



43
24

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Efectos dependientes de la densidad en una
cactácea columnar (Neobuxbaumia tetetzo
(Coulter) Backeberg) del valle de Zapotitlán
de las Salinas, Puebla.

T E S I S
Que para obtener el Título de
B I O L O G O
p r e s e n t a

PEDRO GABRIEL DIAZ MAEDA

México, D. F.

1991

CALLA DEL ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 está 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.

INDICE

	Pág.
Lista de Figuras	iv
Lista de Tablas	iv
Agradecimientos	v
Resumen	1
Introducción	2
Objetivos	35
Metodología	36
Resultados	48
Discusión y Conclusiones	71
Referencias	89
Apéndice	97

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1	30
Figura 2	38
Figura 3	41
Figura 4	49
Figura 5	50
Figura 6	51
Figura 7	54
Figura 8	55
Figura 9	58
Figura 10	62
Figura 11	66
Figura 12	67
Figura 13	68
Figura 14	69
Figura 15	70

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1	52
Tabla 2	56
Tabla 3	56
Tabla 4	59
Tabla 5	60
Tabla 6	61
Tabla 7	64
Tabla 8	65
Tabla A1	97
Tabla A2	98
Tabla A3	99
Tabla A4	100
Tabla A5	101
Tabla A6	102
Tabla A7	103

AGRADECIMIENTOS

La presente tesis fue dirigida por el Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa, quien aportó, además de su interés: su ánimo, disposición y apoyo a través de todos estos meses. El Dr. Alfonso Valiente-Banuet fungió como coasesor de este trabajo, aportando siempre valiosas observaciones y sugerencias. En las difíciles jornadas de trabajo en campo conté con la invaluable ayuda y compañía de los biólogos Rolando Mendoza, Hector Núñez y German Barnard. A todos ellos un reconocimiento, mi aprecio y gratitud. También quiero expresar mi agradecimiento a todos aquellos que tuvieron algo que ver, directa o indirectamente, con este trabajo de tesis, en particular a: Lucila Neyra, Oscar Briones, Santiago Arizaga, Maricruz Rosas, Alice Altesor, José Antonio Hernández, Leopoldo Valiente y Arturo Flores.

La revisión del trabajo fue hecha por el Dr. Exequiel Ezcurra, el Dr. Alfonso Valiente-Banuet, el Dr. Miguel G. Franco Baqueiro, la M. en C. Irene Pisanty Baruch, el Dr. F. Javier Alvarez Sánchez y el Dr. Miguel Martínez. Agradezco a todos ellos su lectura crítica y su comprensión respecto al corto tiempo que dispusieron para hacerlo.

Agradezco al Centro de Ecología de la U.N.A.M. el apoyo económico y logístico que me brindó para la realización de este trabajo; al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) su apoyo a través de los proyectos No. P220CCOP880446 y No. P220CCOR892290; también agradezco a la Delegación de SEDUE en

Puebla el haberme permitido el uso del área de reserva y las instalaciones del Jardín Botánico y Vivero de Cactáceas "Helia Bravo Hollis" de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

Por la eterna e incondicional solidaridad, por el cariño y el tiempo que mutuamente nos hemos dedicado, agradezco a todo el Clan Maeda, especialmente a Lucina Yuki, Mireya Miyoko, Sandra Yuriko, Octavio Yoshinori, Alfredo Masanao y Lucila Julita. Quiero también agradecer a todos mis otros "hermanos": Marilú Huesca, Alejandro Casas, Juan Luis Viveros, Frida Somohano, Rolando Mendoza, José Antonio Hernández, Rosalinda Medina, Alfonso Valiente, Maricruz Rosas, Vicente Arriaga, José Luis Osorno, José Manuel Medina-Fong, Isaac Medina-Fong, Fernando Figueroa, Fernando Berdeque, Nobuko Maeda, Edda González, Jorge Cabrera, Rafael Hernández, Alidee Terán, Lucero Mera, Teresa Montiel, Marino Fernández, Antonio Salas, Cesar Domínguez, Carmen Vázquez, José María Villarias, Ramón Alfonso Bravo, Antonio Sierra, Carlos Fragoso, Juan Manuel Carrillo, Hans Van DerWaalls y Rodrigo Baptista por su grata amistad, compañerismo y aliento.

RESUMEN

Dentro del Valle de Zapotitlán de las Salinas la cactácea columnar Neobuxbaumia tetetzo presenta un patrón de distribución espacial agregado, los individuos crecen en condiciones de densidad y apiñamiento relativamente elevadas, alcanzando números promedio de 1,800 plantas mayores al metro de altura por hectárea.

El presente trabajo detecta y evalúa la importancia de algunos de los procesos que dependen de la densidad en la población de esta cactácea en condiciones naturales. Para tal efecto se utilizaron cuatro aspectos metodológicos, dos de ellos experimentales y dos más, fenomenológicos.

El análisis de la distribución de estructura de tamaños sugiere la existencia de procesos que dependen de la densidad, en tanto que los resultados obtenidos del examen de los patrones de distribución espacial indican su ausencia. Los experimentos de sobrevivencia de plántulas y del efecto de la vecindad sobre el desempeño individual muestran, claramente, el impacto que pueden tener los procesos densodependientes en los números poblacionales y el comportamiento, a nivel de respuesta fisiológica, de cada individuo. Las evidencias circunstanciales junto con los resultados experimentales señalan la importancia relativa que tiene la densodependencia en la determinación de la abundancia poblacional. El clima, particularmente a nivel micro, y la dinámica propia de la comunidad son factores de peso en la determinación de dicha abundancia.

INTRODUCCION

La naturaleza no se
entrega en un párrafo.

Ezra Pound.

...la teoría es el camino para la extrapolación, la generalización y el entendimiento. Provee de un antídoto para el desamparante sentimiento engendrado por la concepción de que la naturaleza es tan complicada y contingente en accidentes e historia, que a lo más que podemos aspirar es al entendimiento de situaciones específicas, 'descripciones burdas' de tiempos y sitios particulares, más que a un patrón o regla general.

J. Roughgarden, R.M. May y S.A. Levin.

Densodependencia

Uno de los problemas centrales en ecología es el dilucidar las causas que determinan y regulan la distribución y abundancia de los organismos. Desde principios de siglo y hasta finales de la década de los setentas existieron dos escuelas de pensamiento contrastantes que trataban de explicar la abundancia de las poblaciones animales y vegetales. Una de ellas sostenía que el dominio de la regulación estaba dado por **factores dependientes de la densidad**, es decir por procesos que incrementan la mortalidad o decremantan la fecundidad a medida que la densidad de la población aumenta. La otra escuela afirmaba que los **factores independientes de la densidad** (tales como el clima o las perturbaciones) eran quienes regulaban los tamaños poblacionales, y le daban una importancia secundaria o nula a los factores que dependen de la densidad.

Los primeros en plantear que las tasas de mortalidad y natalidad dependientes de la densidad debían contribuir de manera sustantiva en la regulación y la estabilidad de las poblaciones fueron L.O. Howard y W.F. Fiske, dos entomólogos estadounidenses, que en 1911 publicaron un estudio relacionado con los parásitos de dos polillas defoliadoras, introducidos a los Estados Unidos para el control de estas plagas. Ellos creían que cada especie se encontraba en equilibrio y que éstas presentaban una densidad constante, siempre y cuando sus fluctuaciones fueran promediadas a lo largo de muchos años. Reconocían tres factores en el proceso de regulación: i) los facultativos que ejercen efectos más intensos a medida que la población aumenta, ii) los catastróficos que actúan sin importar la abundancia del organismo, y iii) otros agentes (a los cuales no dieron denominación especial) como los depredadores generalistas quienes, según ellos, destruyen un número constante de presas. La conclusión a la que arribaron Howard y Fiske es que la regulación natural depende necesariamente de los agentes facultativos, los cuales destruyen proporciones más elevadas de individuos al aumentar la densidad poblacional de la especie en cuestión. Proponen a los agentes bióticos como los principales responsables de la regulación, en particular a los depredadores y parásitos. Krebs (1978) señala a estos dos autores como los prototipos de lo que él denomina la escuela biótica de regulación.

Alrededor de los años treinta, se publicaron los primeros trabajos que apoyaban la idea de la regulación de los tamaños poblacionales a través de los factores climáticos. A esta escuela climática (Krebs, op. cit.) pertenecen F.S. Bodenheimer y

B.P. Uvarov, quienes publicaron en 1928 y 1931, respectivamente, sus trabajos realizados con insectos. En ellos detectaron correlaciones significativas entre las fluctuaciones poblacionales de insectos y el clima. Uvarov cuestionó la idea de que todas las poblaciones se encuentran en equilibrio estable dentro de la naturaleza y enfatizó sobre la inestabilidad que presentan las poblaciones en el campo.

A.J. Nicholson, entomólogo australiano a quien se le acredita como el principal exponente de la escuela densodependiente, hizo en 1933 una crítica fuerte al concepto de Bodenheimer y Uvarov de que el cambio en la densidad de las poblaciones está regulado por el clima. Para él el clima puede modificar la densidad de las poblaciones, pero el factor que limita y mantiene en estado de equilibrio a una población es la densidad. En su artículo "El balance de las poblaciones animales" de 1933, Nicholson hizo una importante definición: " Para que se dé el equilibrio, es esencial que el factor regulador actúe severamente en contra de un individuo promedio cuando la densidad de los animales es alta, y con poco rigor cuando la densidad es baja. En otras palabras, la acción del factor regulador debe estar gobernado por la densidad de la población a regular » (Krebs, 1978).

Con Nicholson se inició la polémica entre las dos escuelas mencionadas, polémica que, a criterio de Begon, Harper y Townsend (1986), aun no ha sido resuelta del todo y se mantiene debido a las posiciones extremas que han sostenido sus protagonistas. Esta controversia se desarrolla principalmente a lo largo del segundo tercio de este siglo y de forma preponderante en la

literatura zoológica. Es debida en parte a la existencia de diferentes expectativas (presencia o ausencia) de un equilibrio en las poblaciones naturales, así como del uso de distintas escalas de referencia tanto temporales como espaciales.

Dos zoólogos australianos, Andrewartha y Birch, en su libro "La distribución y abundancia de los animales", publicado en 1954, retoman los conceptos básicos de la escuela climática y exponen una versión modificada de dichos conceptos. Rechazan las diferentes clasificaciones que tradicionalmente se hacen del medio, debido a que éstas no les son de utilidad cuando tratan de responder a su pregunta básica: « ¿cuáles son los factores que afectan las probabilidades de sobrevivencia y multiplicación de los animales? ». Principian por rechazar la diferenciación entre factores abióticos (físicos) y bióticos, ya que en algunos casos un recurso considerado como biótico puede ser en otros considerado como abiótico, por ejemplo el alimento. Rechazaron también la diferenciación entre factores dependientes e independientes de la densidad, porque pensaban que no hay componente alguno del medio cuyo efecto no dependa, finalmente, de la densidad de la población. Esto significa que para ellos todos los factores dependen de la densidad y por lo tanto resulta absurda una clasificación del medio basada en la dicotomía dependiente o independiente de la densidad. Así, estos autores proponen una clasificación propia, sugiriendo que el medio puede dividirse en cuatro componentes: i) el clima, ii) el alimento, iii) otros animales y patógenos, y iv) un sitio donde vivir. Los componentes propuestos y sus interacciones describen íntegramente el medio de cualquier animal, y son uno o más de estos

componentes del medio quienes determinan las probabilidades de sobrevivencia y multiplicación de los animales.

Andrewartha y Birch elaboran una teoría general acerca del control del número de animales en poblaciones naturales, en la cual establecen que « el número de animales en una población natural puede estar limitado en tres formas: a) por escasez de recursos materiales tales como alimento, sitios de anidación, etcétera; b) por inaccesibilidad a estos recursos materiales, relativo a las capacidades del animal para la dispersión y búsqueda, y c) por falta de tiempo cuando el índice de crecimiento (\underline{r}) es positivo » (Krebs, op. cit.). Para estos autores, la última de las tres vías es probablemente la de mayor importancia en la naturaleza, y la primera la menos importante. Debido a que la sobrevivencia y reproducción de cada animal en una población depende de los cuatro componentes del medio - clima, alimento, otros animales y sitio donde vivir - las fluctuaciones del valor \underline{r} están influidas por éstos; no obstante, sólo uno o dos de los factores resultan ser de importancia abrumadora. Andrewartha y Birch creían que la falta de tiempo para el crecimiento de la población es lo crucial en el control de los números y que los únicos componentes del medio capaces de lograr dicho efecto son el clima y los animales de otras especies. Bajo estos términos, ellos señalan casos en los que el tamaño de la población depende en gran medida del clima, o casos en los que éste depende de otros animales.

Davidson y Andrewartha (1948) realizaron un estudio muy detallado de la dinámica poblacional del insecto tisanóptero Thrips imaginis, registrando diariamente a la población sobre 20

muestras tomadas al azar, provenientes de un gran seto de rosas, a lo largo de 81 meses consecutivos. Hicieron estimaciones adicionales de la población para los siete años siguientes, pero sólo para un tiempo comprendido entre la primavera y el principio del verano. Los datos de estos muestreos los analizaron mediante una técnica de regresión múltiple, a fin de precisar qué tanto de la variación poblacional, de un año a otro, era explicada al relacionarla con el clima. Encontraron que, en los máximos poblacionales, la varianza era explicada en un 78% a partir de los datos meteorológicos, y que resultaba de poco peso cualquier otra causa sistemática de variación, ya que el 22% es un residuo suficientemente pequeño que bien puede ser atribuido a procesos aleatorios. Los autores concluyeron que las variaciones en los números máximos, que presenta la población año tras año, pueden atribuirse a causas que no tienen relación con la densidad.

Varley et al. (1973) señalan que el modelo de regresión múltiple utilizado por Davidson y Andrewartha no está diseñado para revelar directamente la presencia de un factor dependiente de la densidad. Smith (1961) reinterpretó los datos de Davidson y Andrewartha, asumiendo que los incrementos mostrados por la población dependerían del tamaño que ésta tuviera al inicio de la temporada de crecimiento de las especies vegetales que le sirven de alimento (mediados de primavera). Su hipótesis la probó haciendo una regresión entre los incrementos poblacionales y la densidad inicial de la población (número medio de individuos a mediados de la primavera). El encontró una relación negativa muy grande entre el incremento mostrado y el tamaño de población inicial ($r = -.80$, $p < .003$), por lo que concluyó que el mecanismo

regulador, en esta especie, depende de la densidad.

Pianka (1978) toma el caso de Thrips imaginis para ilustrar las dificultades que a veces tienen los ecólogos para distinguir las causas que determinan un efecto dado. Desde su punto de vista, tanto los eventos densodependientes como los densoindependientes ocurren, pero su importancia es relativa. Ambos pueden variar en algunos órdenes de magnitud ya sea entre poblaciones, dentro de una misma población y de un tiempo a otro, a medida que el tamaño de la población cambia. Para Smith (1980) el efecto de los factores densoindependientes puede llegar a ser de tal magnitud que podrían enmascarar cualquier efecto de regulación densodependiente.

Milne (1957, citado en Sinclair 1989) introduce la idea de la densodependencia imperfecta, afirmando que: (i) la competencia intraespecífica es el único factor perfectamente densodependiente, la cual opera solamente a altas densidades, aunque esto se da raramente; (ii) las poblaciones se mantienen usualmente a bajas densidades por una combinación de factores densoindependientes y densodependientes imperfectos tales como la depredación y el parasitismo.

Antonovics y Levin (1980) señalan que gran parte de la controversia surge de la falta de información adecuada respecto a la regulación densodependiente, en particular a los aspectos referentes a su intensidad, frecuencia en la que ocurre, el patrón espacial y las interacciones que pueden darse entre factores dependientes e independientes de la densidad. Ellos señalan que los factores dependientes de la densidad pueden operar, paradójicamente, en temporadas en las que los números

poblacionales son bajos, ejemplificando con un caso hipotético donde una población atraviesa por un período difícil y la fuerza reguladora es el número de refugios o 'sitios seguros' disponibles.

Para Begon, Harper y Townsend (1986) es de crucial importancia hacer una distinción muy clara entre la determinación del número poblacional y su regulación. Entienden como regulación a la tendencia que tiene una población a decrecer en tamaño cuando está sobre un nivel numérico particular, o a incrementarlo cuando está por debajo de dicho nivel; definiciones semejantes del término se han dado por otros autores (Eisenbergh, 1966; Smith, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Sinclair 1989) y en todas ellas se subraya su carácter homeostático. La regulación sólo puede ocurrir, entonces, como resultado de procesos dependientes de la densidad que actúan sobre las tasas de natalidad, mortalidad y migración, en tanto que la determinación del tamaño poblacional está dada por la combinación del total de factores y procesos que inciden sobre una población. Varley et al. (1973) consideran que los factores independientes de la densidad pueden determinar los cambios en la abundancia poblacional, pero que son los factores dependientes de la densidad los responsables de la regulación en las cercanías de un cierto nivel promedio. Dicho nivel estaría determinado por una gran cantidad de factores: clima, recursos, refugios, presencia de enemigos naturales, espacio, etcétera. Para Sinclair (1989) « es claro, a partir de la literatura, que los términos limitación (o determinación) y regulación así como el término 'control' han sido usados de manera intercambiable, y uno ha tenido que inferir, cuando es

posible, a partir del contexto el significado que se pretendía. Con frecuencia uno encuentra la expresión 'regulación densodependiente' lo cual es una tautología, y 'regulación densoindependiente' lo cual es una contradicción ».

Hutchinson (1981) piensa que los organismos regulados íntegramente por factores independientes del tamaño poblacional, tienen una probabilidad muy reducida de persistencia. También especula acerca de la importancia que tendría la mortalidad densoindependiente en poblaciones con distintos ciclos de vida, considerando que ésta sería más pronunciada en organismos con ciclos anuales y no tendría capacidad reguladora en los que viven muchos años o que presentan varias generaciones anualmente. Altesor (1989) considera, de manera similar, que los efectos densodependientes tienen una ocurrencia mayor en poblaciones con ciclos de vida o muy cortos o muy largos, ya que en éstas las fluctuaciones meteorológicas resultan insuficientes para explicar cambios violentos en los tamaños poblacionales.

Para Haldane (1953) es necesaria la existencia de factores reguladores que expliquen la estabilidad relativa de las poblaciones en la naturaleza. Sin embargo, como apuntan Begon Harper y Townsend (1986), aún cuando los procesos densodependientes sean absolutamente necesarios para que se puedan regular las poblaciones, su importancia en la determinación de los números poblacionales es relativa, y éstos dependen en gran medida de la especie y del medio particular en la que ella se encuentre.

McArthur y Wilson (1967) ponen en relieve las diferencias existentes en el comportamiento entre distintas poblaciones y/o

especies. Señalan dos patrones básicos (caricaturescos) de tal comportamiento: por un lado aquellas poblaciones o especies que usualmente se la pasan recuperándose de catástrofes pasadas, o bien, en etapas de invasión de nuevos territorios (especies \underline{x}), y por otro las especies que usualmente se encuentran "batallando" para extraer hasta el límite sus recursos ambientales (especies \underline{K}).

Entendiendo que el ambiente es susceptible de definición sólo con respecto a cada especie en particular, en la naturaleza las poblaciones se encuentran dentro de un continuo ambiental que va de los medios ' \underline{K} selectivos' a los ' \underline{x} selectivos'. Los tamaños poblacionales, para Begon, Harper y Townsend (1986), suelen reflejar: i) la disponibilidad de recursos limitantes en los medios estables, que restringen un mayor crecimiento, y ii) en medios inestables, (a) el nivel al cual fue reducida la población por última vez, (b) el tiempo que le toma para volver a crecer, (c) la tasa intrínseca de crecimiento poblacional durante dicho tiempo.

En la actualidad, el punto de vista general entre los ecólogos es que la abundancia de cualquier especie está afectada por una gama de factores que actúan en sincronía. Debido a que el ambiente varía en el tiempo y el espacio, no hay población alguna que esté siempre en equilibrio, pues la posición de cualquier punto del balance ambiente - tamaño poblacional cambia en forma más o menos continua. Las poblaciones, por lo tanto, son entidades dinámicas que sobrellevan cambios constantes, a escalas de tiempo que dependen en gran parte del tipo de organismo. El cambio es consecuencia de la interacción de los

organismos con el ambiente, y es a través de esta interacción que se ven afectadas las tasas de natalidad, mortalidad, emigración e inmigración poblacionales. Las poblaciones no crecen indefinidamente, las tasas de crecimiento poblacional disminuyen en un tiempo dado, limitadas por factores extrínsecos a la población. Eventualmente, cuando los ambientes son estables (K selectivos), alcanzan un equilibrio con el medio donde los factores que modifican los tamaños poblacionales son básicamente densodependientes. En medios con grandes fluctuaciones (r selectivos) los tamaños de la población son modificados principalmente por los factores densoindependientes.

