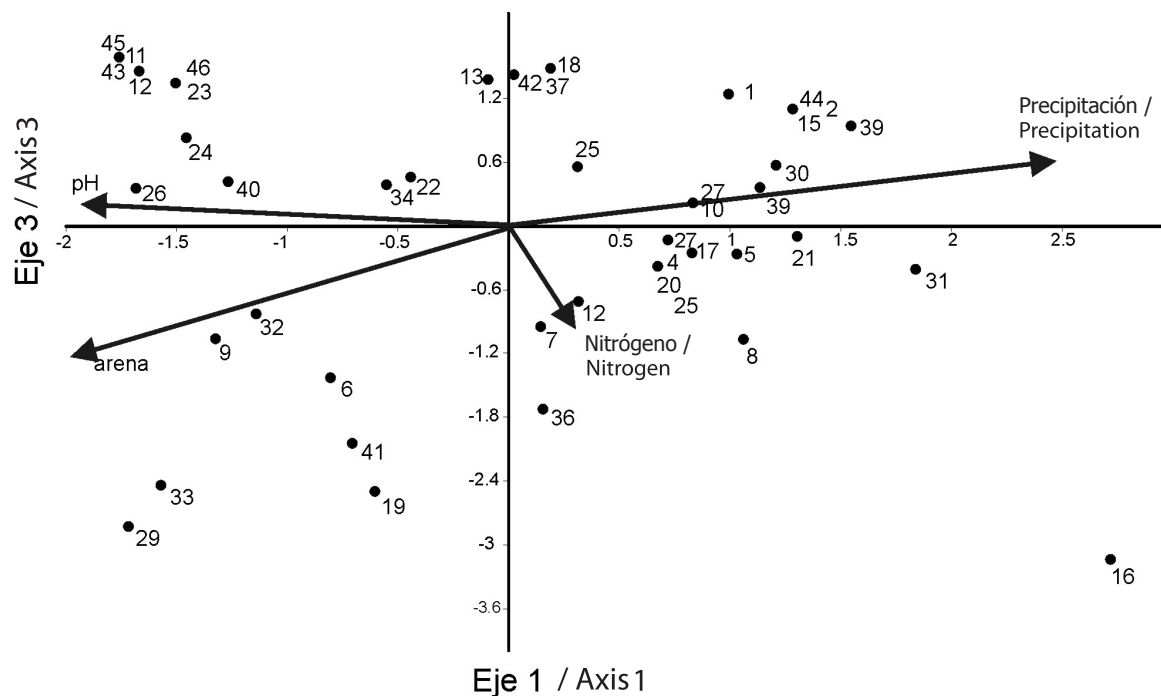


FIGURA 2. Análisis de correspondencia canónica relacionando las variables ambientales y el índice de valor de importancia de cada especie arbustiva. Los números representan cada una de las especies enumeradas en el Cuadro 2. Los vectores muestran la dirección del gradiente.

FIGURE 2. Canonical correspondence analysis relating the environmental variables and the importance value index of each shrub species. The numbers represent each of the species listed in Table 2. The vectors show the direction of the gradient.

por la longitud del vector). Este nutriente, en general, se ha considerado el más importante en la presencia de especies en zonas semiáridas (Celaya-Michel & Castellanos-Villegas, 2011; Hooper & Johnson, 1999); sin embargo, en estas zonas se ha documentado una alta variación de la concentración del elemento que va desde sitios pobres hasta fértiles (Montaño-Árias et al., 2006; Perroni-Ventura et al., 2006). Aunque la concentración de nitrógeno en los sitios estudiados fue baja, se encontraron algunas especies asociadas a sitios con mayor concentración del elemento, como *Zaluzania augusta* (Lag.) Sch. Bip y *Montanoa tomentosa* Cerv. Por otro lado, el pH y la precipitación tuvieron una alta correlación con el eje 3, mostrando claros gradientes ambientales. La precipitación en zonas áridas y semiáridas es uno de los factores más importantes que explican los procesos bióticos, entre ellos la distribución de las especies (Noy-Meir, 1985). Esto se reafirma en nuestro trabajo, ya que las especies se distribuyen claramente en el gradiente de precipitación (Figura 2). La especie *Condalia hookeri* var. *Edwardsiana* (Cory) M. C. Johnst se encontró en los sitios con mayor precipitación, mientras que *Fouquieria splendens* Engelm en los sitios más secos.

