CCB-676

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS PROFESIONALES
Y DE POSTGRADO DEL C. C. H.
CENTRO DE ECOLOGIA

PAPEL DE *Mimosa luisana* EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD Y SU RELACION CON *Neobuxbaumia tetetzo* EN EL VALLE DE ZAPOTITLAN DE LAS SALINAS, PUEBLA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN ECOLOGIA

P R E S E N T A :

ARTURO FLORES MARTINEZ

Centro de Ecología

México, D. F. Marzo de 1994

000201955

Este trabajo está dedicado en especial a mis padres y a mi familia por la invaluable ayuda que me han dado al proveerme de un ambiente adecuado y agradable para poder estudiar.

AGRADECIMIENTOS

A riesgo de hacer una lista enorme de la cual siempre aparecen las "desafortunadas omisiones involuntarias" es para mi una gran satisfacción el poder agradecer a todas aquellas personas que de alguna manera tuvieron que ver en la realización de esta tesis.

Quiere agradecer muy especialmente al Dr. Exequiel Ezcurra y al M. en C. Salvador Sánchez-Colón por todas sus enseñanzas y apoyo durante estos últimos años y, sobre todo, por funcionar como "paradigma" de lo que es un investigador. Desde esta perspectiva no es rara mi preferencia por temas relacionados con la estadística y la ecología matemática. También agradezco a mi hermano Gonzalo Flores por que fue el causante indirecto de que me interesara en la biología (por llevarme a las prácticas de campo con sus alumnos) y en la ecología cuantitativa por platicarme, en esos tiempos, de temas "raros" como la biogeografía de islas y la teoría de la competencia.

A los sinodales, Dr. Miguel Franco, Dr. Carlos Montaña, Dr. Miguel Martínez, Dra. Elena Alvarez Buylla y al Dr. Alfonso Valiente por la revisión de la tesis y las valiosas sugerencias al trabajo. A pesar de que tomé en cuenta la mayoría de ellas, cabe aclarar que cualquier omisión o error que se encuentre en la tesis es de mi entera responsabilidad. También quiero agradecerle al Dr. Oscar Briones y al Dr. Cesar Domínguez quienes revisaron partes de la tesis e hicieron críticas valiosas.

Al Dr. Daniel Piñeiro, director del Centro de Ecología, le agradezco su apoyo y también su presión para que me titulara pronto (" ¿ya cuando te titulas?"), pero sobre todo el apoyo indirecto, al formar en el Centro un ambiente de trabajo adecuado para el desarrollo de los estudiantes. Un gracias sincero por eso y por todo lo que ello encierra.

Durante mis años de estudiante conté, por fortuna, con muchos *maestros* que tuvieron que ver en mi formación. En particular quiero agradecer al Dr. Jorge Soberón por contagiarme por el gusto de los modelos, su utilidad y la importancia teórica que tienen. A la Dra. Elena Alvarez-Buylla con quien tomé un seminario de modelos matriciales y del cual salió la idea de la aproximación matricial desarrollada en la tesis y de otras que espero poner en práctica en el futuro. A la Dra. Angelina Martínez por sus enseñanzas sobre ecosistemas pero, sobre todo, por su apoyo durante mi temporada crítica del doctorado. Al Dr. Pedro Miramontes quien no escatimó esfuerzos por transmitir sus conocimientos de matemáticas y sus posibles aplicaciones en la ecología y al Dr. Rodolfo Dirzo por su amistad, enseñanzas y apoyo durante el curso de campo.

Joel Paulo Maya, Fernando Martínez, Angel Vega, Ivonne Garduño, Claudia Sierra y Alicia Callejas me ayudaron en parte del trabajo de campo. También agradezco profundamente al Sr. Everardo Castillo por el apoyo logístico en Zapotitlán.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Comunidades Cristina, Alice, Pedro, Polo (I y II), Oscar, Héctor (I y II), Miguel, Eduardo (I y II), y a Ernesto muchas gracias por su amistad y compañerismo. Muy especialmente agradezco a Santiago Arizaga por tantos años de amistad y ayuda desinteresada.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología Vegetal de la ENCB: Maestro Roberto Cruz, Ricardo González, Alfredo Patiño y a todos los integrantes del proyecto Petacalco les agradezco su amistad, apoyo y, en muchos casos, su paciencia durante todo este tiempo. A los integrantes del grupo de Buceo por todos los momentos gratos que he pasado en su compañía.

Alicia Cervantes, Gloría García y Elena Delgado me ayudaron en toda clase de tramites administrativos y me brindaron su hospitalidad -en sus respectivas oficinas- durante mis largas horas de espera para ver a los jefes. Ellas -junto con Gaby- no permitieron que perdiera práctica con las papirolas.