Al seguir la polémica en torno al papel de la densidad en la regulación de las poblaciones, se percibe que el problema teórico no es trivial y que muchas de las confusiones existentes se deben (i) a las características mismas de los sistemas ecológicos, (ii) a la concepción que el científico adopta sobre la naturaleza, así como, (iii) a la existencia de problemas semánticos en términos como el de regulación, debido a que muchos ecólogos, como el Humpty-Dumpty de Carroll, le dan a las palabras el significado que a ellos les conviene que tengan.

Respecto al segundo punto, cabe señalar que gran parte de los modelos matemáticos usados en ecología teórica son simples, y lo son porque suponen que la mayor parte de las variables y complicaciones no son importantes, cuando en la naturaleza sucede exactamente lo contrario. Esto es debido a que resulta poco práctico o quizá, en muchos casos, hasta imposible observar todas las interacciones, real o potenciales, entre todas las especies

y/o procesos, de aquí que toda esta complejidad puede ser incluida dentro de unas cuantas variables sumarias. En el estudio de las dinámicas poblacionales y de la interacción entre poblaciones, Schaffer (1981) ha definido a tal simplificación como el proceso de abstracción ecológica, ya que « cuando el empirista fija los datos a ecuaciones que describen la tasa de crecimiento de una especie en particular, ha 'abstraído', en cierto modo, a esta especie de una matriz de interacciones más compleja dentro de la cual se encuentra embebida. Sin embargo, debido a que las especies estudiadas, de forma opuesta a las variables en las ecuaciones, continúan interactuando con el resto de los componentes no especificados del sistema, y los parámetros obtenidos reflejan, por fuerza y de forma parcial, a las especies e interacciones omitidas del modelo ». Es decir, la 'abstracción' traerá como consecuencia lógica el poder describir al sistema o al fenómeno con sus características significativas ignorando los detalles. La descripción más completa, que incluiría todos los detalles, resulta irrelevante cuando el proceso de abstracción puede describir el fenómeno con toda exactitud, eliminando todo lo circunstancial y accidental, así como todo artefacto.

Todas las teorías de regulación poblacional pueden considerarse como meras formalizaciones del concepto del **balance de la naturaleza** (Egerton 1973), el cual puede considerarse como resultado de la imagen que se forma el hombre respecto al ambiente, cuando éste es percibido desde la estructura espacio-temporal humana. Con la impresión de un medio constante, el científico busca representaciones (conceptos y/o modelos) que le

ayuden a explicar como es que se mantiene dicha constancia (O'Neill, et al. 1986). Por ejemplo, los modelos clásicos de crecimiento y regulación poblacional (Verhulst 1833, Lotka 1925, Volterra 1926, Gause 1934), a pesar de que ponen atención explícita en la dinámica temporal, conducen finalmente a reforzar el punto de vista estático al poner gran énfasis en las condiciones de estabilidad o equilibrio de las poblaciones. A las teorías que apoyan el concepto del balance se les hicieron críticas fuertes en los 1950s, y de entre ellas una de las más importantes fue aquella en la cual se señala que la necesidad lógica para la existencia de la densodependencia resulta de la premisa de que la naturaleza está en equilibrio; lo cual implica que si dicha premisa es falsa entonces la teoría en torno a ella también lo es y no resulta aplicable a la naturaleza. Aun cuando esta crítica es razonablemente justa, el hecho de que no exista un balance en la naturaleza no insta para que la regulación no sea un proceso que exista de facto y opere en condiciones naturales.

En la polémica no se ha tratado de negar la existencia de mecanismos reguladores sino de relativizar su importancia y su efecto sobre las poblaciones. Por otra parte, conceptualizar a la naturaleza como un sistema arreglado de manera jerárquica, ha ayudado al ecólogo, y al biólogo en general, a poder especificar las escalas espaciotemporales apropiadas sobre las cuales ver la dinámica del mundo natural. Ya que tal concepción demanda del ecólogo ir más allá de sus propios niveles de percepción y conceptualizar al sistema en la escala a la cual el fenómeno es observado.

Cereijido (1978) apunta que un rasgo sobresaliente de los sistemas biológicos es que, además de la tendencia a autoequilibrarse, existen dentro de un sistema con jerarquías superiores que les restringen su libertad, los forzan a mantenerse dentro de ciertos valores y en ocasiones les provocan desequilibrios y transiciones. El estado del todo debe ser conocido para entender el comportamiento colectivo de las partes. Los componentes de un ecosistema pueden comportarse de una manera muy diferente cuando se aíslan del sistema mayor del cual forman parte, las poblaciones en laboratorio presentan crecimiento exponencial o tasas de crecimiento que nunca o casi nunca alcanzan en el campo.

Las poblaciones están dotadas con un dispositivo de retroalimentación negativa que les permite, en teoría, la autorregulación de su tamaño. No obstante, se ha demostrado teóricamente que se pueden obtener comportamientos bastante alejados de lo que se considera estable, tan sólo alterando los valores de la ecuación logística discreta. Para una de las varias posibles ecuaciones en diferencia de crecimiento poblacional con generaciones discretas:

$$N_{t+1} = N_t R / (1 + a N_{t-1})^b$$

donde: N_{t+1} = No. de individuos al tiempo t+1

N_{t-1} = No. de individuos al tiempo t-1

N_t = No. de individuos al tiempo t

R = tasa neta de incremento

a = (R-1)/K ; K = capacidad de carga

b = constante con que se generaliza todos los tipos de competencia en el modelo.

May (1975) encontró que a determina el nivel alrededor del cual la población fluctúa, pero no cómo lo hace, y que al incrementar los valores de R y/o b los comportamientos (i) pasan de dinámicas poblacionales que se aproximan al equilibrio sin oscilación a (ii) dinámicas con oscilaciones alternadas que se aproximan gradualmente al equilibrio, de ahí a (iii) aquellas que presentan 'ciclos de límite estable', en los cuales la población fluctúa alrededor del nivel de equilibrio visitando los mismos puntos (dos cuatro o aún más) a cada ciclo, o bien hasta (iv) fluctuaciones caóticas con valores muy grandes de R o b . La relevancia biológica deriva del hecho de que la ecuación fue diseñada para modelar una población que se 'regula' a sí misma en una forma que depende de la densidad, pero al presentarse una población cuya tasa reproductiva neta es moderada junto con una reacción a sobrecompensar, entonces, muy lejos de ser estable, la población fluctúa en números sin que actúe factor extrínseco alguno. Lo anterior resulta intuitivamente paradójico ya que pensaríamos que la habilidad de una población para regular sus números, en una manera que depende de la densidad, debería conducirlo a una estabilidad en su dinámica.

Los principales modelos de ecuaciones en diferencias fueron reseñados por May y Oster (1976), quienes ilustraron con un caso en particular (la logística discreta) el comportamiento dinámico de dichas ecuaciones que va desde un punto de equilibrio estable, a través de una secuencia de bifurcaciones dentro de ciclos estables de períodos 2, 4, 8, hasta caer finalmente en un aparente caos. Dichos resultados de gran riqueza en la dinámica poblacional conducen a reconsiderar el concepto clásico de

regulación dependiente de la densidad, entendida como los cambios en los tamaños poblacionales dirigidos a mantener las condiciones de "estabilidad" de las poblaciones. Altesor (1990) apunta que « la explicación de muchos comportamientos dinámicos que presentan ciclos a veces irregulares y hasta caóticos, puede radicar en los valores de los parámetros biológicos de la población como las tasas de natalidad y mortalidad, que a su vez están estrechamente relacionadas con las densidades poblacionales alcanzadas ». Y concluye que la densodependencia puede llevar a regímenes de crecimiento irregular e incluso caóticos, razón por la cual se debería evitar el termino "regulación" ya que alude a la idea de estabilidad.

Berryman y Millstein (1989) juzgan que las poblaciones (o sistemas ecológicos en general) contienen en sí la semilla del caos, ya que éstas poseen procesos de retroalimentación positiva como lo son la reproducción y el efecto Allee, que aunados a la frecuente ocurrencia de retrasos en las componentes de retroalimentación negativa, como respuestas numéricas de depredadores, acumulación de contaminantes, agotamiento y recuperación de alimento, etcétera, posibilitan una dinámica que conducen a fluctuaciones caóticas. Los mismos autores piensan que aún cuando muchos de los sistemas ecológicos se comportan de manera impredecible, la cuestión es si dicha impredecibilidad es debida al caos determinístico o a perturbaciones ambientales estocásticas. Esto es, el mismo problema que con anterioridad se planteaba para la estabilidad se plantea ahora para la caoticidad: ¿ es la población misma o es el clima, el responsable de la impredecibilidad ? Una manera de responder a la pregunta

anterior es efectuar un análisis de estado estable, es decir, en un ambiente constante desplazar de su equilibrio al sistema y observar su comportamiento subsecuente. Sin embargo, en la naturaleza es prácticamente imposible encontrar medios invariantes, por lo que se tiene que optar por hacer simulaciones matemáticas con modelos derivados de datos reales. Hassell, Lawton y May (1976) probaron la hipótesis del caos en poblaciones de insectos mediante simulación matemática y no encontraron evidencia alguna de comportamiento caótico en ninguna de ellas. Lo anterior conduce a que los sistemas ecológicos no son caóticos (Berryman y Millstein, 1989), y esto es debido quizá a que la selección natural favorezca parámetros poblacionales que minimicen la probabilidad de extinción. Las dinámicas caóticas conducen a la ampliación del espectro de densidades que la población puede visitar, y si este comportamiento conduce a que la población pase mayor número de veces (i.e. tiempo) en densidades extremadamente bajas, entonces la probabilidad de extinción aumentará.

Para poner en contexto la noción de la vaguedad de la densidad, Strong (1984) hace una revisión histórica de la terminología usada en la ecología de poblaciones en la que encuentra que muchos términos son combinados con la palabra 'densidad' y que los diferentes usos del término causan, aún en la actualidad, desacuerdos (Charlesworth, 1981; Hassell, 1981; Murray, 1982). El mismo autor estima que la influencia de la densidad sobre los parámetros poblacionales es con frecuencia débil, intermitente o discontinua, que sus efectos son más

marcados en los valores extremos de la densidad y que a densidades intermedias actúan principalmente otros factores como el clima, la heterogeneidad del medio, la edad, etc. Por lo cual propone que la variación en las relaciones de la densidad y la ausencia de efectos densodependientes en las poblaciones son parte real e importante de su dinámica. Por tanto, la vaguedad en la densidad no es sólo ruido o detalle irrelevante que oscurezca algún proceso regulatorio ideal. Además, la regulación a densidades extremas puede involucrar mecanismos muy diferentes de aquellos que se dan alrededor de las densidades promedio. Las poblaciones reales que usualmente 'evitan' la extinción y 'evaden' tamaños que tienden al infinito, pueden tener dinámicas de vaguedad en la densidad e incluso dinámicas densoindependientes a tamaños poblacionales intermedios. La regulación, en la mayoría de las poblaciones, puede ser mucho más liberal que aquella asumida por las matemáticas del equilibrio.

La pregunta central a resolver, después de tantas décadas de polémica es, desde mi punto de vista, si una población puede o no persistir sin que en ella exista regulación. Se asume que una población cuyo tamaño no está regulado, podría presentar un comportamiento aleatorio a través del tiempo que puede, eventualmente, llevarle a la extinción. La regulación de una población significa una permanencia a largo plazo y fluctuaciones dentro de ciertos límites, teniendo como límite menor un tamaño mayor a cero. Murdoch y Walde (1989) consideran que el concepto así definido « incluye no sólo a las poblaciones estables (i.e. aquellas que tienden a retornar, después de una perturbación, a

un punto de equilibrio), sino también a las poblaciones formalmente inestables que, sin embargo, responden a un atractor asociado sea éste cíclico o caótico ».

Competencia intraespecífica

Dentro de los procesos que dependen de la densidad, la competencia entre individuos de la misma especie es tal vez el más importante. Siempre que hay competencia intraespecífica su efecto es densodependiente, ya sea en la sobrevivencia, la fecundidad, o en ambas.

La intensidad de la competencia intraespecífica experimentada por un individuo no está determinada realmente por la densidad de la población como un todo; el individuo es afectado más bien por el nivel de apiñamiento dentro del cual se encuentra y qué tan intensamente es inhibido por sus vecinos inmediatos. En los organismos sésiles la competencia por recursos ocurre inicialmente entre los individuos que se encuentran más próximos (Mack & Harper 1977; Begon, Harper y Townsend, 1986), y en la literatura ecológica se ha enfatizado, reiteradamente, que las plantas no "sienten" la densidad promedio sino sólo el impacto de aquellos vecinos más cercanos (Hozumi, Koyama y Kira 1955; Harper, 1977; Gates, 1980; Begon Harper y Townsend, op. cit.). La densidad es una abstracción aplicada a la población como un todo y es la forma más frecuente de expresar el apiñamiento entre los individuos, sin embargo, ésta no suele ser la medida más conveniente a aplicar cuando se habla de un individuo en particular.

En cualquier población de organismos sésiles en la que no se tenga un patrón espacial uniforme, la densidad efectiva experimentada por un individuo particular dependerá del número, tamaño y posición de los individuos vecinos. La competencia intraespecífica puede tener un efecto marcado sobre el número de individuos en una población, aunque dicho efecto también puede darse sobre cada organismo en particular. En poblaciones uniespecíficas las tasas de crecimiento y desarrollo están comúnmente influenciadas por la competencia. Como resultado de un proceso de competencia intraespecífica en organismos sésiles, suponiendo la inexistencia de condiciones ambientales impredecibles, y ausencia de herbívoros, depredadores, parásitos, presas y competidores interespecíficos, se esperaría dos tipos básicos de respuestas: i) Aquella en la que el producto final fuese la presencia de diferentes tamaños entre los individuos, existiendo entonces una correlación positiva del tamaño de las plantas y la distancia entre individuos y ii) Aquella cuyo proceso desembocase en la muerte de individuos, en donde los patrones de distribución cambiarían, esperablemente, de agregados a aleatorios y de éstos a regulares o sobredispersos.

En cuanto al primer tipo de respuesta, Pielou (1960) mostró que hay una correlación positiva entre la distancia intraindividual y una medida indirecta del tamaño de los árboles (E diámetros) en una población de Pinus ponderosa. En otro estudio Pielou (1961) encontró para un rodal mixto de P. ponderosa y Pseudotsuga menziessi el mismo tipo de correlación sólo que en dicho estudio no hace distinción entre vecino intra ó interespecífico. Yeaton y Cody (1976) encontraron una

correlación positiva entre el logaritmo del área fotosintética y la distancia entre individuos en la cactácea Opuntia acanthocarpa y O. racemosa así como entre el índice del tamaño de la planta y la distancia entre individuos de Yucca schidigera. Correlaciones similares se presentan en Carnegia gigantea, Fouquieria splendens, Franseria deltoidea, Larrea tridentata y Opuntia fulgida en el desierto de Arizona (Yeaton, Travis y Gilinsky 1977), así como en Acacia caven de la sabana chilena (Gutiérrez y Fuentes 1979).

El paso de patrones agregados a aleatorios, o de agregados a sobredispersos, se ha detectado al estudiar poblaciones a lo largo de una época o al estudiarlas durante cierto número de años. Hutchings (1978 y 1979) mostró que los vástagos de Mercurialis perennis principian a crecer en un patrón agregado, el cual va cambiando hacia uno aleatorio a lo largo de una temporada, y Kitamoro (1972) observó una tendencia semejante en Solidago altissima. También se observó el cambio de patrón espacial en un par de sitios de Ceanothus megacarpus después de 12 y 16 años de crecimiento (Schlesinger y Gill 1978), así como en sitios de Pinus clausa (Laessle 1965) y en algunas otras especies forestales al seguir las durante 30 años (Christensen 1977).

Pielou (1962) dice que la escasez de vecinos cercanos puede indicar un efecto de mortalidad por competencia. Ella encontró este efecto al estudiar rodales combinados de Pinus ponderos y Pseuotsuga menziessi (Pielou 1961), aunque no lo encontró en rodales uniespecíficos de Pinus ponderosa (Pielou 1962). Sin

embargo, en ambos casos existen indicios de competencia, basándose en la correlación existente entre el tamaño de la planta y distancia entre individuos.

En las regiones áridas y semiáridas la mayor parte de las pruebas que se han efectuado para detectar competencia entre plantas han sido estudios acerca de los patrones de distribución espacial. Varios trabajos reportan patrones regulares en especies perennes, particularmente arbustos, dando evidencias, en la mayoría de los casos, de la ocurrencia e importancia que tiene la competencia en la determinación de dicho patrón (Greig-Smith y Chadwick, 1965; Beals, 1968; Woodell, Mooney y Hill, 1969; Barbour, 1969; King y Woodell, 1973; Hill 1973; Fonteyn y Mahall 1981). Sin embargo, a pesar de éstos y otros trabajos que reportan distribuciones regulares, la mayoría de las especies vegetales presentes en zonas áridas presentan distribuciones aleatorias y agregadas (Fowler 1986a); aunque en contraste, se han encontrado correlaciones positivas entre el tamaño y la distancia entre plantas en la mayoría de estudios en los que se ha hecho esta prueba. Es decir, que aún cuando el solo análisis del patrón espacial no nos asegura que éste sea resultado exclusivo de la competencia, resulta razonable tomar una distribución regular como una evidencia circunstancial, o indicio no concluyente, del proceso competitivo. Por otro lado, la presencia de un patrón aleatorio o uno agregado no son evidencia suficiente para negar que exista competencia.

Planteamiento del problema

Neobuxbaumia tetetzo es una cactácea columnar que se asocia en su período de establecimiento y etapas de plántula a juvenil con varias especies de árboles y arbustos de distintas especies, principalmente de la familia Leguminosae. Es frecuente observar plantas de tetecho (N. tetetzo) creciendo muy juntas una de otra, formando grupos muy densos, tanto en sus primeros estadios por debajo de plantas nodrizas como en su fase adulta no asociada a nodrizas, dando a veces la impresión de crecimiento clonal. Por otro lado, existen localidades en donde las densidades promedio de esta cactácea a nivel poblacional son muy altas y el paisaje es dominado por la especie, constituyendo prácticamente "bosques" de tetecho. Esta observación es particularmente cierta para las poblaciones presentes dentro del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, ya que en esta zona las densidades poblacionales alcanzan un promedio, considerando solamente plantas mayores al metro de altura, de 1800 individuos por hectárea. Dadas las altas densidades y las condiciones de apiñamiento que se dan en este sitio surgió la inquietud de estudiar el papel de los factores que dependen de la densidad en la regulación del tamaño poblacional de esta especie, ya que en general en los estudios ecológicos de zonas áridas se le ha dado poca importancia al papel que juega la competencia (que es un proceso densodependiente) en la estructuración de las comunidades.

Noy-Meir (1973) hace una revisión de la estructura y funcionamiento de los desiertos o zonas áridas desde un enfoque

ecosistémico y encuentra como características distintivas de éstos tres atributos, de los cuales el primero es casi definitorio: la precipitación pluvial es tan baja que el agua es el factor principal que controla los procesos biológicos. También menciona que son posibles dos puntos de vista opuestos acerca de la importancia de la competencia dentro de las comunidades de zonas áridas: (a) el medio tan severo controla la densidad por lo que la competencia rara vez ocurre, y (b) hay una competencia fuerte ante la escasez del recurso limitante, el agua. La suposición (a) debe de ser cierta donde el ambiente no solamente es árido sino también extremadamente inestable, es decir, donde la frecuencia de catástrofes es alta en relación a la tasa de crecimiento poblacional. En muchas comunidades de zonas áridas los períodos entre desastres parecen ser lo suficientemente largos como para que las poblaciones alcancen niveles donde ocurre una intensa competencia por el agua (suposición b). En comunidades maduras de matorral desértico el sistema radicular puede ocupar casi toda la superficie, aun donde la cubierta vegetal es tan sólo de entre el 3 y 5% (Noy-Meir, 1973). La evidencia indirecta de la competencia es la presencia de un patrón de distribución regular observado algunas veces en las poblaciones de arbustos en el desierto.

Aun cuando el papel de la competencia entre plantas en las zonas áridas ha sido cuestionada (Shreve, 1942; Went, 1955), en la actualidad su importancia ha sido revalorada y las distintas revisiones (Connell, 1983; Schoener, 1983; Strong, 1983) sugieren que dentro de las comunidades terrestres en general la competencia es relativamente importante. Fowler (1986a) hace una

revisión de la evidencia existente respecto a la competencia entre plantas en zonas áridas y semiáridas y encuentra que ésta existe aunque se dé con menor frecuencia que en otro tipo de comunidades. Y concluye que la competencia parece ser, en muchos casos, importante en la determinación de la estructura de las comunidades áridas.