La textura es una propiedad del suelo correlacionada con otras propiedades tanto físicas como químicas. Así, el porcentaje de arena está relacionado con el punto de marchitamiento permanente, el contenido de materia orgánica, la porosidad, la capacidad de campo y la humedad aprovechable. Por lo anterior, el porcentaje de arena se considera un buen indicador de la tolerancia de las especies a tales factores. Los arbustos *Parthenium incanum* Kunth y *Condalia mexicana* Schltld están relacionados con suelos de sitios con alto porcentaje de arena, mientras que *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq con los de menor porcentaje, siendo arcillosos. Algunas especies como *Zaluzania augusta* (Lag.) Sch. Bip y *Karwinskia humboldtiana* (willd. Ex Roem. & Schult.) Zucc se registraron en varios sitios, lo cual podría ser consecuencia de una mayor amplitud en la tolerancia a la variación ambiental tanto edáfica como climática, que les permite ser parte de una mayor cantidad de comunidades locales (Leibold & Geddes, 2005; Silvertown, 2004; Tokeshi, 1999). Esto también se ha señalado para las especies de *Acacia* distribuidas en Turkana, Kenia, donde la amplia distribución se explica por la forma en que usan y comparten los recursos o cómo toleran las condiciones ambientales en una zona con alta heterogeneidad en la precipitación media anual, el suelo y el relieve (Patten & Ellis, 1995).

CONCLUSIONES

El recambio de especies es el factor principal que origina una alta diversidad de arbustos como consecuencia de la heterogeneidad ambiental de la zona semiárida estudiada. La variación en las características del suelo aunada a las diferencias en precipitación originan condiciones particulares para el establecimiento de las especies arbustivas. La heterogeneidad de la zona estuvo explicada principalmente por

species are clearly distributed in the precipitation gradient (Figure 2). The species *Condalia hookeri* var. *Edwardsiana* (Cory) M. C. Johnst was found in sites with higher precipitation, while *Fouquieria splendens* Engelm in the driest places.

The texture is a soil property correlated with other physical and chemical properties. Thus, the sand percentage is related to the permanent wilting point, the organic matter content, porosity, field capacity and available moisture. Therefore, the percentage of sand is considered a good indicator of species tolerance to such factors. *Parthenium incanum* Kunth and *Condalia mexicana* Schltld shrubs are related to site soils with high percentage of sand, while *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq was recorded in sites with the lowest sand percentage, being clay soil. Some species such as *Zaluzania augusta* (Lag.) Sch. Bip and *Karwinskia humboldtiana* (willd. Ex Roem. & Schult.) Zucc were recorded at several sites, which could be due to a greater range in tolerance to environmental variation both soil and climate, allowing them to be part of a larger amount of local communities (Leibold & Geddes, 2005; Silvertown, 2004; Tokeshi, 1999). This has also been reported for *Acacia* species distributed in Turkana, Kenya, where the wide distribution is due to the way they use and share the resources or how they tolerate the environmental conditions in an area with high heterogeneity in average annual precipitation, soil and relief (Patten & Ellis, 1995).

CONCLUSIONS

Turnover is the main factor that causes a high diversity of shrubs as a result of environmental heterogeneity of the semi-arid area studied. The variation in soil characteristics coupled with differences in precipitation provoke particular conditions for the establishment of shrub species. The heterogeneity of the area was mainly due to the pH, total nitrogen and soil sand percentage and distribution of precipitation.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Felipe Barragán T. y Claudia Ballesteros for the comments on the manuscript. The author also thank Ernesto Lezama D., Pilar Sainos P., Cristian Omar A. and Enrique Cruz C. for their assistance in the field. To Gerardo Salazar, Verónica Juárez, Rafael Torres Colín, Manuel Ledesma y Miguel Ángel Villavicencio for their assistance in taxonomic determination. We thank the National Council of Science and Technology (CONACYT) for the doctoral scholarship (scholarship 228655) and the project FOMIX-CONACYT-98122 for funding to conduct the study.

End of English Version

el pH, el nitrógeno total y el porcentaje de arena del suelo, y por la distribución de la precipitación.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Felipe Barragán T. y Claudia Ballesteros por sus comentarios al manuscrito; a Ernesto Lezama D., Pilar Saínos P., Cristian Omar A. y Enrique Cruz C. por su ayuda en campo; a Gerardo Salazar, Verónica Juárez, Rafael Torres Colín, Manuel Ledesma y Miguel Ángel Villavicencio por su ayuda en la determinación taxonómica. Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca doctoral (becario 228655) y al proyecto FOMIX-CONACYT-98122 por el financiamiento para realizar el estudio.

REFERENCIAS

- Aguiar, M. R., & Sala, O. E. (1999). Patch structure, dynamic and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 273–277. Obtenido de <http://en.agro.uba.ar/users/sala/pdfs/081-reprint.pdf>
- Álvarez-Yépis, J. C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., & Lindquist, C. (2008). Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forest in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 256, 355–366.
- Aronson, J., & Shmida, A. (1992). Plant diversity along a Mediterranean-desert gradient and its correlation with interannual rainfall fluctuations. *Journal of Arid Environments*, 23, 235–247. Obtenido de <http://bio.huji.ac.il/upload/E083-C%20%20Plant%20species%20diversity%20along%20a%20Mediterranean.pdf>
- Arriaga, L. (2009). Implicaciones del cambio de uso de suelo en la biodiversidad de los matorrales xerófilos: Un enfoque multiescalar. *Investigación Ambiental*, 1, 6–16.
- Balleza, J., & Villaseñor, J. L. (2011). Contribución del estado de Zacatecas (México) a la conservación de la riqueza florística del desierto Chihuahuense. *Acta Botánica Mexicana*, 94, 61–89. Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57415694003>
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C., & Islas, A. (2002). Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, 13, 145–158. doi: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02034.x
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x
- Barajas, G. C. I. (2005). Evaluación de la diversidad de la flora en el campus Juriquilla de la UNAM. *Evaluación de la Biodiversidad*, 1, 9–10. Obtenido de <http://www.geociencias.unam.mx/~bole/eboletin/DiversidadUNAMjuriquilla.pdf>
- Bhandari, B., & Ficklin, R. L. (2009). Characterizing the variability of physical and chemical properties across the soil individuals mapped as amy silt loam soils in southeastern Arkansas. *Journal of the Arkansas Academy of Science*, 63, 34–43. Obtenido de <http://libinfo.uark.edu/aas/issues/2009v63/v63a6.pdf>
- Celaya-Michel, H., & Castellanos-Villegas, E. (2011). Mineralización de nitrógeno en el suelo de zonas áridas y semiáridas. *Terra Latinoamericana*, 29, 343–356.
- Challenger, A., & Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres de México. In J. Soberón, G. Halffter, & J. Llorente (Eds.), *Capital natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 88–105). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Chesson, P., Gebauer, R. L. E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S. K., & Weltzin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, 141(2), 236–253. doi: 10.1007/s00442-004-1551-1
- Environmental Systems Research Institute (ESRI). (1999). *ArcView Gis 3.2*. Nueva York, USA: Autor.
- Gutiérrez, J. R., & Squeo, F. A. (2004). Importancia de los arbustos leñosos en ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas*, 13, 36–45. Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=54013107>
- Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST version 2.07: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. Obtenido de <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978. doi: 10.1002/joc.1276
- Holzappel, C., Tielbörger, K., Parag, H. A., Kigel, J., & Sternberg, M. (2006). Annual plant-shrub interactions along an aridity gradient. *Basic and Applied Ecology*, 7, 268–279. doi: 10.1016/j.baae.2005.08.003
- Hooper, D. U., & Johnson, L. (1999). Nitrogen limitation in dryland ecosystems: Responses to geographical and temporal variation in precipitation. *Biogeochemistry*, 46, 247–293. doi: 10.1007/bf01007582
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Knight, W. G. (1991). Chemistry of arid regions soils. In J. Skujins (Ed.), *Semiarid lands and deserts: Soil resource and reclamation* (pp. 111–171). New York, USA: Marcel Dekker.
- Laity, J. (2008). *Deserts and desert environments*. New Jersey, USA: Wiley-Blackwell, Hoboken.
- Leibold, M. A., & Geddes, P. (2005). El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral*, 15, 117–129. Obtenido de <http://www.scielo.org.ar/pdf/ecoaus/v15n2/v15n2a03.pdf>
- McCune, B., & Mefford, M. J. (1995). *Pc-Ord, multivariate analysis of ecological data. Version 2.05*. Oregon, USA: Gleneden Beach.
- Monier, M., & El-Ghani, A. (2000). Floristic and environmental relations in two extreme desert zones of western Egypt. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 499–516.
- Montaño-Árias, N. M., García-Sánchez, R., Ochoa-de la Rosa, G., & Monroy-Ata, A. (2006). Relación entre la vegetación arbustiva, el mezquite y el suelo de un ecosistema semiárido en México. *Terra Latinoamericana*, 24, 193–205. Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57311108006>
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., & Pavón, N. (2011). Reanalizando la diversidad alfa: Alternativas para interpretar