Hasta nuestros días se han propuesto básicamente tres enfoques para abordar el estudio de la densodependencia:

- (1) Experimentos donde se maneja artificialmente la densidad.
- (2) Análisis de tablas de vida y datos demográficos.
- (3) Evidencias directas o indirectas de la competencia.

(1).- La evidencia más robusta proviene de los experimentos de perturbación en los que las poblaciones son reducidas o aumentadas artificialmente en su densidad. Si después de la perturbación hay un retorno numérico al nivel de la población control (i.e. a la densidad no alterada), y este último se mantiene constante durante varias generaciones, entonces se tendrá una prueba tanto de la regulación como del proceso densodependiente (Murdoch, 1970). Sin embargo, habrá que anotar que el medio en donde se realice tal experimento deberá ser lo más constante posible, mientras dure el ensayo, debido a que éste puede causar oscilaciones que enmascaren el proceso.

(2)- El enfoque más común en el estudio de la densodependencia en poblaciones animales involucra análisis de datos demográficos. Para ello se han usado curvas de Ricker modificadas que son gráficas del logaritmo del número poblacional de un año contra aquel del año anterior, si se obtienen rectas con pendientes menores a uno éstas pueden ser interpretadas como

evidencia de densodependencia, siempre y cuando el comportamiento no sea debido a cambios en el clima. Desde el punto de vista estadístico se ha criticado esta metodología ya que puede dar como resultado correlaciones espurias.

Varley y Gradwell (1960, 1968) usan los valores k (o killing values) en los cuales la mortalidad se expresa como el $\log(N_t/N_s)$, donde N_t es la densidad original de la población y N_s es la densidad de los sobrevivientes. Si al ser graficados los valores de k contra el $\log N_t$ se obtiene una pendiente positiva, entonces, será indicio de la existencia de densodependencia.

(3)- En poblaciones vegetales uno de los métodos más socorridos para buscar evidencias de procesos que dependen de la densidad en la regulación poblacional es el estudio de patrones de distribución espacial. Este análisis se basa en la hipótesis de que la competencia entre plantas vecinas conduce al crecimiento y sobrevivencia densodependiente, lo cual trae como resultado que plantas que crecen muy cercanamente una(s) de otra(s) serán más pequeñas y susceptibles de perecer. La competencia por tanto convertirá una distribución agregada en una aleatoria, y esta última a su vez en una regular.

Otro enfoque, también relacionado con la determinación de la competencia, es aquel en el que se mide la competencia a través del grado en que son afectados los individuos por competidores intra y/o interespecíficos. Este enfoque metodológico permite que al manipular la densidad, en la vecindad de un individuo, se pueda determinar el efecto que ésta tiene en el desempeño individual, lo cual le hace particularmente útil en estudios de competencia y densodependencia; sobre todo si se trata de

especies muy longevas, en donde hacer los estudios demográficos es tarea que puede tomar algunos lustros.

En este trabajo de tesis nos planteamos investigar acerca de la existencia o no de procesos densodependientes en la cactácea columnar Neobuxbaumia tetetzo que crece en la región semiárida del valle de Tehuacán, Puebla, por medio de cuatro enfoques distintos, dos que evalúan de manera indirecta la presencia de procesos desodependientes (1 y 2) y otros dos (3 y 4) en los que se hace un manejo experimental:

- 1.- Diferencias en la estructura de tamaños en función de la densidad poblacional.
- 2.- Patrón de distribución espacial.
- 3.- Supervivencia de plántulas en función de la densidad.
- 4.- Crecimiento en función de la densidad.

En el estudio se toman en cuenta diferencias microclimáticas, así como los posibles cambios que se pudieran dar en la intensidad del proceso densodependiente a lo largo del desarrollo ontogénico de la especie, debido a que los distintos estadios del ciclo de vida pueden estar sujetos a muy distintas presiones selectivas.

Antecedentes

Descripción de la zona de estudio.

El Valle de Zapotitlán de las Salinas está enclavado en la porción suroccidental del Valle de Tehuacán. Este último, junto

con el Valle de Cuicatlán, constituyen las dos unidades fisiográficas de la Provincia Florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rzedowski, 1978). En trabajos anteriores, a esta provincia se le denominó Región Árida Poblana (Miranda, 1955), y fue también incluida dentro de la Cuenca Alta del Papaloapan (Miranda, 1948). Esta provincia se localiza entre los 17°48' y 18°58' latitud norte y los 97°03' y 97°43' longitud oeste (Figura 1), siguiendo una dirección noroeste-sureste sobre la Sierra Madre Oriental, la cual recibe localmente los nombres de Sierra de Tecamachalco, Zongolica y Juárez; se encuentra relativamente aislada de la faja continua de zonas áridas presente en el Altiplano de México. Ocupa la porción sureste del estado de Puebla y zonas adyacentes del noroeste de Oaxaca.

El Valle de Zapotitlán de las Salinas comprende una superficie aproximada de 86.74 km² y se ubica en los 18°20' latitud norte y 97°28' longitud oeste. Está limitado al oriente por las Sierras de Atzingo y Miahuatpec oriente, al norte por los cerros Chacateca y Pajarito, al poniente por el cerro La Mesa y al sur por el cerro Corral de Piedra.

El clima característico de la Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán es semiárido, debido principalmente al efecto de sombra de lluvia, ya que la Sierra Madre Oriental forma una barrera que dificulta el paso de los vientos húmedos provenientes del Golfo de México (Smith, 1965). La fórmula climática reportada para la estación Zapotitlán-Salinas es BS₀hw (e) gw", de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1981). Dicha fórmula corresponde a un clima seco con régimen de lluvias de verano, la precipitación anual es de 380 mm; es

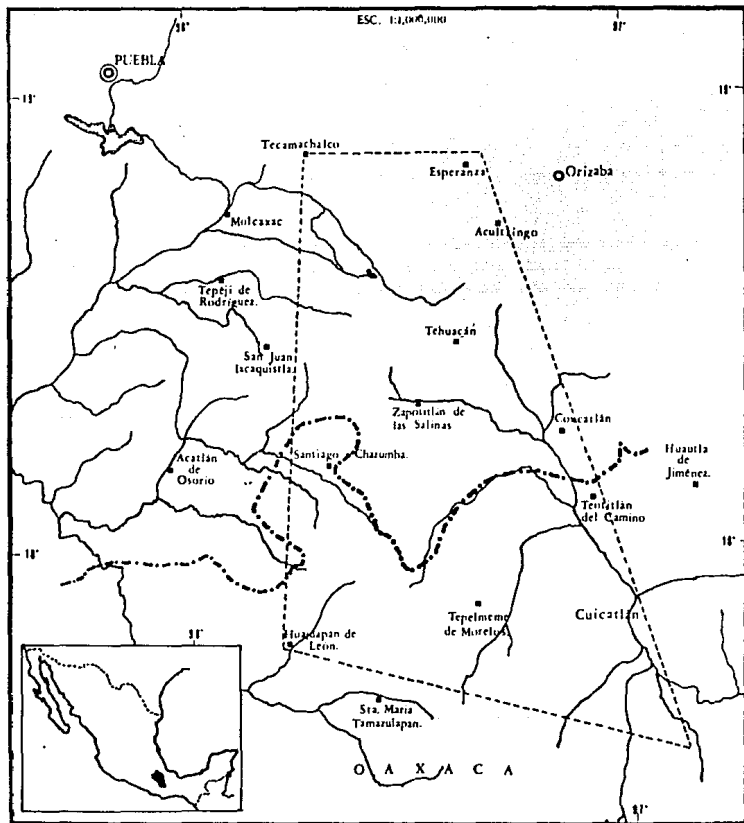


Figura 1. Localización de la Provincia Florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, al sureste del estado de Puebla (recuadro) y noreste de los de Oaxaca; entre los $17^{\circ}48'$ y $18^{\circ}58'$ latitud norte y los $97^{\circ}03'$ y $97^{\circ}43'$ longitud oeste. El Valle de Zapotitlán se ubica aproximadamente al centro del trapecioide que delimita a la Provincia y sus coordenadas son los $18^{\circ}20'$ latitud norte y $97^{\circ}28'$ longitud oeste.

semicálido, con una temperatura media anual de 21.2°C, y extremoso, con oscilaciones de las medias mensuales de entre 7 y 14°C. Existe una merma en las lluvias de verano (canícula).

Los suelos del Valle de Zapotitlán son someros, pedregosos, halomórficos, con diferentes estados de alcalinidad y salinidad, entre los cuales se encuentran los siguientes tipos: Litosoles, Cambisoles cálcicos y Xerosoles cálcicos (Meyrán, 1973). Estos suelos están derivados principalmente de rocas sedimentarias calizas y evaporitas del Cretácico Inferior y Medio, comprendiendo las formaciones Zapotitlán, Miahuatepec, San Juan Raya y Cipiapa.

La vegetación presente en el valle de Zapotitlán es un Matorral Xerófilo (Rzedowski, 1978), el cual incluye a todas las comunidades de porte arbustivo presentes en las zonas áridas y semiáridas de nuestro país. Zavala (1982) reporta una lista preliminar de la flora de este valle en la que incluye 152 especies, agrupadas en 114 géneros y 45 familias diferentes, de entre las cuales 27 especies corresponden a la familia Cactáceae y 17 a la Leguminosae, siendo éstas las dos familias con mayor riqueza. El mismo autor divide en cuatro unidades fisonómicas a la vegetación, basándose en el aspecto dado por las especies más conspicuas:

i) Matorral Espinoso. Ocupa un poco más de la mitad de la superficie total del valle, distribuyéndose en las partes bajas y de poca pendiente. Está constituido principalmente por leguminosas, las cuales se mezclan con agaves, cactus y árboles de talla pequeña. Las especies características de este grupo son Cercidium praecox (palo verde), Eysenhardtia polystachya (palo

blanco), Castela tortuosa (amargoso), Prosopis laevigata (mezquite), Zexmenia lantanifolia, Selloa glutinosa, Lantana sp. Agave marmorata (pitzomel), Opuntia tunicata (abrojo), Acacia constricta y Myrtillocactus geometrizans (garambullo).

ii) Tetechera. Ocupa aproximadamente la cuarta parte de la llanura, presentándose en terrenos accidentados con pendientes medias de 9° y superficies pedregosas. Estas agrupaciones están definidas por la presencia de abundantes individuos de la cactácea columnar Neobuxbaumia tetetzo (tetecho), quienes sobresalen del estrato arbustivo alcanzando alturas de hasta 10 m. Otras de las especies características de la tetechera son Mimosa luisana (uña de gato), Aeschynomene compacta, Cordia curassavica, Ruellia hirsuto-glandulosa, Mammillaria collina (biznaquita).

iii) Cardonal. Ocupa una extensión menor al 15 %, situándose en terrenos muy similares a las tetecheras pero con pendientes un poco mayores. Es de apariencia semejante a la agrupación anterior sólo que aquí la cactácea emergente es Cephalocereus hoppenstedtii (cardón blanco) y es acompañada típicamente por Echinopterys eglandulosa, Mascagnia seleriana, Mimosa luisana, Mammillaria collina, Ruellia sp, Caesalpinia melanadenia, Cassia pringlei y Pedilanthus aphyllus (zapatito).

iv) Izotal. Ocupa una porción muy pequeña del total de la zona estudiada, menor al 3 %. Las especies consideradas como características del grupo son la Beaucarnea gracilis (sotolín), Croton ciliato-glandulosus (San Nicolás), Agave kerchovei y Myrtillocactus geometrizans.

Estudios botánico-ecológicos efectuados en la zona.

Varios han sido los estudios de carácter botánico, florístico y vegetacional hechos en la Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán. Bravo Hollis (1930, 1931, 1960, 1978) con sus diversos trabajos ha contribuido sustancialmente al conocimiento de las cactáceas de Tehuacán. Martínez (1948) realizó algunas observaciones florísticas en el Valle de Cuicatlán. Miranda (1948) hizo una descripción de los dos valles y los incluyó dentro de una zona más general, el de la cuenca alta del río Papaloapan. Insertado en un proyecto de carácter arqueológico, Smith (1965) efectuó estudios sobre la flora y la vegetación del Valle de Tehuacán y parte del de Cuicatlán, en los que se comprenden aspectos fitogeográficos y paleobotánicos. Posteriormente, al estudiar la vegetación que ha existido en los últimos diez mil años, Smith (1967) puso en relieve la importancia arqueológica del Valle de Tehuacán. Meyrán (1973) publicó su "Guía botánica de cactáceas y otras suculentas del Valle de Tehuacán" donde describe someramente la flora y las características del Valle de Zapotitlán de las Salinas. Ledezma (1979) hizo un estudio sobre vegetación del Valle de Zapotitlán de las Salinas. Zavala (1980, 1982) elaboró una clasificación de la cubierta vegetal presente en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, haciendo uso de métodos numéricos. González y Chiang (1981) llevaron a cabo un estudio acerca de la flora y vegetación de la zona semiárida poblano-oaxaqueña. Jaramillo y González (1983) efectuaron un análisis de la vegetación arbórea en una porción de la Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán.

Villaseñor, Dávila y Chiang (1991) hicieron un estudio fitogeográfico del Valle Tehuacán-Cuicatlán donde reportan que la flora es de aproximadamente 1400 especies y 630 géneros, siendo las familias Compositae, Gramineae, Leguminosae y Cactaceae las mejor representadas con 82, 51, 48 y 21 géneros respectivamente.

Breve descripción de la especie.

Neobuxbaumia tetetzo (Coultter) Backeberg var. tetetzo es una cactácea columnar que llega a alcanzar hasta 15 m de altura; usualmente poco ramificada aunque no son raras las formas simples, sobre todo en individuos jóvenes y adultos con tallas por debajo de los 3 m; el tronco principal varía entre los 30 y 60 cm de diámetro; el color de la planta es verde cenizo. Las ramas son erectas y poco divergentes. Presenta de 13 a 17 costillas, aunque en las partes más viejas puede ocurrir un número mayor, son apenas prominentes en la base pero abultadas hacia el ápice o en las ramificaciones. La altura de estas costillas es de 2 a 2.5 cm y suelen presentar tubérculos separados por una depresión transversal ligeramente triangular. Las areolas distan entre sí de 7 a 10 mm, son largamente obovadas, provistas de abundante fieltro moreno claro en el ápice donde nacen las flores, en el resto el fieltro es grisáceo y desaparece pronto. Presenta espinas radiales de forma acicular en las areolas jóvenes, en número de 7 a 13 y con longitudes de hasta 20 mm; tiene de 1 a 3 espinas centrales, la mayor de hasta 12 cm, de color oscuro. Las flores crecen en el ápice de las ramas, son nocturnas, de color blanco, tubular-infundibuliformes

y de 5.5 cm de longitud. El fruto es ovoide, de aproximadamente 4 cm de largo por 3 cm de diámetro, color verde que al madurar cambia a pardo rojizo, con o sin algunas espinas setosas. Las semillas son pequeñas, oblicuo-reniformes de 2 mm de largo, color moreno oscuro, brillantes. Bravo (1978) presenta una descripción detallada de la especie.

Se distribuye en los estados de Puebla y Oaxaca. Las poblaciones forman grandes tetecheras en Zapotitlán de las Salinas, Calipan y San Sebastián Zinacantepec, Puebla. En Oaxaca se distribuye ampliamente en el Cañón de Tomellín así como en Totolapan y Tehuantepec.

OBJETIVOS

El estudio tiene como objetivo principal determinar la existencia de procesos que dependen de la densidad en una población natural de Neobuxbaumia tetetzo.

Como objetivo secundario se planteó el comparar la información que proveen diferentes métodos, no demográficos, en el estudio de la densodependencia en poblaciones que crecen en su ambiente natural.

METODOLOGIA

Si algo puede fallar, fallará.
Ley de Murphy.

El sitio donde se hizo el estudio fue el Jardín Botánico y Vivero de Cactáceas "Helia Bravo Hollis", perteneciente a la SEDUE. Este se encuentra ubicado en el km 25.6 de la carretera Tehuacán-Huajuapán de León, muy cerca del poblado de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Cuenta con una superficie de 100 ha, 90 de las cuales están asignadas como zona de reserva natural.

Dentro del área de este jardín, predominan las tetecheras y cardonales. Dentro del valle de Zapotitlán los tetechos forman prácticamente "bosques", debido a la alta densidad en la que crecen, desarrollándose principalmente en las laderas con poca pendiente de montañas y prominencias.

En la presente investigación se abordaron cuatro aspectos metodológicos, a fin de encontrar evidencias de procesos densodependientes en condiciones naturales. Dichos aspectos fueron: (1) la determinación puntual de la estructura de tamaños en función de las densidades; (2) el patrón de distribución espacial de los individuos; (3) análisis experimental en donde se evalúa el efecto de la densidad en la sobrevivencia de plántulas; y (4) el efecto de los vecinos conespecíficos sobre el crecimiento de individuos mayores a 10 cm de altura. Cada una de estas metodologías tuvo un período de trabajo en campo que abarcó distintos meses comprendidos entre el verano de 1988 y el de 1989.

Para todos los estudios solamente se consideraron dos orientaciones de ladera, la norte y la sur, por ser estas las más contrastantes en términos microclimáticos.

Densidad poblacional y estructura de tamaños.

Para obtener la estructura de tamaños existente en las pendientes sur y norte, se realizaron muestreos al azar de la población de Neobuxbaumia tetetzo en noviembre de 1988. En forma aleatoria se muestrearon un total de 25 puntos por ladera. En cada punto se delimitó un área de 78.5 m² trazando una circunferencia de 5 m de radio. Dentro de cada una de estas áreas se censó a los individuos de N. tetetzo mayores de 3 cm de altura. Los datos tomados a cada planta incluían: altura, número de ramificaciones, distancia y azimut con respecto al foco de la circunferencia. Se marcó con tinta indeleble a todos aquellos tetechos por arriba de los 10 cm de altura, ya que por abajo de dicha talla resultaba excesivamente difícil su marcaje. No se consideraron plántulas ni individuos juveniles que tuviesen menos de 3 cm, ya que en la mayoría de los casos resulta difícil distinguir entre varias especies de cactáceas cuando atraviesan por este estadio.

Las diferencias en estructura se evaluaron mediante una prueba de "G", teniendo como hipótesis nula que la distribución de tamaños es igual para las dos laderas.

Patrón de distribución espacial.

Los datos de azimut y distancia al foco de la

circunferencia, tomados en el estudio de la estructura de tamaños, se usaron para construir mapas de localización de individuos de tetecho presentes en los puntos muestreados. La distancia y el azimut de cada individuo constituyen las coordenadas polares (r y θ ; radio y ángulo respectivamente) de dicho individuo o punto. Estas coordenadas polares fueron transformadas a coordenadas rectangulares (x, y) y graficadas en un plano cartesiano, utilizando una escala 1:100 (Figura 2).

Con estas gráficas se determinó el patrón de distribución espacial que presenta Neobuxbaumia tetetzo en la localidad. Dicho patrón se evaluó considerando la totalidad de individuos, y para tres categorías diferentes de tamaño, por separado (individuos menores a 1 m, entre 1 y 3 m, y mayores a 3 m). Este análisis se realizó a fin de obtener evidencias indirectas de

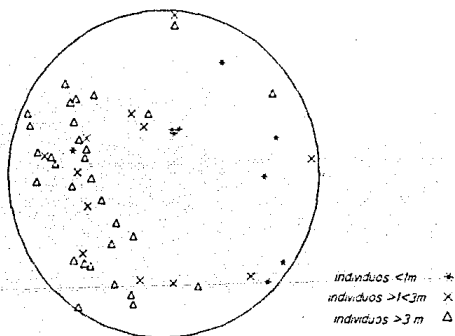


Figura 2. Mapa de localización de individuos para uno de los cincuenta cuadrantes circulares muestreados en el presente estudio. El área de estos cuadrantes es de 78.5 m² y todos ellos fueron dibujados a una escala 1:100.

posibles efectos densodependientes, ya que se esperaría que si las plántulas se establecen siguiendo patrones muy agregados, que éstos pasen a presentar patrones aleatorios o sobredispersos si es que se presenta un proceso densodependiente. Para determinar el patrón cada gráfica se dividió en 41 subcuadros iguales, de 1.92 m² cada uno, y se tomó la lectura del número de individuos que aparecían dentro de cada subcuadro, fuese ya del total o de cada una de las categorías consideradas. A fin de evaluar si la distribución era o no aleatoria, se compararon las frecuencias obtenidas contra las frecuencias esperadas por azar a través de una prueba de χ^2 , partiendo del supuesto de que los valores esperados una distribución Poisson si se tratara de una distribución aleatoria seguirían (Greig-Smith 1964 y Pielou 1977).

Debido a que esta prueba sólo es útil para determinar si la distribución es o no estocástica y a que no nos dice nada acerca de si el patrón es agregado o regular, en caso de que su distribución no sea al azar, se efectuó el cálculo de un par de índices más que si detectan dichas diferencias. El índice de dispersión de Morisita y el de agregación de David y Moore nos dan una medida del agrupamiento de los individuos en un área dada (Pielou 1977). Dichos índices prácticamente no varían con el tamaño de las unidades muestrales o subcuadros, e indican aleatoriedad cuando sus valores son muy cercanos a 1, agregación cuando toman valores por encima de la unidad, y un patrón regular o sobredisperso cuando tienen valores entre 0 y 1.

I = Índice de Agrupamiento de David y Moore

$$I = v / m$$

donde:

v = varianza del No. de individuo por cuadrante

m = media del No. de individuos por cuadrante.

I_d = Índice de Dispersión de Morisita

$$I_d = (S / N - 1) * [\sum n^2 (n - 1) / N]$$

donde:

S = No. de cuadrantes

N = No. total de individuos

n = No. de individuos en cada cuadrante.

El tamaño de los cuadrantes utilizados en el muestreo del patrón de agregación para el cálculo de los índices de Morisita y de David y Moore fueron de $1.38 \text{ m} * 1.38 \text{ m} = 1.92 \text{ m}^2$

Sobrevivencia de plántulas.

Se evaluó experimentalmente el efecto de la densidad sobre la sobrevivencia de plántulas de N. tetetzo con base en un diseño factorial de $2 \times 2 \times 6$. Los factores considerados fueron: (1) dos niveles de remoción o herbivoría (exclusión y no exclusión de herbívoros en general), (2) la orientación de las dos pendientes consideradas (norte o sur), y (3) las seis distintas densidades. Las densidades de plántulas iniciales a probar se fijaron de

forma arbitraria y éstas fueron:

densidad 1 = 200 individuos/m² = 8 ind./0.04 m²

densidad 2 = 625 individuos/m² = 25 ind./0.04 m²

densidad 3 = 1 800 individuos/m² = 72 ind./0.04 m²

densidad 4 = 5 600 individuos/m² = 224 ind./0.04 m²

densidad 5 = 16 250 individuos/m² = 650 ind./0.04 m²

densidad 6 = 28 250 individuos/m² = 1130 ind./0.04 m²

Se tenían entonces: seis densidades, cada una de ellas con dos niveles de exclusión y tres repeticiones para cada nivel, es decir, un total de treinta y seis montajes por pendiente y de setenta y dos para todo el experimento (Figura 3).

Cada unidad experimental consistió de charolas de papel secante de 20 cm de largo, por 20 cm de ancho y 5 cm de altura, en las que se puso tierra tomada de un solo punto y se sembró la cantidad de semillas suficientes como para tener, por aclareo

	PENDIENTE CON ORIENTACION NORTE						PENDIENTE CON ORIENTACION SUR					
	d1	d2	d3	d4	d5	d6	d1	d2	d3	d4	d5	d6
CON EXCLUSION	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
SIN EXCLUSION	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3

Nota: los valores corresponden al número de réplicas.

Figura 3. Diseño del experimento de sobrevivencia en plántulas de Neobuxbaumia tetetzo.

previo al comienzo del experimento, el número de plántulas requerido de densidad inicial. Cada una de estas charolas se colocó por debajo de la copa de individuos de Mimosa luisana Brandg., por ser ésta una de las especies arbustivas con las que más frecuentemente se asocia el tetecho en la localidad (Valiente-Banuet et al., 1991a). Para ello se efectuó un estudio previo en el que se censaron todos los individuos de M. luisana que aparecieron dentro de cuadrantes con área de 400 m², para las cuatro pendientes, y se estimaron coberturas y tamaños de los individuos. Con base en la moda de cobertura para la población de M. luisana se marcaron en las laderas estudiadas (norte y sur) un total de 72 arbustos y a cada uno de ellos se le asignó de manera aleatoria el tipo de tratamiento (con y sin exclusión) que sería colocado bajo su copa. Las exclusiones fueron hechas con malla para gallinero de $\frac{1}{2}$ pulgada de abertura y con una dimensión de 30 x 30 x 15 cm. Cada una de éstas fue enterrada por sus costados hasta los 5 cm de profundidad, y ancladas fuertemente mediante marcos de alambrión fijos al sustrato, con lo cual se aseguró la exclusión de mamíferos y aves. Para excluir hormigas y otros insectos que pudiesen dañar las plántulas aplicamos semanalmente un insecticida organoclorado (Clordano) alrededor de las cajas y su aplicación se efectuó sólo en el lapso en el que las plántulas podían ser removidas por hormigas. En el segundo mes de crecimiento, las plántulas alcanzan el peso y el anclaje radicular que impiden su remoción por hormigas, por lo que al término de este tiempo se suspendió el uso del insecticida.

Todos los tratamientos fueron colocados en la porción norte del arbusto correspondiente y lo más cercanamente posible a la

base de su tronco. Las charolas, con área de 0.04 m² y con un número inicial de plántulas para cada una de las densidades de 8, 25, 72, 224, 650 y 1130 individuos, se distribuyeron en función de la densidad y nivel de clausura que albergaría cada uno de los arbustos. El experimento dio inicio el 25 de julio de 1988.

A fin de comparar las curvas de sobrevivencia obtenidas para cada tratamiento se ajustaron modelos lineales en los que se consideraron a la densidad, nivel de exclusión y orientación de la pendiente como variables categóricas y al tiempo como variable continua. El ajuste a los modelos se realizó por medio del paquete estadístico GLIM 3.77 (Healy 1988) y la bondad del ajuste se evaluó a través de una prueba de χ^2 .

El modelo construido se basa en las siguientes suposiciones. En una especie con mortalidad constante (d) para una cohorte se tiene que

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = -d \quad \dots\dots\dots(1)$$

Integrando (1) obtenemos

$$N_t = N_0 \exp(-d \cdot t)$$

que también puede escribirse como

$$N_t = \exp(a - d \cdot t) \quad \dots\dots\dots(2)$$

donde: N_t = número de sobrevivientes al tiempo t

$$a = \ln N_0$$

La ecuación (2) corresponde a un modelo log-lineal que describe una curva de sobrevivencia del tipo II, es decir, con una tasa de mortalidad constante (Pearl, 1928). Si la mortalidad no es constante a lo largo del tiempo, la ecuación original debe contemplar dicha variación, con lo cual tendríamos que

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = -d + b*t \quad \dots\dots\dots(3)$$

donde d es la tasa de mortalidad inicial o mortalidad al $t=0$, b es un parámetro que describe el comportamiento de la tasa de mortalidad, la cual incrementará con el tiempo si $b < 0$ o decrementará si $b > 0$. Integrando la ecuación 3 obtenemos

$$N_t = \exp(a - d*t + c*t^2) \quad \dots\dots\dots(4)$$

donde d es la tasa de mortalidad inicial y el parámetro cuadrático c es una medida de la forma que tiene la curva y a es el \ln de N_0 . Esta ecuación 4 corresponde a un modelo log-lineal cuyo parámetro c nos da la medida de la intensidad a la cual varía la mortalidad en el tiempo. Este parámetro c tiene un comportamiento similar al parámetro b de la ecuación 3 y describe el caso de una curva de sobrevivencia del tipo I (aumento en la mortalidad) si $c < 0$, o del tipo III si $c > 0$. Si c no difiere significativamente de cero entonces la curva de sobrevivencia que describa la ecuación 4 será del tipo II.

Efecto de los vecinos conespecíficos sobre el crecimiento.

En el presente estudio se exploró una forma alternativa para

definir el vecindario. Dado que la especie estudiada es perenne, las generaciones se sobreponen y el ambiente no es del todo homogéneo, resultó necesaria la inclusión de algún parámetro que contemplara la edad y/o tamaño del individuo al cual se mediría su desempeño, así como una medida de la cantidad y calidad de las plantas que podrían competir dentro de la vecindad de dicho individuo. La relación alométrica encontrada por Valiente-Banuet et al. (1991a) entre el tamaño del tallo y el área de influencia radicular dió la pauta para poder estimar la vecindad, al poder partir siempre del tamaño del individuo a analizar. El índice de competencia obtenido fue denominado 'potencial competitivo del vecindario' ya que da una medida de los individuos que se encuentran dentro de la vecindad del sujeto 'focal' y que podrían competir con él.

Un total de ciento noventa plantas, noventa y dos en la pendiente norte y noventa y ocho en la sur, fueron utilizadas en la determinación del efecto que tiene la vecindad de cada individuo sobre su desarrollo. Los individuos utilizados fueron marcadas y medidos por vez primera en mayo de 1988 por Núñez y Barnard (1989) en sus estudios de crecimiento y demografía de Neobuxbaumia tetetzo. En la selección de los individuos se consideraron las fases o estadios por los que atraviesa la especie en su desarrollo ontogénico, por lo que se decidió dividir o estratificar el muestreo en tres categorías o grupos. En la primera categoría se consideraron a aquellos individuos que usualmente están asociados a plantas nodrizas y que presentan alturas dentro del rango de 0 a 100 cm. La segunda categoría abarca a individuos juveniles que pueden o no estar asociados a

nodrizas, aunque lo frecuente es encontrarlos sin asociarse; este grupo abarca individuos de los 100.1 a los 300 cm de altura. Por último, la categoría de individuos adultos no asociados a nodrizas (usualmente), incluye a todos los individuos con tamaños por arriba de los 3 m. La cota inferior de altura para organismos que ya han alcanzado la madurez es de aproximadamente 2.5 m, pero son pocos los individuos que inician su fase reproductiva entre esta talla y el mínimo elegido para la tercer categoría (3 m).

Se tomó un mínimo de treinta individuos por pendiente de cada uno de los grupos y se midió la vecindad de cada uno. La vecindad de un individuo se define como la suma de todos los sujetos de la misma especie que se encuentran dentro del área de influencia radicular de éste, más todos aquellos conoespecíficos (i.e. de la misma especie) que estando fuera de dicha área interceptan o incluyen dentro de su propia zona de influencia radicular a aquel.

El área de influencia radicular se calcula a partir de la siguiente ecuación (Valiente-Banuet et al., 1991a):

$$\ln Y = 1.23 + 1.83 \ln X$$

Esta función describe significativamente la relación alométrica existente entre la altura en cm (X) y el área o superficie abarcada por las raíces también en cm (Y) de esta cactácea columnar.

Se tomaron las alturas y distancias de todos los tetechos comprendidos dentro de la vecindad del individuo considerado como foco. La sumatoria del inverso de la distancia cuadrada

multiplicada por la altura de cada individuo [$E(h_i/d_i^2)$] dentro del vecindario determina el potencial competitivo al cual está sometido el individuo focal. Dicho potencial competitivo es una medida de la vecindad de la planta y se espera que, si la densodependencia opera de forma importante, tenga un marcado efecto en el desempeño del individuo, a nivel de respuesta fisiológica (crecimiento, fecundidad y sobrevivencia).

El trabajo en campo se llevó a cabo en los meses de febrero y marzo de 1989, paralelamente a la medición de los incrementos en altura de los tetechos, después de transcurrido un ciclo de crecimiento. Los datos de crecimiento versus potencial competitivo del vecindario fueron analizados mediante el ajuste de una función no-lineal, hecha con el paquete estadístico GLIM 3.77.

RESULTADOS

Densidad poblacional y estructura de tamaños.

En terminos generales existe un balance favorable de plantas jóvenes sobre adultas en ambas laderas. Una gran mortalidad se da al paso entre la primera categoría de tamaño y la que le sucede (Figura 4). Esto indica que son poblaciones estables, con esperanza de vida muy baja en los primeros años de vida después de los cuales aumenta y se hace casi constante para el resto de su ciclo de vida, volviendo a disminuir al llegar la senectud.

Entre las dos laderas (norte y sur) no sólo existe diferencia en la estructura de tamaños ($G= 30.6$, $p<0.02$; Tabla A1 en Apéndice), sino que existe también una marcada disimilitud en las densidades ($t= 8.99$, $p< 0.001$). Las diferencias en densidad se dan básicamente entre las categorías de tamaño por debajo de los 60 cm (Figura 5), y no son tan marcadas para los intervalos restantes, aunque son consistentemente mayores en la ladera sur que en la norte. Este hecho indica que existen problemas en el establecimiento de tetechos en las laderas que miran al norte, en comparación con sus opuestas.

Dada la existencia de diferencias significativas en densidad, los análisis de estructura entre muestras densas y ralas se hicieron por separado para cada una de las laderas. Las muestras fueron clasificadas en densas y ralas usando como criterio la mediana de la densidad por pendiente. Las diferencias entre muestras para ambas pendientes resultaron ser significativas ($G = 27.37$, $p< 0.05$ en la ladera norte y $G = 43.43$, $p<0.001$ en la sur; Tablas A2 y A3 respectivamente, en

Apéndice). Las clases que aportan las mayores diferencias están o por debajo de los 60 cm o por arriba de los 5 m, y presentan una relación inversa entre ellas. Esto significa que existe tanto un número mayor de individuos pequeños, como un número menor de los de gran tamaño, en comparación con los valores esperados por azar en las áreas densas, y viceversa en las ralas (ver residuos ajustados de las Tablas A2 y A3 del Apéndice).

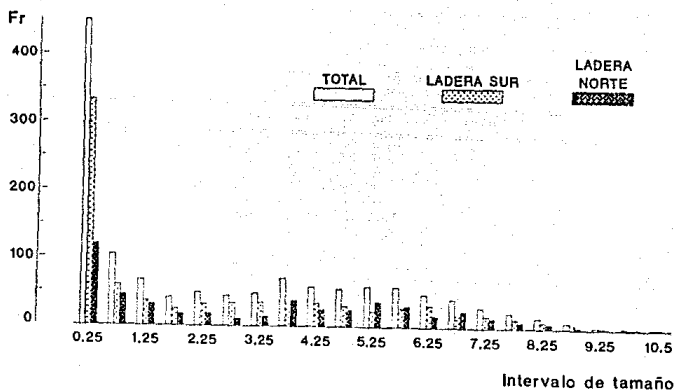


Figura 1. Histograma de distribución de frecuencias a intervalos iguales de tamaño en *Neobuxbaumia tetetzo*, para las Laderas Sur y Norte así como para la suma de ambas.

Se evaluó también el efecto que tiene la presencia o ausencia de uno o más individuos dominantes, los cuales definimos como aquellos tetechos mayores a 7.5 m de altura, sobre la estructura de tamaños. Al dividir y analizar las muestras, se

encontró que las diferencias en estructura eran marcadas, sobre todo en la ladera con orientación sur ($\bar{G} = 52.29$, $p < 0.001$ en la norte y $\bar{G} = 146.79$, $p < 0.001$ en la sur, Tablas A4 y A5 del

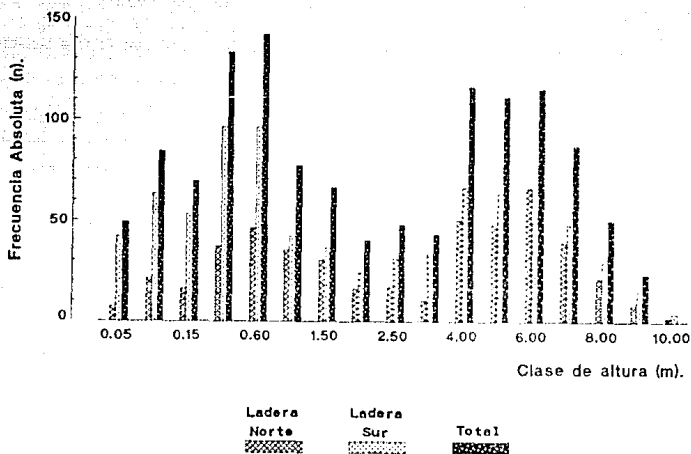


Figura 5. Histograma de distribución de tamaños usados en el análisis, en una población de Neobuxbaumia tetetzo del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

Apéndice respectivamente). Los cuadrantes con individuos dominantes presentan un número menor al esperado de tetechos por debajo de los cuatro metros de altura y un número mayor al esperado de individuos por encima de esa talla (ver residuos ajustados de las Tablas A4 y A5 en Apéndice).

Finalmente, se compararon las estructuras entre muestras densas y ralas en individuos adultos. Para ello se obtuvo la media (μ) del número de individuos por arriba de los 3 m de altura y mediante este valor se separaron las muestras. Los resultados muestran que existen diferencias marcadas en la estructura de tamaños entre muestras densas y ralas en individuos adultos ($G = 161.12$, $p < 0.001$, ver Tabla A6 en Apéndice), al haber consistentemente un número de individuos menor al esperado por azar en todas las categorías menores a los 3 m en las muestras densas, y uno mucho mayor en las muestras ralas. Respecto a las categorías por arriba de los 3 m la prueba refleja el criterio de separación adoptado. En la Figura 6 se ilustra las frecuencias de cada categoría de tamaño tanto para las muestras densas como ralas en individuos adultos.

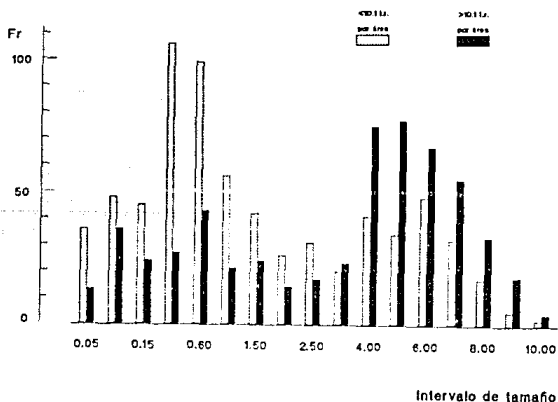


Figura 6. Histograma de distribución de tamaños para muestras densas y ralas en individuos adultos.

Patrón de distribución espacial.

Los individuos de Neobuxbaumia tetetzo no están distribuidos aleatoriamente. Los valores de χ^2 indican que existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.001$ para todos los casos, ver Tabla A7 en Apéndice) entre el patrón observado y el aleatorio.

Los índices de agrupación y de dispersión obtenidos (ver Tabla 1) nos revelan que existe un patrón de agregación, a la

Tabla 1. Índice de agrupamiento (I) de David y Moore, e Índice de dispersión (I_d) de Morisita, para cada uno de los intervalos de clase de altura, en total y por ladera.

	Sitio	Índice de Agrupamiento I	Índice de Dispersión I_d
Total de indiv.	Ladera Norte	1.53	2.17
	Ladera Sur	3.34	4.02
	Ambas Laderas	2.71	3.78
Individuos <1 m	Ladera Norte	1.92	6.84
	Ladera Sur	4.75	10.94
	Ambas Laderas	3.96	12.07
Indiv. >1, <3 m	Ladera Norte	1.23	4.29
	Ladera Sur	1.43	4.56
	Ambas Laderas	1.36	4.79
Individuos >3 m	Ladera Norte	1.23	1.54
	Ladera Sur	1.70	2.60
	Ambas Laderas	1.49	2.21

Nota:

El tamaño de cada cuadrante fue de

$$1.38 \text{ m} * 1.38 \text{ m} = 1.92 \text{ m}^2.$$

escala utilizada, en cualquiera de las laderas y para cualquiera de las categorías elegidas. Cabe resaltar la existencia de una 'escala' en la agregación de los tetechos, la cual va de una mayor agregación en las plántulas e individuos con tallas menores a 1 m, hasta una menor agregación en organismos adultos. También se presentan valores de agrupación más altos para las muestras tomadas en pendientes que miran al sur en comparación con aquellas de la pendiente norte.

Sobrevivencia de plántulas y densodependencia.

Las curvas de sobrevivencia obtenidas para los tres tratamientos muestran un patrón en el cual la mortalidad es muy elevada al principio del experimento (primeras seis o siete semanas) y disminuye drásticamente a partir de esa fecha, presentando una sobrevivencia casi constante hasta el término del ciclo anual. En la Figura 7 se ilustran las curvas para cada una de las densidades por separado, y en la Figura 8 todas las densidades agrupadas con base en la orientación de la ladera y el nivel de exclusión.

El Análisis de Varianza del número de individuos sobrevivientes para los tiempos t_{18} y t_{19} (294 y 323 días, respectivamente) se muestran en las Tablas 2 y 3; en ellas se señala la significancia de cada una de las tres variables consideradas, así como la significancia de sus interacciones. Se observa que la densidad es la fuente que más explica la variación entre muestras y que ésta es significativa sólo hasta el tiempo t_{18} , ya que al tiempo t_{19} deja de serlo.