- y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 1249–1261. Obtenido de <http://www.revistas.unam.mx/index.php/bio/article/view/28802>
- Nanzzy, M., Dahlgren, R., & Shoji, S. (1993). Chemical characteristics of volcanic ash soils. In S. Shoji, & R. Dahlgren (Eds.), *Volcanic ash soils genesis, properties and utilization* (pp. 145–188). Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science Publishers B. V.
- Noy-Meir, I. (1985). Desert ecosystem structure and function. In M. Evenari, I. Noy-Meir, & D. W. Goodall (Eds.), *Hot deserts and arid shrublands* (pp. 93–101). Amsterdam, Netherlands: Elsevier.
- Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J., Escudero, J. C., & García-Novo, F. (1995). A comparative study of *Cistus ladanifer* shrublands in Extremadura (CW Spain) on the basis of woody species composition and cover. *Plant Ecology*, 117(2), 123–132. doi: 10.1007/bf00045504
- Pärtel, M. (2002). Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, 83, 2361–2366. Obtenido de <http://nsmn1.uh.edu/dgraur/popbio/pH&EvolutionaryHistory.pdf>
- Patten, R. S., & Ellis, J. E. (1995). Patterns of species and community distributions related to environmental gradients in an arid tropical ecosystem. *Journal of Vegetation Science*, 117, 69–79. doi: 10.1007/bf00033260
- Pausas, J. G., & Austin, M. P. (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12, 153–166. Obtenido de <http://www.uv.es/jgpausas/papers/PausasAustin01JVS12%282%29.pdf>
- Pavón, N. P., Hernández-Trejo, H., & Rico-Gray, V. (2000). Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlán, México. *Journal of Vegetation Science*, 11, 39–42. Obtenido de http://www.planta.cn/forum/files_planta/distribution_of_plant_life_forms_along_an_altitudinal_gradient_in_the_semi-arid_valley_of_zapotitlan_mexico__113.pdf
- Perroni-Ventura, Y., Montaña, C., & García-Oliva, F. (2006). Relationship between soil nutrient availability and plant species richness in a tropical semi-arid environment. *Journal of Vegetation Science*, 17, 719–728. doi: 10.1658/1100-9233(2006)17[719:RBSNAA]2.0.CO;2
- Quian, H., Ricklefs, R. E., & White, P. S. (2005). Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*, 8, 15–22. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00682.x
- R Development Core Team. (2010) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Obtenido de <http://www.R-proyect.org>
- Reid, N., Stafford-Smith, D. M., Beyer-Münzel, P., & Marroquín, J. (1990). Floristic and structural variation in the Tamaulipan thornscrub northeastern México. *Journal of Vegetation Science*, 1, 529–538. doi: 10.2307/3235787
- Reyes-Jaramillo, I. (1996). *Fundamentos teórico-prácticos de temas selectos de la ciencia del suelo. Parte I*. México: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Romero-López B. E., León-De la Luz, J., Pérez-Navarro, J. J., & De la Cruz- Agüero, G. (2006). Estructura y composición de la vegetación de la barra costera El Mogote, Baja California, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 79, 21–32. Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57707903>
- Sánchez-Colón, S., Flores-Martínez, A., Cruz-Leyva, A. I., & Velázquez, A. (2009). Estado y transformación de los ecosistemas por causas humanas. In CONABIO (Ed.), *Capital natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (pp. 75–129). México, D. F.: CONABIO.
- Sánchez-González, A., & López-Mata, L. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 74, 47–71. Obtenido de <http://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2010/08/Sanchez-y-Lopez-2003.pdf>
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 605–611. Obtenido de <http://www.open.ac.uk/science/biosci/personalpages/j.silvertown/pdfs/Silvertown%20Niche%20Review%202004.pdf>
- Skopp, J. M. (2000). Physical properties of primary particles. In M. Sumner (Ed.), *Handbook of soil science* (pp. 3–17). Florida, USA: CRC Press, Boca Ratón.
- Ter-Braak, C. J. F. (1986). Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 1167–1179. Obtenido de <http://www.ohio.edu/plantbio/staff/mccarthy/multivariate/terBraak1986.pdf>
- Tokeshi, M. (1999). *Species coexistence. Ecological and evolutionary perspectives*. Oxford, UK: Blackwell Science.
- Ugalde, A. J., Granados-Sánchez, D., & Sánchez-González, A. (2008). Sucesión en el matorral desértico de *Larrea tridentata* (DC.) conv. en la sierra de catorce, San Luis Potosí, México. *Terra Latinoamericana*, 26, 153–160.
- Ulrich, W., & Gotelli, N.J. (2007). Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, 88, 1824–1831. Obtenido de <http://www.uvm.edu/~ngotelli/manuscriptpdfs/UlrichEcology.pdf>
- Villavicencio-Nieto, M. A., Pérez-Escandón, B. E., & Ramírez-Aguirre, A. (1998). *Lista florística del estado de Hidalgo, recopilación bibliográfica*. México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas.
- Wright, D. H., & Reeves, J. H. (1992). On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, 92, 416–428. doi: 10.1007/BF00317469
- Ylva-Li, B., Gowda, J., Martensson, L., Sandberg, J., & Fransson, A. (2010). Plant species richness in a natural Argentinian matorral shrub-land correlates negatively with levels of plant phosphorus. *Plant Soil*, 345, 11–21. doi: 10.1007/s11104-010-0671-0