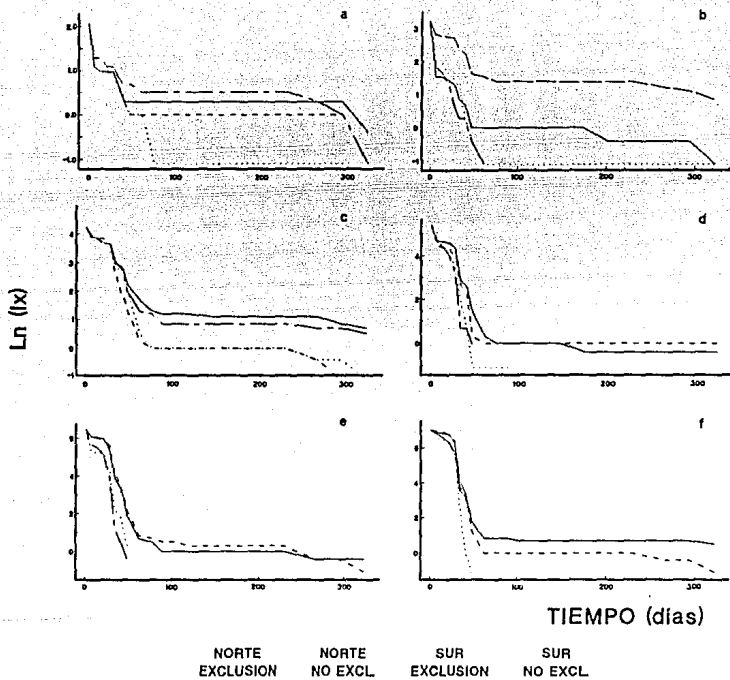


Figura 7. Curvas de sobrevivencia para plántulas de Neobuxbaumia tetetzo a diferentes densidades. En cada gráfica se muestran las cuatro curvas correspondientes a la combinación: orientación de la ladera - nivel de exclusión, para cada densidad.

(a) Densidad 1 [200 ind./m². n=8];
 (b) Densidad 2 [625 ind./m². n=25];
 (c) Densidad 3 [1,800 ind./m². n=72];
 (d) Densidad 4 [5,600 ind./m². n=224];
 (e) Densidad 5 [16,250 ind./m². n=650];
 (f) Densidad 6 [28,250 ind./m². n=1,130].

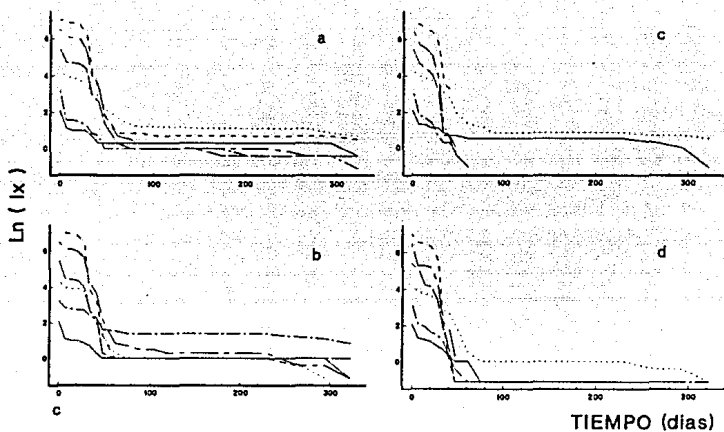


Figura 8. Curvas de sobrevivencia para las plántulas de Neobuxbaumia tetetzo agrupando las seis densidades utilizadas en una gráfica, según la orientación de la ladera y el nivel de exclusión.
 (a) Ladera Norte con exclusión;
 (b) Ladera Sur con exclusión;
 (c) Ladera Norte sin exclusión;
 (d) Ladera Sur sin exclusión.

Tabla 2. Análisis de varianza para los datos de sobrevivencia de plántulas obtenidos al tiempo t18.

FUENTE	SUM.CUAD.	G.L.	CUAD.MED.	RAZON F	P
DENSIDAD	1189.26	5	237.85	3.58	0.01
EXCLUSION	91.24	1	91.24	1.37	0.25
PENDIENTE	5.17	1	5.17	0.08	0.78
DEN.XEXC.	159.77	5	31.95	0.48	0.79
DEN.XPEN.	213.46	5	42.69	0.64	0.67
EXC.XPEN.	15.88	1	15.88	0.24	0.63
DEXPEXEX	45.82	5	9.16	0.14	0.98
ERROR	3186.34	48	66.38		
TOTAL	4876.94	71			

Tabla 3. Análisis de varianza para los datos de sobrevivencia de plántulas obtenidos al tiempo t19.

FUENTE	SUM.CUAD.	G.L.	CUAD.MED.	RAZON F	P
DENSIDAD	184.24	5	36.85	2.34	0.06
EXCLUSION	43.88	1	43.88	2.79	0.10
PENDIENTE	1.66	1	1.66	0.11	0.75
DEN.XEXC.	73.99	5	14.80	0.94	0.46
DEN.XPEN.	131.88	5	26.38	1.67	0.16
EXC.XPEN.	4.09	1	4.09	0.26	0.61
DEXPEXEX	29.91	5	5.98	0.38	0.86
ERROR	756.32	48	15.76		
TOTAL	1225.97	71			

Los coeficientes de determinación (r^2) para las variables significativas del experimento de sobrevivencia de plántulas se muestran en la Figura 9. En ella se observa el comportamiento del coeficiente de determinación de la variable que resultó significativa a lo largo del tiempo, desde el inicio hasta el

penúltimo punto (tiempo 19 = 323 días de experimentación) que fue la densidad. Esta variable tuvo su mayor peso durante las primeras siete semanas, período en el cual el coeficiente presenta un descenso en su valor, entre la tercer y cuarta semana después de iniciado el experimento, que concuerda con el pico de aumento mostrado por el efecto de la herbivoría. En las primeras cuatro semanas el nivel de exclusión, que evalúa el efecto de herbívoros y removedores, es una fuente de variación significativa que alcanza su valor máximo en la cuarta semana, como se indicó arriba, y deja de ser una variable importante en la sobrevivencia de las plántulas de tetecho a partir de la siguiente fecha. Al final de la gráfica, la tendencia al descenso de uno de los coeficientes y el aumento del otro se vuelve a presentar, pero aquí los números en las muestras son ya tan pequeños que cualquier cambio se ve amplificado grandemente, además de que es en estas fechas donde ambas fuentes han dejado de ser significativas.

Al llegar el tiempo t₁₉ (323 días) los efectos de la mortalidad densodependiente empiezan a velarse, ya que el efecto combinado de la mortalidad dependiente e independiente de la densidad abaten el número de individuos entre un 93 y un 100% de las densidades iniciales. La cantidad de individuos es tan reducida a los 323 días que resulta muy difícil detectar una fuente de variación significativa, ya que los efectos de la deriva estadística son, para estas alturas de tiempo, muy pronunciados.

La tendencia de los promedios porcentuales al tiempo t₁₉ (Tabla 4) sigue reflejando la existencia de un proceso que

depende de la densidad, pero al observar los valores de las medias y desvíos estándar del número de sobrevivientes encontramos que los desvíos exceden los valores medios, los cuales son muy bajos ya.

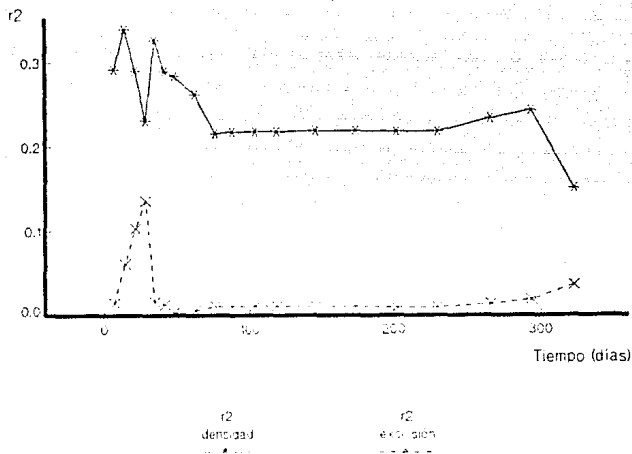


Figura 9. Coeficientes de determinación para las dos variables significativas en la sobrevivencia de plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo*. La variable correspondiente al tratamiento de exclusión es solamente significativo entre la tercera y quinta semana, tiempo en el que los valores del coeficiente r^2 se elevan; antes y después esta variable no es significativa.

Tabla 4. Datos promedio de sobrevivencia por tratamiento para cada ladera, el promedio de las dos pendientes y el número promedio de sobrevivientes para cada uno de los tratamientos al tiempo ± 19 (323 días).

Tratamiento	% de sobrevivencia		\bar{x}	$n \pm$ d.e.
	L.Norte	L.Sur		
Den. 1 c/Exc.	8.33	4.17	6.25	0.50 \pm 0.76
Den. 1 s/Exc.	4.17	0.00	2.08	0.17 \pm 0.37
Den. 2 c/Exc.	1.33	9.33	5.33	1.33 \pm 1.37
Den. 2 s/Exc.	0.00	1.33	0.67	0.17 \pm 0.37
Den. 3 c/Exc.	2.78	0.00	1.39	1.00 \pm 1.53
Den. 3 s/Exc.	2.31	0.46	1.39	1.00 \pm 1.41
Den. 4 c/Exc.	0.30	0.45	0.37	0.83 \pm 1.21
Den. 4 s/Exc.	0.00	0.00	0	0
Den. 5 c/Exc.	0.10	0.05	0.08	0.50 \pm 0.50
Den. 5 s/Exc.	0.00	0.00	0	0
Den. 6 c/Exc.	0.15	0.03	0.09	1.00 \pm 1.41
Den. 6 s/Exc.	0.00	0.00	0	0
	-----	-----	-----	
	\bar{x} = 1.62	1.32	1.47	

El ajuste al modelo log-lineal de las curvas de sobrevivencia resultó ser altamente significativo y explica el 94% de la devianza total (Tabla 5). Las variables más importantes fueron el tiempo y la densidad, que explican junto con su interacción el 92% de la devianza. Debido a que las frecuencias de sobrevivencia son funciones que decrecen monotónicamente con el tiempo, era esperable que éste explicara la mayor parte de la devianza (56% en el modelo), en tanto que su componente cuadrático tuvo poco peso ya que explicó solamente el 0.5% de la devianza.

Tabla 5. Análisis de devianza para las curvas de sobrevivencia en plántulas de Neobuxbaumia tetetzo.

FUENTE	X ²	g.l.	r ²
TIEMPO	188,642	1	0.5610
DENSIDAD	116,257	5	0.3457
TRATAMIENTO	2,091	1	0.0062
PENDIENTE	6	1	0.00002
TIEMPO ²	1,563	1	0.0046
DENS.*TIEM.	7,127	5	0.0212
DENS.*TIEM. ²	859	5	0.0026
ERROR	19,737	460	

TOTAL	336,282	479	
Total del Modelo: 316,545 (r ² = 0.9413)			

Los modelos obtenidos para cada uno de los tratamientos se muestran en la Tabla 6 y se representan graficamente en la Figura 10. En cada ecuación se tiene tanto el componente lineal (d) como el componente cuadrático (c). También se observa que la mortalidad depende de la densidad inicial, ya que los valores de las pendientes disminuyen conforme aumenta la densidad inicial. El nivel de exclusión sólo afectó a la ordenada al origen, siendo siempre mayor en aquellos tratamientos en los que se excluyeron los herbívoros.

Tabla 6. Modelos teóricos de sobrevivencia en función de las densidades iniciales y el nivel de exclusión al que se encuentren sometidas las cohortes.

Tratamientos		a	-	dt	+	ct ²
E X C L U I D A S	Dens.1	$N_t = e^{1.618}$	-	0.01122 t	+	0.000028 t ²
	Dens.2	$N_t = e^{2.824}$	-	0.02058 t	+	0.000050 t ²
	Dens.3	$N_t = e^{4.334}$	-	0.03946 t	+	0.000095 t ²
	Dens.4	$N_t = e^{5.353}$	-	0.06319 t	+	0.000158 t ²
	Dens.5	$N_t = e^{6.655}$	-	0.06332 t	+	0.000138 t ²
	Dens.6	$N_t = e^{7.377}$	-	0.06163 t	+	0.000110 t ²
E X C L U I D A S	Dens.1	$N_t = e^{1.731}$	-	0.01291 t	+	0.000030 t ²
	Dens.2	$N_t = e^{2.624}$	-	0.03740 t	+	0.000101 t ²
	Dens.3	$N_t = e^{4.200}$	-	0.03847 t	+	0.000094 t ²
	Dens.4	$N_t = e^{5.329}$	-	0.08236 t	+	0.000216 t ²
	Dens.5	$N_t = e^{6.338}$	-	0.09233 t	+	0.000237 t ²
	Dens.6	$N_t = e^{7.118}$	-	0.07173 t	+	0.000134 t ²

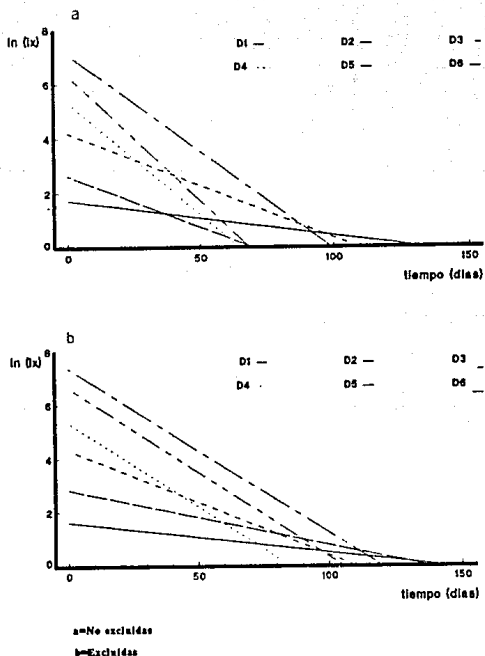


Figura 10. Curvas teóricas de supervivencia en plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* para cada una de las densidades estudiadas.

Crecimiento de plantas y densidad.

El factor que mayor influencia ejerce en el crecimiento de *Neobuxbaumia tetetzo* es la orientación de la pendiente sobre la cual medran los individuos. Este hecho es muy notorio ya que en las pendientes que miran al sur los incrementos en altura llegan a duplicar los valores máximos alcanzados por los individuos en

la pendiente norte (Figura 11). Por otro lado, es en la pendiente sur donde se encuentran las mayores densidades, lo cual se refleja en los valores que alcanzan los potenciales competitivos de la vecindad, siendo más altos en esta pendiente que en la norte. Otro elemento que influye sobre la tasa de crecimiento absoluto de estos organismos es su talla misma. Las mayores diferencias en crecimiento se dan entre los individuos que están por debajo del metro de altura y aquellos por arriba de esta cota (Figuras 12 a 14). El efecto que ejerce el vecindario sobre el crecimiento individual en N. tetetzo es negativo, esto es, a medida que aumenta el número y tamaño de los vecinos conespecíficos hay un menor crecimiento del organismo. Para describir el efecto que ejerce el vecindario sobre el crecimiento de cada planta se ajustó un modelo no lineal que está dado por una función cuadrática del tipo: $Y = Y_{\text{máx}} e^{-bX^2}$.

El modelo cuadrático aceptado como significativo ($F = 58.6$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.486$) incluye los factores correspondientes a la orientación de la ladera y la clase de tamaño de los individuos, y se describe mediante la ecuación:

$$Y = e (0.095 - 0.1463 * P.C.^2 + 0.97 LAD.S. + 1.32 CL2 + 1.5 CL3)$$

donde: Y = Incremento en altura.

e = Número e = 2.71828183

P.C. = Potencial Competitivo del Vecindario.

LAD.S. = Ladera Sur.

CL2 = Clase o Categoría 2 (<3 y >1 m de altura).

CL3 = Clase o Categoría 3 (>3 m de altura).

Las variables LAD.S., CL2. y CL3 son variables binarias, i.e. toman valores de 0 o 1 dependiendo de la curva que se quiera describir (ej. la curva para la categoría 2 en la ladera norte tomaría los valores binarios 0 para la var. LAD.S., 1 para CL2. y 0 para CL3.).

En la Tabla 7 se dan los valores del análisis de varianza para el modelo cuadrático y en la Tabla 8 la magnitud de los coeficientes de determinación (r^2) para cada una de las variables del modelo. Es claro que las dos variables que tienen mayor peso en el crecimiento de esta cactácea son el factor microambiental (orientación de la pendiente) y el tamaño mismo del individuo. Sólo un pequeño porcentaje de la variación (el 6%) es explicada por el potencial competitivo del vecindario pero es una fuente estadísticamente significativa.

Tabla 7. Análisis de varianza para el modelo de crecimiento en función del potencial competitivo del vecindario.

FUENTE	SUM.CUAD.	G.L.	CUAD.MED.	RAZON F	P
CLASE DE TAMAÑO	1313.0	2	656.5	37.1	***
LADERA	1428.3	1	1428.3	80.7	***
POTENCIAL COMPETITIVO	362.2	1	362.2	20.5	***
ERROR	3282.5	185	17.7		

TOTAL	6386.0	189			

Tabla 8. Coeficientes de determinación para las variables involucradas en el modelo cuadrático que describe el efecto de la vecindad en el crecimiento de Neobuxbaumia tetetzo.

VARIABLE	r ²
CLASE DE TAMAÑO	0.21
LADERA	0.22
POTENCIAL COMPETITIVO	0.06
MODELO	0.49

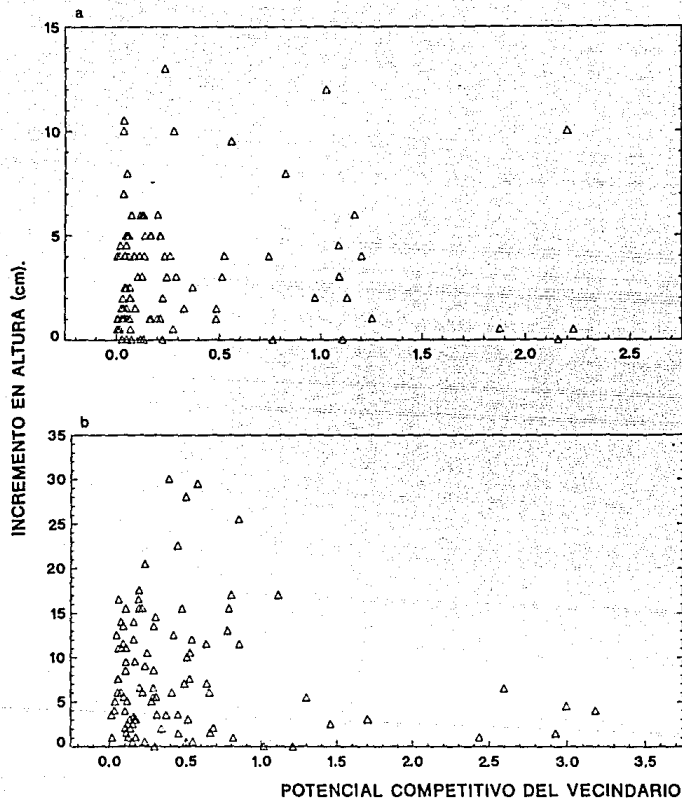


Figura 11. Valores observados del efecto del Potencial Competitivo del Vecindario sobre el crecimiento individual en *Neobuxbaumia tetetzo*.

(a) Ladera Norte.

(b) Ladera Sur.

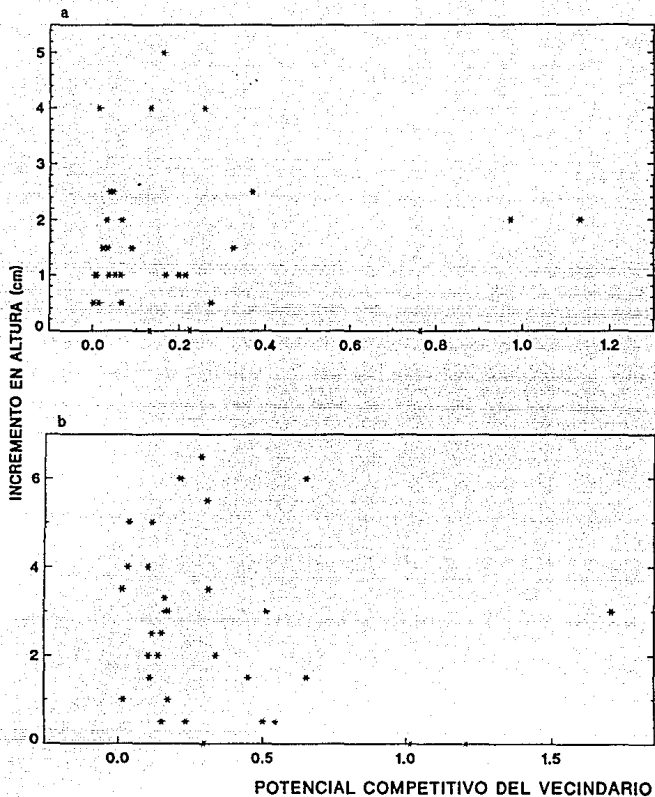


Figura 12. Valores observados del efecto del Potencial Competitivo del Vecindario sobre el crecimiento individual en *Neobuxbaumia tetetzo* para el intervalo de tamaño de 0 a 1m de altura.

(a) Ladera Norte.

(b) Ladera Sur.

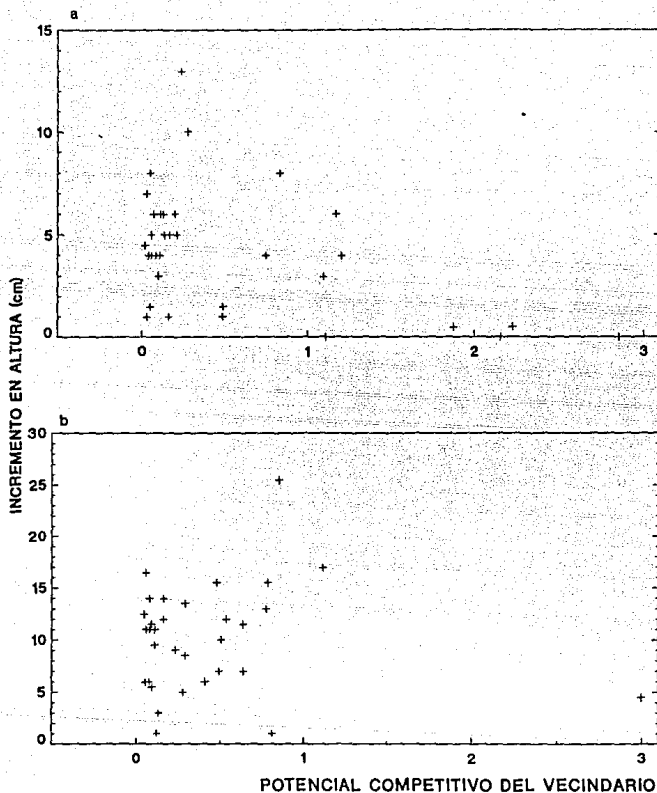


Figura 13. Valores observados del efecto del Potencial Competitivo del Vecindario sobre el crecimiento individual en *Neobuxbaumia tetetzo* para el intervalo de tamaño de 1.01 a 3m de altura.

(a) Ladera Norte.

(b) Ladera Sur.

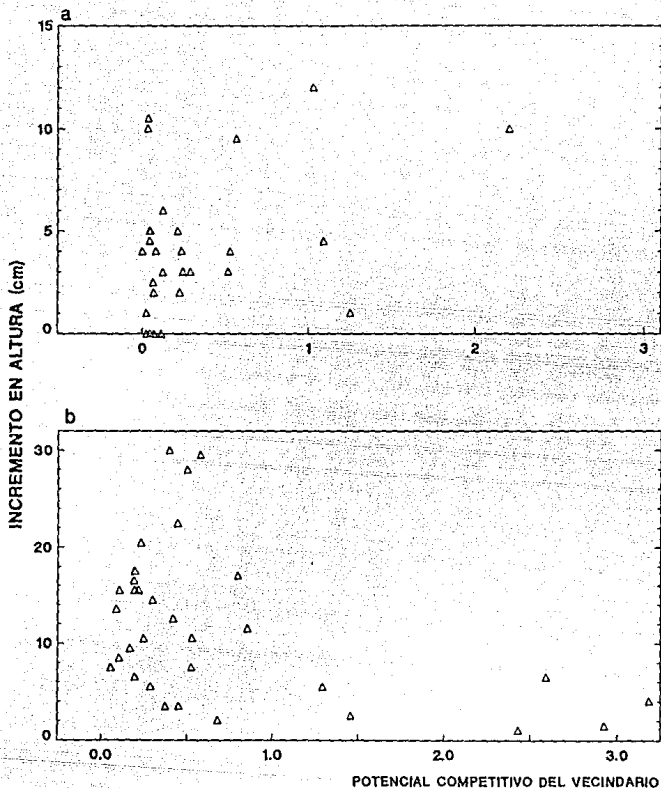


Figura 14. Valores observados del efecto del Potencial Competitivo del Vecindario sobre el crecimiento individual en *Neobuxbaumia tetetzo* para el intervalo de tamaño mayor a los 3m de altura.

(a) Ladera Norte.

(b) Ladera Sur.

En la Figura 15 se ilustran las curvas obtenidas mediante el modelo teórico para las dos laderas y las categorías de tamaño consideradas, en ella se nota la marcada influencia que ejercen cada una de las variables en la respuesta de los individuos.

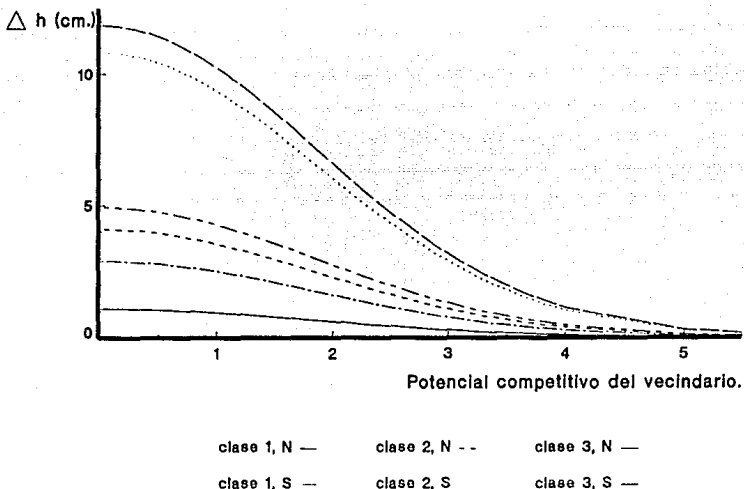


Figura 15. Curvas teóricas de crecimiento para la cactácea Neobuxbaumia tetetzo en función de la orientación de la pendiente, clase de tamaño y del Potencial Competitivo del Vecindario.

El modelo estadístico obtenido explica el 49% de la variación de los datos, este modelo incluye aparte del potencial competitivo, dos fuentes de variación más que son la ladera sobre la que crece el individuo y la clase de tamaño a la que pertenece. La orientación de la pendiente y el tamaño del individuo son fuentes que explican la mayor parte de la variación en crecimiento apical, poco más del 20% cada una de ellas (Tabla 8). El efecto del vecindario sobre el crecimiento solamente explica el 6% de la varianza, no obstante, es una fuente de variación altamente significativa (Tabla 7) y por lo tanto de importancia.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Y el terrón más pequeño de esa tierra es más complicado que todas mis fórmulas.

M. Yourcenar.

No es por su naturaleza, ni por una cualidad propia a lo viviente que los fenómenos de la biología sean más complejos que los de la física.
Su complejidad se debe a la imposibilidad de aislar los fenómenos.

F. Jacob.

Essentia non sunt multiplicanda praeter necessitatem.
W. Occam.

Estructura de tamaños y densidad

Se conoce poco acerca de la regulación de las poblaciones vegetales en la naturaleza. Mucho del conocimiento está basado en inferencias hechas a partir de la observación de rodales

naturales con diferentes densidades y, en contraste, pocos han sido los estudios en los que la densidad se ha manipulado experimentalmente (Ehleringer, 1984; Fowler, 1986b).

Los estudios descriptivos sólo pueden proveer de evidencia circunstancial acerca de la densodependencia, debido a que los efectos del sitio pueden confundirse con los de la densidad. Cuando estos estudios descriptivos incluyen un factor demográfico detallado la evidencia circunstancial de densodependencia llega a ser fuerte. No obstante, siguen existiendo fuentes de variación y cuantificar su magnitud en el tiempo y el espacio seguirá siendo difícil. Por lo anterior se ha hecho cada vez más notorio que para una demostración y cuantificación de los efectos que dependen de la densidad se requiere manipular o perturbar las poblaciones naturales (Antonovics y Levin, 1980).

Existen fuertes limitaciones en los estudios descriptivos, el simple análisis de la estructura demográfica no es per se concluyente, debido a la existencia de factores históricos (manejo de la tierra en el pasado, catástrofes, eventos microambientales cíclicos) que desconocemos y pueden ser las causas de que las subpoblaciones observadas presenten la estructura actual. Sin embargo, aportan evidencia de la posible presencia de procesos densodependientes sin que sea necesario perturbar. Los resultados de la comparación de estructura de una población de Neobuxbaumia tetetzo creciendo en condiciones naturales muestran que podrían existir dichos procesos. También se detectó que el factor ambiental produce diferencias en las densidades de las dos subpoblaciones analizadas, aquellas de las dos pendientes más contrastantes. Las densidades poblacionales

del tetecho son mayores en las pendientes que miran al sur y menores en las orientadas al norte.

En las zonas cercanas a cada uno de los trópicos y en latitudes mayores, las diferencias microclimáticas entre laderas norte y sur son las de mayor contraste. En el hemisferio norte las laderas que ven al sur son las que reciben la mayor cantidad de radiación solar a lo largo del año, en tanto que las que miran al norte reciben menos radiación. Esto trae como consecuencia el que existan diferencias marcadas en la humedad y en la marcha diaria de temperatura entre estos dos sitios, lo cual influye en las especies vegetales que los ocupan (Smith, 1980). Steenberg y Lowe (1983) encontraron que existen diferencias notables en densidad y estructura en las poblaciones de saguaro (Carnegiea gigantea), dadas entre laderas norte y sur. Estas diferencias debidas al efecto de ladera son más acentuadas que aquellas que se dan entre habitats diferentes con topografías similares aunque con climas diferentes. Es decir, hay una mayor similitud en estructura y densidad entre las laderas de cierta orientación en dos sitios con climas distintos que la que se da entre laderas opuestas en un mismo lugar.

Para el tetecho, por otra parte, encontramos además que la ladera con orientación norte presenta indicios de perturbación, las frecuencias de los intervalos de tamaño intermedios son menores que las de los superiores (Figura 4), lo cual no resulta compatible con la idea de una estructura piramidal, presente en poblaciones con estructura estable de edades o tamaños. No obstante, es riesgoso asegurar que dicha disminución se deba efectivamente a eventos de perturbación, ya que también podría

deberse a un error si el tamaño de una muestra no fuera suficiente, o bien, a que la dinámica propia de la subpoblación que crece en laderas con esta orientación presente ciclos en los que lapsos de varios años con baja probabilidad de establecimiento sean seguidos por otros con alta probabilidad.

Patrones de distribución

El análisis de los patrones de distribución sugieren, en oposición a los resultados del estudio de la estructura de tamaños, la no existencia de factores que dependen de la densidad. Los resultados muestran la presencia de patrones espaciales agregados a todo lo largo del desarrollo de estos organismos, sin importar el sitio donde crezcan, ni las densidades poblacionales promedio.

No obstante la contradicción, es posible explicar este comportamiento con base en la dinámica de esta cactácea dentro de la comunidad, principalmente a través de su dinámica de establecimiento y el grado de competencia que se da entre los individuos de la misma especie.

La agregación puede deberse a propagación vegetativa o a heterogeneidad ambiental (Philips y MacMahon, 1981), en particular para N. tetetzo se encontró que los patrones de agregación no son debidos a propagación vegetativa, ya que hasta el momento no han sido reportado casos de clonación en condiciones naturales para la especie, ni nosotros hemos detectado este fenómeno. En cambio, la comunidad donde crece esta cactácea presenta un claro ambiente en mosaicos a nivel microambiental, sobre todo si es vista desde la perspectiva del

tamaño de plántulas en general. Estos mosaicos o parches están constituidos por zonas sombreadas por debajo de las especies arbustivas y arboreas, embebidas en una matriz de suelo donde la radiación solar incide directamente. El período de establecimiento del tetecho es el más frágil respecto a la tolerancia de temperaturas extremas y limitaciones hídricas (o estrés hídrico), por lo que su dinámica de establecimiento está condicionada a encontrar sitios donde pueda evadir, más que resistir las limitaciones impuestas por el ambiente. Las copas de arbustos aportan sombra y consecuentemente una disminución importante en el nivel de radiación que alcanza el piso, lo cual se traduce en una menor temperatura y mejores condiciones para el balance hídrico de una planta. El fenómeno de establecimiento por debajo de la copa de especies arboreas y/o arbustivas se conoce como nodricismo y ha sido estudiado por distintos autores, principalmente en las regiones áridas del planeta (Engelman, 1859; Shreve, 1931; Steenbergh y Lowe, 1976; McAuliffe, 1984, 1988; Valiente-Banuet, 1991c).

El patrón de distribución espacial tan agregado que presenta Neobuxbaumia tetetzo está relacionado con la presencia de plantas nodrizas y a la protección que ellas brindan a la alta radiación. La evidencia proviene del estudio que efectuaron Valiente-Banuet y Ezcurra (en prensa, ver Valiente-Banuet 1991c), quienes encontraron una sobrevivencia del 0% para plántulas de Neobuxbaumia tetetzo sembradas por fuera de nodrizas o de sombra artificial en tanto que la sobrevivencia por debajo de cualquiera de las dos fuentes de sombra fue de hasta el 30%.

No se ha realizado todavía un estudio demográfico detallado en el cual se sigan cohortes con distintas densidades a lo largo del tiempo pero, aparentemente, no existe una marcada mortalidad densodependiente después del período de establecimiento que junto con los bajos niveles de competencia intraespecífica podría explicar el porque de la 'retención' del patrón agregado.

Sobrevivencia de plántulas

La productividad promedio anual en una población de saguaro (Carnegia gigantea) ubicada en el Saguaro National Monument, Arizona, fue estimada por Steenbergh y Lowe (1977) en 40.4 millones de semillas por hectárea, cantidad equivalente a 4040 semillas/m². Estos mismos autores obtienen una germinación en el campo para esta catácea columnar de aproximadamente el 60%, es decir, se esperaría que emergieran alrededor de 2400 plántulas/m², cantidad que en escala logarítmica es muy cercana al valor del promedio de los logaritmos de las dos cantidades extremas utilizadas en el experimento.

Steenbergh y Lowe (1983) piensan que tanto los factores densodependientes como los densoindependientes son importantes durante los primeros años de vida del saguaro, mientras que para las siguientes edades sólo la mortalidad densoindependiente es relevante. Estos autores reportan que las muertes del saguaro resultan de una variedad de causas bióticas y abióticas, y que su importancia relativa varía con la estación, diferencia de hábitats, tamaño y forma del tallo. Opinan también que el papel e importancia de los factores específicos de mortalidad cambia con el desarrollo y crecimiento de la planta, esto es, la

vulnerabilidad a los factores específicos está relacionada con el tamaño (edad) de los individuos.

En el saguaro los factores densodependientes son los de mayor importancia durante el primer año de vida ya que dan cuenta de la mayor proporción de muertes en las plántulas y es a partir del segundo año de vida que estos factores dejan de ser importantes (Steenbergh y Lowe 1977, 1983). La esperanza de vida que tiene una planta de saguaro durante su primer año es muy baja ($e_x = 0.68$), alcanzando sobrevivencias de tan sólo el $\approx 1.3\%$ al término del año, es decir, hay una probabilidad de muerte cercana al 99%. Estos datos concuerdan con el comportamiento de Neobuxbaumia tetetzo ya que la mortalidad porcentual promedio que se obtuvo fue de $\approx 98.5\%$, tras once meses de seguir a la cohorte experimental. En el tetecho también hubo un factor de mortalidad importante debida a los herbívoros, pero éste sólo actuó durante las primeras cuatro semanas y no es, como en el caso del saguaro, el de mayor importancia durante primeros meses de vida de las plántulas. Steenbergh y Lowe (1977) concluyen que « de los miles de plántulas de saguaro que emergen cada verano, casi todas están destinadas a desaparecer dentro del primer año de vida. La mayoría de las plántulas, suculentas y débilmente enraizadas, son consumidas o arrancadas por animales forrajeros, o mueren debido a la sequía o al frío invernal ». En el tetecho la mortalidad densodependiente se da primordialmente por competencia intraespecífica más que por herbivoría o por una respuesta funcional de los herbívoros. Las causas de la competencia pueden deberse a que los niveles de apiñamiento determinan el rápido agotamiento de algún(os) recurso(s), o también a que las

plántulas son muy vulnerables y existe solamente un número muy reducido de sitios seguros, lo cual determina que se dé una competencia por la ocupación de dichos sitios.

Todavía no se tiene completa la primera aproximación a la demografía de esta planta, pero se puede decir que la esperanza promedio de vida para las plántulas de tetecho es muy reducida. La disminución más drástica se presenta entre la primera y octava semanas después de haber emergido, concordando con el patrón observado en el saguaro que reportan Steenbergh y Lowe (1983) de seis semanas, como promedio de vida, para las plantas en este estadio. Los resultados de los análisis de la varianza y del análisis hecho mediante el ajuste a una curva con modelos lineales generalizados coinciden en señalar la importancia que tiene la densidad en la mortalidad de las plántulas. En el análisis de la varianza la mayor variación, al eliminar el tiempo, es explicada por la densidad y el nivel de exclusión. En tanto que en el ajuste al modelo log-lineal las variables que explican más son el tiempo, la densidad, la interacción densidad-tiempo y el nivel de exclusión. El efecto de la densidad es negativo y éste aumenta a medida que aumenta la densidad inicial, i.e. existe una mortalidad dependiente de la densidad, la cual se refleja en el aumento que presentan las pendientes de las curvas conforme la densidad inicial aumenta (ver modelos en Tabla 6 y curvas en la Figura 10).

El efecto densodependiente en el período de establecimiento es muy importante y está claramente demostrado por los experimentos efectuados en este trabajo. Sin embargo, la presencia de un factor de mortalidad densoindependiente abate las

proporciones a números tan bajos que después de diez meses el tamaño de muestra resulta insuficiente para detectar efecto alguno, ya que la deriva estadística es muy acentuada. Lo anterior se podría superar si se tuviera un mayor número de réplicas, lo que nos aseguraría una muestra mayor en la que los efectos de la deriva estadística fueran despreciables.

Efecto de la vecindad sobre el crecimiento

La competencia intraespecífica y la densodependencia están claramente ligadas, siempre que se dé competencia intraespecífica su efecto sobre la mortalidad y/o la fecundidad dependerá de la densidad. En plantas y otros organismos sésiles la intensidad de la competencia intraespecífica que experimenta un individuo no está determinada realmente por la densidad (entendida como número de individuos por unidad de volumen o área), sino que el individuo está afectado por el nivel de apiñamiento al cual está sometido y por la magnitud con que es inhibido por sus vecinos inmediatos, esto es, la competencia por recursos no es con todos los miembros de la población sino sólo con aquellos individuos que le rodean cercanamente (Harper, 1964, 1977; Antonovics y Levin, 1980; Begon Harper y Townsend, 1986).

Se ha señalado a la competencia, particularmente a la interferencia, como un factor importante en el control de la estructura y composición de las poblaciones y comunidades vegetales (Harper, 1977). Sin embargo, no existe a la fecha un consenso en la metodología a ser usada para su estudio (Antonovics y Levin, 1980; Silander y Antonovics, 1982). La gran mayoría de los estudios han evaluado el efecto de la

densidad promedio sobre la producción y desempeño de las poblaciones vegetales, asumiendo que la densidad provee de una medida adecuada del estado de las poblaciones (de Witt, 1960; Schutz y Brim, 1967). Tal aproximación no considera las variaciones entre individuos ni el hecho, arriba mencionado, de que las interacciones dependen más bien de la proximidad y el comportamiento de las plantas vecinas. Al ignorar las interacciones a nivel individual, los mecanismos de la competencia pueden ser oscurecidos debido a que existen por lo menos tres elementos a considerar:

- i) Casi todas las especies pasan a través de cierto número de estadios a lo largo de su ciclo de vida. Dichos estadios pueden estar influidos por factores muy distintos. Por lo tanto es necesario su reconocimiento para que puedan o no ser tratados de manera distinta en un estudio ecológico.
- ii) Dentro de un mismo estadio, o donde no existen estadios separados, los individuos usualmente difieren en 'calidad' (i.e. tamaño, cantidad de reservas almacenadas, capacidad competitiva).
- iii) Existen variaciones del ambiente en el espacio y en el tiempo, por lo cual no todos los individuos están sometidos a las mismas condiciones.

Silander y Pacala (1985) apuntan que « es difícil examinar las consecuencias evolutivas de la interferencia sin enfocarse al comportamiento y respuesta a nivel de individuo ». Los estudios de análisis de vecindad ofrecen un buen número de ventajas respecto al enfoque de la producción poblacional promedio, debido a que considera la forma en que una planta 'focal' es afectada por la cantidad, calidad y arreglo en el que se disponen sus

vecinos. Por tanto, evalúa de forma más precisa la competencia.

Una gran cantidad de estudios empíricos han mostrado la importancia que tiene la densidad local en la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de los individuos (Harper 1977). Análisis del vecino más cercano han sido utilizados con este fin (Pielou, 1960, 1961; Yeaton y Cody, 1976; Yeaton, Travis y Gilinsky, 1977; Gutiérrez y Fuentes, 1979; Hickman, 1979). Algunos investigadores, sobre todo agrónomos, han adoptado el uso de polígonos para analizar los efectos del apiñamiento local sobre el rendimiento de las plantas (Mead, 1966; Liddle, Budd y Hutchings, 1982; Mithen, Harper y Weiner, 1984), pero estos polígonos han resultado ser malos predictores en algunos de estos estudios experimentales. Los inconvenientes principales de este método son: (i) nada más considera a los vecinos de polígonos adyacentes y (ii) para la construcción de los polígonos siempre se toma la mitad de la distancia entre individuos adyacentes, asumiendo que no existen diferencias cualitativas entre ellos.

La aproximación alternativa es el uso de un índice de competencia que varía dependiendo de la calidad y cantidad de vecinos dentro de la vecindad de un individuo. Los pioneros en este enfoque fueron Mack y Harper (1977), quienes estudiaron la interferencia en plantas anuales en dunas de Gales. Ellos definen el vecindario de una planta como un círculo de radio fijo y desarrollan un índice de interferencia para dicho vecindario; índice que incluye tres componentes: a) biomasa de los vecinos, b) distancia a los vecinos y c) patrón de distribución.

Algunos otros estudios siguiendo el enfoque de Mack y Harper han obtenido buenos resultados, por ejemplo Weiner (1982) explica

hasta un 80% de la variación en la producción de semillas en base al número y especie de los individuos existentes dentro de la vecindad de un sujeto. Silander y Pacala (*op. cit.*) son capaces de explicar hasta el 70% de la variación en sus datos de fecundidad al incluir en su índice de apiñamiento, o índice competitivo, el número y distribución espacial dentro de la vecindad de cada individuo.

A partir de los resultados obtenidos podemos decir que el factor de mayor peso en la determinación del crecimiento apical en H. tetetzo es el microambiental, ya que en general las plantas que crecen en la ladera sur lo hacen mucho mejor que las que lo hacen en la norte. La diferencia existente entre individuos es también un elemento importante, ya que la tasa de crecimiento depende mucho de la categoría de tamaño en la cual se encuentre el organismo, presentándose tasas de crecimiento absoluto mucho menores en aquellos individuos por debajo de 1 m de altura, que en aquellos de tallas superiores. Uno de los efectos que dependen de la densidad, la competencia intraespecífica, juega un papel determinante, debido a que define un umbral por encima del cual el individuo no puede crecer.

El crecimiento, según los resultados obtenidos por H. Núñez (comunicación personal), señalan que éste es discontinuo en el tiempo y se da solamente en la época de mayor bonanza del recurso limitante que es el agua. Este período coincide con el tiempo en el que el sol se encuentra justo algunos grados por encima de la latitud donde se ubica Zapotitlán y es cuando la ladera norte recibe mayor radiación que las otras. Lo anterior podría explicar el porqué de las menores tasas de crecimiento en la

ladera norte respecto a la sur, ya que la época en el que los tetechos crecen se presentan en la ladera sur mejores condiciones para el crecimiento, aún cuando ésta sea la que recibe mayor radiación durante las restantes épocas del año,

Los resultados presentados en este trabajo concuerdan con aquellos obtenidos por McAuliffe y Janzen (1986), quienes reportan que el 11% de la variación en el crecimiento apical de *C. gigantea* es explicado por la variable 'influencia potencial del vecindario'. Ellos definieron la influencia potencial del vecindario como una función aditiva del cociente de dos variables: los tamaños de cada individuo y sus distancias al individuo focal, i.e. $\Sigma [\text{Altura}_i / \text{Distancia al } i \text{ focal}]$.

Para el caso del tetecho existe cerca de un 50% de la variación no explicada por el modelo. Gran parte de este error podría eliminarse si extrajáramos mayor cantidad de información del sistema estudiado, ya que probablemente exista algún efecto del arreglo espacial de los individuos conespecíficos dentro de la vecindad, así como una influencia debida a los vecinos pertenecientes a otras especies; también pueden estar influyendo otros factores tales como los edáficos y los microtopográficos, que no han sido considerados en este estudio.

En plantas de tetecho por arriba de los 10 cm, el crecimiento está influido por un factor que depende de la densidad. El mejor modelo que se obtuvo para describir el crecimiento de este organismo fue un modelo cuadrático. Este modelo refleja la importancia que tienen otros factores que no dependen de la densidad: la ladera donde crecen y la categoría de tamaño a la que el individuo pertenece, que tienen un mayor

peso en la determinación del incremento en altura. Por consiguiente, podemos concluir que existe un componente en el que interviene la densidad, o más exactamente: 'el apiñamiento intraespecífico', el cual afecta negativamente el rendimiento de los individuos; pero dicho componente es de menor importancia que otros factores que no dependen de la densidad (las diferencias en tamaño y el microclima). Este hecho explica el porqué no existe una tendencia muy marcada al cambio del patrón agregado que presenta esta especie a lo largo de su ciclo de vida, aunque aún falta evaluar el efecto de la vecindad en la sobrevivencia y fecundidad de la especie.

¿Es importante la densodependencia en Neobuxbaumia tetezo?

La aparente contradicción de los resultados del primer par de enfoques metodológicos se puede explicar haciendo uso de la evidencia aportada por los experimentos aquí realizados, así como del conocimiento que se tiene acerca de la dinámica de la comunidad, en particular aquella que se da entre el tetecho y su principal planta nodriza.

De los resultados obtenidos en el análisis de la estructura de tamaños dependiendo de la densidad, quiero hacer mención particular de aquel en el que analizamos las diferencias entre muestras densas y ralas en individuos adultos (Tabla A6 y Figura 6). El examen indica que hay una segregación entre plantas adultas y aquellos estadios inmaduros. Se puede pensar en cuatro razones para explicar los resultados anteriores: i) que exista una competencia intraespecífica muy fuerte entre los organismos adultos y que el resultado de dicha competencia redunde en una

disminución drástica en la fecundidad de los individuos. ii) sin importar cómo influye la competencia sobre la fecundidad de los individuos adultos, en los sitios donde el apiñamiento de éstos es grande, la causa de la segregación entre organismos juveniles y adultos se debería a que no existe el espacio y/o las condiciones requeridas por las plántulas para su establecimiento. iii) que se presente una dispersión no aleatoria, de las semillas por parte de animales, a cierta distancia de las plantas progenitoras. iv) que la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas disminuya a medida que las semillas germinen más cerca de los padres, lo cual bien podría deberse a un efecto del patrón de forrajeo de los herbívoros.

En el saguaro se ha encontrado que su establecimiento está fuertemente restringido a áreas por debajo de las copas de árboles y arbustos, denominados plantas nodrizas, las cuales "protegen" a las plántulas de la fuerte radiación, heladas, depredación y daño mecánico (Steenberg y Lowe, 1977, 1983; Turner et al., 1966; Nobel, 1980; Franco y Nobel, 1989).

Al haber una determinante ambiental muy marcada que restringe el establecimiento de esta planta a sitios por debajo de las copas de árboles y arbustos, las plántulas de una o varias cohortes consecutivas se establecen solamente en estos mosaicos, que son relativamente áreas pequeñas, y alcanzan altísimas densidades. El patrón resultante es marcadamente agregado, la mortalidad densodependiente que se presenta durante las primeras semanas de vida abate fuertemente las densidades de plántulas germinadas, pero a otra escala de tiempo, plántulas de cohortes posteriores se seguirán estableciendo bajo la misma nodriza. El

estudio de los patrones espaciales se hizo considerando plántulas por arriba de los 3 cm, las cuales pueden tener edades de tres a cinco años (Nuñez, en preparación), y abarca rangos en los que las plantas pasan un buen número de años. Por lo tanto es factible que habiendo una mortalidad densoindependiente muy acentuada en cada cohorte, las pocas plántulas que se reclutan año con año no interfieran entre sí y ocasionen la alta densidad observada por debajo de las plantas nodrizas. Este patrón de distribución agregado se mantiene para todas las clases y aunque nunca pasa de éste a otro aleatorio, y mucho menos a uno regular, la agregación disminuye a medida que las plantas pasan de una categoría inferior a otra superior. Esta tendencia a conservar el patrón adquirido durante los primeros años por conjuntos de cohortes bajo plantas nodrizas, no se contrapone con aquellos resultados del experimento del efecto de la vecindad sobre el desempeño individual, que indican la existencia de un proceso densodependiente que es significativo pero no demasiado intenso a densidades promedio (Figura 15 y Tabla 8). Lo cual quiere decir que la competencia intraespecífica no es lo suficientemente intensa como para aclarar la población y borrar la impronta del proceso de establecimiento.

Por otro lado, se han encontrado evidencias de interacción competitiva entre el saguaro y una de las especies nodrizas (Vandermeer, 1980; McAuliffe, 1984). La facilitación del establecimiento de los cactus seguida por una relación competitiva podría desembocar en un proceso de sucesión o ciclo de ocupación en cualquier punto particular del área; a su vez dicha interacción podría explicar el comportamiento oscilatorio a

nivel poblacional entre el saguaro y la nodriza con las que más frecuentemente se asocia: el palo verde (Cercidium microphyllum). McAuliffe (op. cit.) concluye que la proximidad de los saguaros conduce a una disminución del vigor de las nodrizas y aparentemente contribuye de manera sustancial en la mortalidad de éstas.

Valiente-Banuet, et al. (1991a) encontraron indicios claros de un patrón de reemplazamiento entre Neobuxbaumia tetetzo y la planta nodriza Mimosa luisana, al presentarse la facilitación del establecimiento de la cactácea por parte de la nodriza, para que luego se dé un reemplazamiento de esta última por la primera. Sugieren que debido al sistema radicular poco profundo del tetecho, el cual no va más allá de los 30 cm, y a la capacidad que tienen de formar en pocas horas una malla densa de raicillas de lluvia, estas cactáceas podrían ser capaces de interceptar el agua del suelo antes de que penetre hacia las zonas más profundas, lugar donde se localizan las raíces de la planta nodriza M. luisana y que sea éste el factor de competencia entre ambas especies.

Este viraje en la relación nodriza - planta nodriceada en la que se pasa de un comensalismo a una interacción de competencia no sólo ha sido reportado para el saguaro (Vandermeer, 1980; McAuliffe, 1984) y el tetecho (Valiente-Banuet et al., 1991a) sino también para otras dos especies de Opuntia (Yeaton, 1978; Yeaton y Romero-Manzanares, 1986).

El fenómeno de nodricismo se da de manera universal en las zonas áridas y semiáridas (Fowler, 1986a; McAuliffe, 1988; Valiente-Banuet et al., 1991b). El medio está constituido, para

muchas de las especies vegetales que habitan en estas zonas, por mosaicos, algunos con plantas perennes debajo de las cuales ellas pueden establecerse, y otros con suelo desnudo donde solamente se establecen plantas que no requieren de nodrizas. Si en estos mosaicos las relaciones nodriza - planta nodriceada siguen diferentes dinámicas, entonces los mosaicos vegetacionales serán todavía más complejos ya que podrían presentarse distintos estadios simultáneamente en el desarrollo de dichas relaciones en un espacio relativamente grande, lo cual influiría en gran medida sobre la estructura de la comunidad. Esta idea ha sido sugerida y explorada por McAuliffe (1988) al modelar mediante cadenas Markovianas distintas comunidades desérticas de norte América.

El comportamiento de cambio en la relación nodriza-planta nodriceada en el tetecho explica el porqué de la división entre dos grandes grupos de clase de tamaño (adultos y plántulas-juveniles), ya que en los sitios donde existe una alta densidad de organismos adultos no existen prácticamente plantas nodrizas, y en aquellos lugares donde se localizan las nodrizas existen también gran cantidad de juveniles reclutados bajo sus copas en tanto que los tetechos adultos son muy escasos. De aquí concluimos que la diferencia en estructura de tamaños entre muestras ralas y densas es resultado de la presencia de un ambiente en mosaico; y más que el producto de una competencia intraespecífica, es producto de una variación en la relación que sostienen con la(s) especie(s) nodriza. Dicha dinámica de la población de N. tetetzo explica también los patrones de distribución encontrados en las diferentes clases de tamaño consideradas.

REFERENCIAS

- Altesor, A. 1989. Un modelo con densodependencia para poblaciones estructuradas. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. 100 pp.
- Antonovics, J. y D.A. Levin. 1980. The ecological and genetic consequences of density dependence regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 411-452.
- Barbour, M.G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub Larrea divaricata. *Ecol.* 50: 679-685.
- Beals, E.W. 1968. Spatial pattern of shrubs on a desert plain in Etiopia. *Ecol.* 49: 744-746.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. *Ecology, individuals, populations, and communities*. Blackwell Oxford. Londres. 876 pp.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1981. *Population Ecology: A unified study of animals and plants*. Blackwell Scie. Pub., Oxford.
- Berryman, A.A. y J.A. Millstein. 1989. Are ecological systems chaotic - and if not, why not? *TREE* 4(1): 26-28.
- Bravo, H. 1930. Las cactáceas de Tehuacán. *An. Inst. Biol. U.N.A.M., Serie Botánica*, 1: 87-124.
- Bravo, H. 1931. Contribución al conocimiento de las cactáceas de Teotihuacán. Tesis Profesional U.N.A.M. México: 51 pp.
- Bravo, H. 1960. Una visita a Zapotitlán de las Salinas y regiones cercanas a Tehuacán, Pue. I Congr. Méx. Bot. Guia de la excursión.
- Bravo, H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol.I. U.N.A.M. México. 743 pp.
- Cerejido, M. 1978. Orden, equilibrio y desequilibrio. Nueva Imagen. México. 224 pp.
- Charlesworth, B. 1981. Ecological models (Review of Murray). *Ecol.* 64: 1401-1402.
- Christensen, N. 1977. Changes in structure, pattern and diversity associated with climax forest maturation in the Piedmont North Carolina. *Am. Midl. Nat.* 91: 176-188.
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696.

- Davidson, J. y Andrewartha, H.G. 1948. Annual trends in a natural population of Thrips imarginis (Thysanoptera). J. Anim. Ecol. 17: 193-199.
- Egerton, F.N., III. 1973. Changing concepts in the balance of nature. Quart. Rev. Biol. 48: 322-350.
- Ehleringer, J.R. 1984. Intraspecific competitive effects on water relations, growth and reproduction in Encelia farinosa. Oecol. 63: 153-158.
- Eisenberg, R.M. 1966. The regulation of density in a natural population of the pond snail Lymnaea elodes. Ecol. 47(6): 889-906.
- Engelman, G. 1859. Cactacea of the boundary. En: W.M. Emory (ed.). Report on the United States and Mexican boundary survey made under the direction of the secretary of interior. 1st. Session, House of Rep. Exec. Doc. Washington, D.C. Vol.2.
- Fonteyn, P.J. y B.E. Mahall. 1981. An experimental Analysis of structure in a desert plant community. J. Ecol. 69: 883-896.
- Fowler, N.L. 1986a. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17: 89-110.
- Fowler, N.L. 1986b. Density dependent population regulation in Texas (USA) grassland. Ecol. 67(2): 545-554.
- Franco, A.C. y P.S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. J. Ecol. 77:870-886.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). U.N.A.M. México. 217 pp.
- Gates, D.J. 1980. Competition between two types of plant with specific neighbor configurations. Math. Bio. Sci. 48: 195-209.
- González, F. y F. Chiang. 1981. Flora y vegetación de la zona semiárida poblana. VIII Congr. Mex. Bot., Resúmenes de Contr. Pers.: 352 pp.
- Greig-Smith, P. 1964. Quantitative plant ecology. 2a. ed. Butterworths, Londres. 359 pp.
- Greig-Smith, P. y M.J. Chadwick. 1965. Data on pattern within plant communities. III. Acacia-Capparis semi-desert scrub in the Sudan. J. Ecol. 53:465-474.
- Gutiérrez, J.R. y E.R. Fuentes. 1979. Evidence for intraspecific competition in the Acacia caven (Leguminosae) savanna of Chile. Oecol. Plant. 14: 151-158.

- Haldane, J.B.S. 1953. Animal populations and their regulation. *New Biology* (publicado por Penguin Books, London), 15: 9-24.
- Harper, J.L. 1964. The individual in the population. *J. Ecol.* 59: 149-158
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. New York.
- Hassell, M.P. 1981. Arthropod predator-prey systems. En: R.M. May (ed.). *Theoretical ecology: Principles and applications*, 2nd. ed. Blackwell. Oxford. pp. 105-131.
- Hassell, M.P., J.H. Lawton y R.M. May. 1976. Patterns of dynamical behaviour in single species populations. *J. Anim. Ecol.* 45(2): 472-486.
- Healy, M.J.R. 1988. *Glim*, an introduction. Oxford Science Publications. Oxford Univ. Press.
- Hickman J.C. 1979. The basic biology of plant numbers. En: Solbrig O.T., G.B. Johnson y P.H. Raven (eds.). *Topics in plant population biology*. Columbia Univ. Press, New York.
- Hill, M.O. 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. *J. Ecol.* 61: 225-249.
- Hozumi, K., H. Koyama y T. Kira. 1955. Intraspecific competition among higher plants. IV. A preliminary account on the interaction between adjacent individuals. *Jour. Inst. Polyt., Osaka City Univ., Ser. D.* 6: 121-130.
- Hutchings, M.J. 1978. Standing crop and pattern in pure stands of Mercurialis perennis and Rubus fruticosus in mixed deciduous woodland. *Oikos* 31: 351-357.
- Hutchings, M.J. 1979. Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the $3/2$ power law. *J. Ecol.* 67: 21-34.
- Hutchinson, G.E. 1981. *Introducción a la ecología de poblaciones*. Blume. Barcelona.
- Jaramillo, V. y F. González. 1983. Análisis de la vegetación arborea en la Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 45: 49-64.
- King, T.J. y S.R.J. Woodell. 1973. The causes of regular pattern in deseret perennials. *J. Ecol.* 61.: 761-765.
- Kitamoro, T. 1972. The spatial pattern in a natural population of Solidago altissima L. with particular reference to its change during the short growth. *Res. Popul. Ecol.* 14:129-136.

- Krebs, Ch.J. 1978. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. 2a. ed. Harper & Row. Nueva York. Capítulo 15: 283-301.
- Laessle, A.M. 1965. Spacing and competition in natural stands of sand pine. *Ecol.* 46: 65-72.
- Ledezma, A.R. 1979. Tipos de vegetación y algunas características ecológicas en que se desarrolla en los Municipios de Caltepec y Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de Nuevo León.
- Liddle, M.J., C.S.J. Budd y M.J. Hutchings. 1982. Population dynamics and neighborhood effects in establishing swards of Festuca rubra. *Oikos* 38: 52-59.
- Mack, R. y J.L. Harper. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects. *J. Ecol.* 65: 345-363.
- Martínez, M. 1948. Algunas observaciones relativas a la flora de Cuicatlán, Oaxaca. *An. Inst. Biol. U.N.A.M., Serie Botánica* 19: 365-391.
- May, R.M. 1975. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos. *J. Theor. Biol.* 49: 511-524.
- May, R. y G. Oster. 1976. Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Am. Nat.* 110: 573-599
- McArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- McAuliffe, J.R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the sonoran desert: competitive effects of sahuaros. *Oecol.* 64: 319-321.
- McAuliffe, J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *Am. Nat.* 131(4): 459-490.
- McAuliffe, J.R. y F.J. Janzen. 1986. Effects of intraspecific crowding on water uptake, water storage and reproductive potential in the sahuaro cactus, Carnegiea gigantea. *Bot. Gaz.* 147(3): 334-341.
- Mead, R. 1966. A relationship between individual plant-spacing and yield. *Ann. Bot.* 30: 301-309.
- Meyran, G.J. 1973. Guía botánica de cactáceas y otras suculentas del valle de Tehuacán. *Soc. Méx. Cact. A.C.* México: 50 pp.

- Miranda, F. 1948. Datos sobre la vegetación en la Cuenca Alta del Papaloapan. An. Inst. Biol. U.N.A.M., Serie Botánica 19: 333-364.
- Miranda, F. 1955. Formas de vida vegetales y el problema de la delimitación de las zonas áridas de México. En: Mesas redondas sobre problemas de las zonas áridas de México. Edic. IMERNAR, México: 85-119.
- Mithen R., J.L. Harper y J. Weiner. 1984. Growth and mortality of individual plants as a function of "available area". Oecol. 62: 57-60.
- Murdoch W.W. 1970. Population regulation and population inertia. Ecol. 51: 497-502.
- Murdoch W.W. y S.J. Walde. 1989. Analysis of insect population dynamics. En: P.J. Grubb y J.B. Whittaker (eds.). Toward a more exact ecology. Blackwell. Oxford. pp. 113-140.
- Murray, B.G. 1982. On the meaning of density dependence. Oecol. 53: 370-373.
- Nobel, P.S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young Carnegiea gigantea. Bot. Gaz. 141: 188-191.
- Noy Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4:25-51.
- O'Neill, R.V., D.L. DeAngelis, J.B. Waide y T.F.H. Allen. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press. New Jersey. 253 pp.
- Pearl, R. 1928. The rate of living. Knopf. New York.
- Phillips D.L. y J.A. MacMahon. 1981. Competition and spacing patterns in desert shrubs. J. Ecol. 69: 97-115.
- Pianka, E.R. 1978. Evolutionary ecology. 3a. ed. Harper & Row. Nueva York. Capítulo 5: 97-172.
- Pielou, E.C. 1960. A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. J. Ecol. 48: 575-584.
- Pielou, E.C. 1961. Segregation and symmetry in two species populations as studied by nearest-neighbor relationships. J. Ecol. 49: 255-269.
- Pielou, E.C. 1962. The use of plant to neighbor distances for the detection of competition. J. Ecol. 50: 357-367.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical ecology. 2a. ed. John Wiley & Sons. U.S.A. 385 pp.

- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México.
- Schlesinger, W.H. y D. Gill. 1978. Demographic studies of the chaparral shrub Ceanothus megacarpus, in the Santa Ynez Mountains, California. *Ecol.* 49: 1256-1263.
- Schaffer, W.M. 1981. Ecological abstraction: The consequences of reduced dimensionality in ecological models. *Ecol. Monogr.* 51: 383-401.
- Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240-285.
- Schutz W.A. y C.A. Brim. 1967. Inter-genotypic competition in soy-beans. 1. Evaluation of effect and proposed field plot design. *Crop Sci.* 7: 371-376.
- Shreve, F. 1931. Physical conditions in sun and shade. *Ecol.* 12: 96-104.
- Shreve, F. 1942. The desert vegetation of North America. *Bot. Rev.* 8: 195-246.
- Silander, J.A. y J. Antonovics. 1982. Analyses of interspecific interactions in a costal plant community - a perturbation approach. *Nature* 298: 557-560.
- Silander, J.A. y S.W. Pacala. 1985. Neighborhood predictors of plant performance. *Oecol.* 66: 256-263.
- Sinclair, A.R.E. 1989. Animal population regulation. En: Cherret, J.M. (ed.). *Ecological concepts*. Blackwell. pp. 197-241.
- Smith, F.E. 1961. Density dependence in the Australian thrips. *Ecol.* 42: 403-407.
- Smith, E.C. 1965. Flora, Tehuacan Valley. *Fieldiana, Bot.* 31: 101-143.
- Smith, E.C. 1967. Plant remains, En: Byers, D.S. (ed.) *The prehistory of the Tehuacán Valley. Vol.I. Environment and subsistence*. R.S. Peabody Found University of Texas Press. Austin: 220-225.
- Smith, R.L. 1980. *Ecology and field biology*. 3a. ed. Harper & Row. Nueva York. 835 pp.
- Steenbergh W.F. y C.H. Lowe. 1976. *Ecology of the saguaro*, vol. I. The role of freezing weather in a warm-desert plant population. National Park Service and the Univ. of Arizona, Tucson. National Park Service symposium No.1 U.S. Government Printing office, Washington, D.C.

- Steenbergh W.F. y C.H. Lowe. 1977. Ecology of the saguaro, vol. II. Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant. National Park Service and the Univ. of Arizona, Tucson. Nat. Park Serv. Scient. Monograph. #8. Government Printing office, Washington, D.C.
- Steenbergh W.F. y C.H. Lowe. 1983. Ecology of the saguaro, vol. III. National Park Service and the Univ. of Arizona, Tucson. Nat. Park Serv. Scient. Monograph. #17.
- Strong, D.R. 1983. Natural variability and the mainfold mechanisms of ecological communities. Am. Nat. 122: 636-660.
- Strong, D.R. 1984. Density vague ecology and liberal population in insects. En: Price, P.W., C.N. Slobodchikoff y W.S. Gaud (eds.). A new ecology. John Wiley & Sons. New York. pp. 313-327.
- Turner, R.M., S.M. Alcorn, G. Olin y J.A. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. Bot. Gaz. 127:95-102.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite, y J.A. Zavala-Hurtado. 1991a. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. J. Veg. Sci. 2:11-14.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, et al. 1991b. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. J. Veg. Sci. 2:15-20.
- Valiente-Banuet, A. 1991c. Dinámica del establecimiento de cactaceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodrizas en desiertos. Tesis de Doctorado. UNAM. 83 pp.
- Vandermeer, J. 1980. Saguaros and nurse trees: A new hypothesis to account for population fluctuations. Southwest. Nat. 25(3): 357-360.
- Varley, G.C. y G.R. Gradwell. 1960. Key factors in population studies. J. Anim. Ecol. 29: 399-401.
- Varley, G.C. y G.R. Gradwell. 1968. Population models for the winter moth. Symp. Royal Entom. Soc. London 4: 132-142.
- Varley, G.C., G.R. Gradwell y M.P. Hassell. 1973. Insect population ecology. Blackwell. Oxford.
- *Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1991. Fitogeografía del valle Tehuacán-Cuicatlán. Bol. Soc. Bot. Méx.
- Weiner, J. 1982. A neighborhood model of annual-plant interference. Ecol. 63(5): 1237-1241.

- Went, F.W. 1955. The ecology of desert plants. *Sci. Am.* 192: 68-75.
- Wit, C.T. 1960. On competition. *Verslagen van landbouwkundige onderzoeken*, 687: 1-82.
- Woodell, S.R.J., H.A. Mooney y A. Hill. 1969. The behavior of Larrea divaricata (creosote bush) in response to rainfall in California. *J. Ecol.* 57: 37-44.
- Yeaton, R.I. y M.L. Cody. 1976. Competition and spacing in plant communities: the northern Mojave Desert. *J. Ecol.* 64: 689-696.
- Yeaton, R.I., J. Travis y E. Gilinsky. 1977. Competition and spacing in plant communities: the Arizona upland association. *J. Ecol.* 65: 587-595.
- Yeaton, R.I. y A. Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the Acacia schaffneri-Opuntia streptacantha association, Southern Chihuahuan Desert, Mexico. *J. Ecol.* 74: 211-217.
- Zavala, J.A. 1980. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Clasificación de la Vegetación. Tesis Profesional. Fac. Ciencias U.N.A.M. 200 pp.
- Zavala, J.A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biótica* 7(1): 99-120.

APENDICE

Tabla A1. Comparación de la distribución de tamaños entre laderas mediante una prueba de \underline{G} . LN = Ladera Norte; LS = Ladera Sur.

Inter- valo.	Σij	ELN	ELS	ESPERADOS		Tabla de \underline{G}		Resid. Ajust.	
				Lad.N	Lad.S	Lad.N	Lad.S	Lad.N	Lad.S
0-.05	49	7	42	18.25	30.75	-13.42	26.20	-3.39	3.39
.05-.10	84	21	63	31.29	52.71	-16.75	22.47	-2.40	2.40
.10-.15	69	16	53	25.70	43.30	-15.17	21.44	-2.49	2.49
.15-.30	133	37	96	49.54	83.46	-21.61	26.89	-2.38	2.38
.30-.60	142	46	96	52.90	89.10	-12.85	14.32	-1.27	1.27
.60-1.0	77	35	42	28.68	48.32	13.93	-11.77	1.54	-1.54
1.0-1.5	66	30	36	24.59	41.41	11.94	-10.09	1.42	-1.42
1.5-2.0	40	16	24	14.90	25.10	2.28	-2.15	0.37	-0.37
2.0-2.5	48	17	31	17.88	30.12	-1.72	1.79	-0.27	0.27
2.5-3.0	43	10	33	16.02	26.98	-9.42	13.29	-1.93	1.93
3.0-4.0	116	50	66	43.21	72.79	14.59	-12.92	1.37	-1.37
4.0-5.0	111	48	63	41.35	69.65	14.32	-12.64	1.37	-1.37
5.0-6.0	115	66	49	42.84	72.16	57.05	-37.93	4.69	-4.69
6.0-7.0	87	39	48	32.41	54.59	14.44	-12.35	1.51	-1.51
7.0-8.0	50	21	29	18.63	31.37	5.04	-4.56	0.71	-0.71
8.0-9.0	23	8	15	8.57	14.43	-1.10	1.16	-0.25	0.25
9.0-10.	6	2	4	2.24	3.76	-0.44	0.48	-0.20	0.20
----	----	----	----	----	----	----	----	----	----
	1259	469	790			41.10	23.61		

\underline{G} total = 64.71
g. de lib. = 26 (27-1)x(2-1)

Tabla A2. Comparación de la estructura de tamaños entre muestras ralas y muestras densas para la ladera norte mediante una prueba de \bar{G} . LND = Ladera Norte Densa; LNR = Ladera Norte Rala.

Inter- valo.	n>20		Σ LN	ESPERADOS		Tabla de \bar{G}		Resid. Ajust.	
	LND	LNR		LND	LNR	LND	LNR	LND	LNR
0-.05	6	1	7	4.10	2.90	4.56	-2.13	1.47	-1.47
.05-.10	13	8	21	12.31	8.69	1.41	-1.32	0.31	-0.31
.10-.15	12	4	16	9.38	6.62	5.91	-4.03	1.35	-1.35
.15-.30	23	14	37	21.70	15.30	2.69	-2.50	0.45	-0.45
.30-.60	35	11	46	26.97	19.03	18.24	-12.06	2.53	-2.53
.60-1.0	23	12	35	20.52	14.48	5.24	-4.50	0.88	-0.88
1.0-1.5	18	12	30	17.59	12.41	0.83	-0.81	0.16	-0.16
1.5-2.0	12	4	16	9.38	6.62	5.91	-4.03	1.35	-1.35
2.0-2.5	8	9	17	9.97	7.03	-3.52	4.44	-0.99	0.99
2.5-3.0	6	4	10	5.86	4.14	0.28	-0.27	0.09	-0.09
3.0-4.0	28	22	50	29.32	20.68	-2.58	2.72	-0.40	0.40
4.0-5.0	24	24	48	28.14	19.86	-7.65	9.10	-1.28	1.28
5.0-6.0	31	35	66	38.70	27.30	-13.75	17.39	-2.08	2.08
6.0-7.0	23	16	39	22.87	16.13	0.27	-0.26	0.04	-0.04
7.0-8.0	11	10	21	12.31	8.69	-2.48	2.82	-0.60	0.60
8.0-9.0	1	7	8	4.69	3.31	-3.09	10.49	-2.67	2.67
9.0-10.	1	1	2	1.17	0.83	-0.32	0.38	-0.25	0.25
	---	---	---			-----	-----		
	275	194	469			11.93	15.44		

\bar{G} total = 27.37
g. de lib. = 16 (17-1)(2-1)

Tabla A3. Comparación de la estructura de tamaños entre muestras ralas y muestras densas para la ladera sur mediante una prueba de \bar{G} . LSD = Ladera Sur Densa; LSR = Ladera Sur Rala.

Inter- valo.	n>25 n≤25		ELN	ESPERADOS		Tabla de \bar{G}		Resid. Ajust.	
	LSD	LSR		LSD	LSR	LSD	LSR	LSD	LSR
0-.05	39	3	42	32.06	9.94	15.29	-7.19	2.59	-2.59
.05-.10	50	13	63	48.09	14.91	3.90	-3.57	0.59	-0.59
.10-.15	44	9	53	40.45	12.55	7.39	-5.98	1.19	-1.19
.15-.30	84	12	96	73.28	22.72	22.95	-15.32	2.75	-2.75
.30-.60	75	21	96	73.28	22.72	3.49	-3.31	0.44	-0.44
.60-1.0	37	5	42	32.06	9.94	10.61	-6.87	1.84	-1.84
1.0-1.5	24	12	36	27.48	8.52	-6.50	8.22	-1.40	1.40
1.5-2.0	16	8	24	18.32	5.68	-4.33	5.48	-1.13	1.13
2.0-2.5	21	10	31	23.66	7.34	-5.01	6.19	-1.15	1.15
2.5-3.0	24	9	33	25.19	7.81	-2.32	2.55	-0.50	0.50
3.0-4.0	52	14	66	50.38	15.62	3.30	-3.07	0.49	-0.49
4.0-5.0	46	17	63	48.09	14.91	-4.08	4.45	-0.64	0.64
5.0-6.0	33	16	49	37.40	11.60	-8.26	10.29	-1.53	1.53
6.0-7.0	32	16	48	36.64	11.36	-8.66	10.95	-1.63	1.63
7.0-8.0	16	13	29	22.14	6.86	-10.39	16.60	-2.73	2.73
8.0-9.0	9	6	15	11.45	3.55	-4.33	6.30	-1.50	1.50
9.0-10.	1	3	4	3.05	0.95	-2.23	6.92	-2.42	2.42
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	603	187	790			10.80	32.63		

\bar{G} total = 43.43
g. de lib. = 16 (17-1)(2-1)

Tabla A4. Comparación en estructura de tamaños entre áreas que presentan y áreas que no presentan al menos un individuo "dominante" en la Ladera Norte, mediante una prueba de \underline{G} .
 c/i = Con individuo mayor a los 7.5 m de altura. s/i = Sin individuo dominante.

Inter- valo.	c/i		Σ	ESPERADOS		Tabla de \underline{G}		Resid. Ajust.	
	>7.5	>7.5		c/i	s/i	c/i	s/i	c/i	s/i
0-.05	1	6	7	3.42	3.58	-2.46	6.19	-1.84	1.84
.05-.10	8	13	21	10.25	10.75	-3.97	4.95	-1.01	1.01
.10-.15	6	10	16	7.81	8.19	-3.17	4.00	-0.92	0.92
.15-.30	12	25	37	18.07	18.93	-9.82	13.90	-2.08	2.08
.30-.60	17	29	46	22.46	23.54	-9.47	12.10	-1.70	1.70
.60-1.5	28	37	65	31.74	33.26	-7.02	7.88	-1.00	1.00
1.5-2.0	5	11	16	7.81	8.19	-4.46	6.50	-1.43	1.43
2.0-2.5	8	9	17	8.30	8.70	-0.59	0.61	-0.15	0.15
2.5-3.0	5	5	10	4.88	5.12	0.24	-0.23	0.07	-0.07
3.0-4.0	22	28	50	24.41	25.59	-4.58	5.05	-0.72	0.72
4.0-5.0	29	19	48	23.44	24.56	12.35	-9.76	1.70	-1.70
5.0-6.0	35	31	66	32.23	33.77	5.78	-5.31	0.74	-0.74
6.0-7.0	24	15	39	19.04	19.96	11.11	-8.57	1.66	-1.66
7.0-8.0	19	2	21	10.25	10.75	23.44	-6.73	3.91	-3.91
8.0-9.0	8	0	8	3.91	4.09	11.47	0.00	2.92	-2.92
9.0-10.	2	0	2	0.98	1.02	2.87	0.00	1.45	-1.45
	---	---	---			-----	-----		
	229	240	469			21.71	30.57		

\underline{G} total = 52.29
 g. de lib. = 15 (16-1) × (2-1)

Tabla A5. Comparación en estructura de tamaños entre áreas que presentan y áreas que no presentan al menos un individuo "dominante" en la Ladera Sur, mediante una prueba de \bar{G} .
 c/i = Con individuo mayor a los 7.5 m de altura. s/i = Sin individuo dominante.

Inter- valo.	c/i s/i		Σ	ESPERADOS		Tabla de \bar{G}		Resid. Ajust.	
	>7.5	>7.5		c/i	s/i	c/i	s/i	c/i	s/i
0-.05	9	33	42	21.74	20.26	-15.88	32.21	-4.04	4.04
.05-.10	21	42	63	32.62	30.38	-18.49	27.20	-3.05	3.05
.10-.15	17	36	53	27.44	25.56	-16.28	24.66	-2.97	2.97
.15-.30	30	66	96	49.70	46.30	-30.29	46.80	-4.29	4.29
.30-.60	37	59	96	49.70	46.30	-21.84	28.61	-2.77	2.77
.60-1.5	40	38	78	40.38	37.62	-0.76	0.77	-0.09	0.09
1.5-2.0	11	13	24	12.43	11.57	-2.68	3.02	-0.59	0.59
2.0-2.5	15	16	31	16.05	14.95	-2.03	2.17	-0.38	0.38
2.5-3.0	19	14	33	17.08	15.92	4.04	-3.59	0.68	-0.68
3.0-4.0	49	17	66	34.17	31.83	35.33	-21.33	3.82	-3.82
4.0-5.0	42	21	63	32.62	30.38	21.24	-15.51	2.47	-2.47
5.0-6.0	35	14	49	25.37	23.63	22.53	-14.66	2.84	-2.84
6.0-7.0	41	7	48	24.85	23.15	41.06	-16.74	4.81	-4.81
7.0-8.0	24	5	29	15.01	13.99	22.52	-10.29	3.40	-3.40
8.0-9.0	15	0	15	7.77	7.23	19.75	0.00	3.77	-3.77
9.0-10.	4	0	4	2.07	1.93	5.27	0.00	1.94	-1.94
	409	381	790			63.48	83.31		

\bar{G} total = 146.79
 g. de lib. = 15 (16-1)x(2-1)

Tabla A6. Comparación de estructura de tamaños, entre muestras densas y ralas en cantidad de individuos maduros, mediante una prueba de \bar{G} . La media (μ) corresponde a la cantidad de individuos maduros promedio en los cuadrantes muestreados.

Inter- valo.			Σ	ESPERADOS		Tabla de \bar{G}		Resid. Ajust.	
	$<\mu$	$>\mu$		$<\mu$	$>\mu$	$<\mu$	$>\mu$	$<\mu$	$>\mu$
0-.05	36	13	49	26.78	22.22	21.31	-13.94	2.70	-2.70
.05-.10	48	36	84	45.90	38.10	4.29	-4.08	0.48	-0.48
.10-.15	45	24	69	37.71	31.29	15.92	-12.74	1.81	-1.81
.15-.30	106	27	133	72.68	60.32	80.00	-43.41	6.14	-6.14
.30-.60	99	43	142	77.60	64.40	48.23	-34.74	3.83	-3.83
.60-1.0	56	21	77	42.08	34.92	32.01	-21.36	3.29	-3.29
1.0-1.5	42	24	66	36.07	29.93	12.79	-10.60	1.51	-1.51
1.5-2.0	26	14	40	21.86	18.14	9.02	-7.26	1.34	-1.34
2.0-2.5	31	17	48	26.23	21.77	10.36	-8.41	1.41	-1.41
2.5-3.0	20	23	43	23.50	19.50	-6.45	7.59	-1.09	1.09
3.0-4.0	41	75	116	63.39	52.61	-35.73	53.19	-4.38	4.38
4.0-5.0	34	77	111	60.66	50.34	-39.36	65.44	-5.32	5.32
5.0-6.0	48	67	115	62.84	52.16	-25.87	33.56	-2.92	2.92
6.0-7.0	32	55	87	47.54	39.46	-25.34	36.53	-3.47	3.47
7.0-8.0	17	33	50	27.32	22.68	-16.13	24.76	-2.99	2.99
8.0-9.0	5	18	23	12.57	10.43	-9.22	19.64	-3.20	3.20
9.0-10.	2	4	6	3.28	2.72	-1.98	3.08	-1.05	1.05
	688	571	1259			73.85	87.26		

\bar{G} total = 161.12
g. de lib. = 16 (17-1)x(2-1)

Tabla A7. Valores de χ^2 y nivel de significancia obtenidos al comparar las frecuencias observadas, de la distribución espacial que presenta N. tetetzo, contra una distribución esperada únicamente por azar.

Categorías y Sitios	χ^2	Nivel de Significancia
Total de individuos:		
Ambas pendientes	678.2	$p < 0.001$, 13 g.l.
Pendiente norte	151.9	$p < 0.001$, 6 g.l.
Pendiente sur	424.2	$p < 0.001$, 13 g.l.
Individuos <1 m:		
Ambas pendientes	3208.0	$p < 0.001$, 11 g.l.
Pendiente norte	1920.0	$p < 0.001$, 4 g.l.
Pendiente sur	1233.0	$p < 0.001$, 11 g.l.
Individuos >1, <3 m:		
Ambas pendientes	207.1	$p < 0.001$, 3 g.l.
Pendiente norte	34.7	$p < 0.001$, 2 g.l.
Pendiente sur	179.8	$p < 0.001$, 3 g.l.
Individuos >3 m:		
Ambas pendientes	394.2	$p < 0.001$, 5 g.l.
Pendiente norte	56.4	$p < 0.001$, 4 g.l.
Pendiente sur	363.8	$p < 0.001$, 5 g.l.