A Lalo, Lumali, Cristina, Coro, Simón, Consuelo, Fabián y Victor todos ellos compañeros de generación les agradezco, entre otras cosas, su amistad y el hacer agradable mi incorporación al ambiente universitario.

Por último quiero hacer pública mi deuda con mis amigos y compañeros: Joel, Fernando, Silvia, Salvador, Alicia, Nidia y Sol por tantos años de amistad y por los momentos tan especiales que he vivido con ellos.

INDICE

RESUMEN
SUMMARY

INTRODUCCION 1

CAPITULO I 9

Sitio de Estudio.

CAPITULO II 11

Mimosa luisana, una especie nodriza en el valle de Zapotitlán: patrones de establecimiento.

CAPITULO III 25

Efecto de *Neobuxbaumia tetetzo* sobre el crecimiento y fecundidad de su planta nodriza *Mimosa luisana*.

CAPITULO IV 40

Efecto de *Neobuxbaumia tetetzo* sobre su planta nodriza *Mimosa luisana*: influencia del riego y la variación interanual.

CAPITULO V 54

Efecto de *N. tetetzo* sobre *M. luisana*: una aproximación matricial.

CAPITULO VI 78

Consideraciones finales.

BIBLIOGRAFIA 92

RESUMEN

Este trabajo examina el papel que desempeña el arbusto *Mimosa luisana* en la estructura de la comunidad en dos aspectos básicos: a) Los patrones de establecimiento de las especies asociadas a su dosel y b) su relación con el cacto columnar *Neobuxbaumia tetetzo*. En particular, se evaluó el efecto que el cacto produce sobre el arbusto y la posibilidad de que este efecto se traduzca en la muerte del arbusto y por ende un reemplazamiento.

Para definir los patrones de establecimiento de plantas asociadas a *M. luisana* se registró la distribución y composición de las plantas que crecen tanto bajo la copa de los arbustos como en espacios abiertos. Además se determinó la relación que existe entre la cobertura del arbusto y la abundancia de plántulas de *N. tetetzo* establecidas bajo ellos por medio de un modelo de regresión log-lineal. También se registró la sobrevivencia de plántulas de *M. luisana* durante un período de 1 año.

Se encontró que algunas especies de cactáceas y agaváceas muestran una asociación positiva significativa con la copa de los arbustos, mientras que algunas especies de leguminosas y de gramíneas no mostraron asociación. El tamaño mínimo estimado para que se puedan establecer plántulas de *N. tetetzo* bajo la copa de arbustos de *M. luisana* fue de 0.235 m^2. La sobrevivencia de plántulas de *M. luisana* fue elevada (mayor del 60%) durante el período de observación. La mortalidad de plántulas estuvo significativamente asociada al tamaño que alcanzaron éstas antes del comienzo de la temporada seca del año.

Para determinar el efecto que produce *N. tetetzo* sobre el crecimiento y la fecundidad de su planta nodriza *M. luisana*, se registró la producción de hojas, módulos (internodos), inflorescencias y frutos de arbustos creciendo tanto solos como asociados a cactos de tamaño pequeño o grande. Este efecto fue evaluado para tres clases de tamaño de arbustos.

La presencia de cactos creciendo bajo la copa de arbustos produjo un efecto negativo tanto en el crecimiento como en la fecundidad de *M. luisana*. Este efecto negativo fue significativo en

todos los casos, pero fue más importante en los arbustos grandes.

Para determinar si la competencia por agua del suelo es el factor causal del efecto negativo del cacto sobre el arbusto, se realizó un experimento en el campo de manipulación de este recurso en el suelo. Algunos arbustos fueron excluidos de la entrada de agua de lluvia mediante la colocación de una cubierta plástica (tratamiento de baja disponibilidad de recurso) mientras que otros fueron regados de manera periódica para simular una alta disponibilidad de agua en el suelo. A estos arbustos (y otros dejados como control) se les registró la producción de hojas, módulos, inflorescencias y frutos.

Se encontró que el riego produjo un incremento en el crecimiento de los arbustos y redujo el efecto negativo del cacto. Los arbustos asociados a cactos columnares pequeños (menores a 1.0 m de alto) respondieron comparativamente más que aquellos arbustos aislados o que se encontraban asociados a cactos columnares grandes. Estos últimos respondieron débilmente al riego.

Para probar si el cacto reemplaza a su arbusto nodriza (*i.e.* si el cacto induce un crecimiento negativo de la copa de los arbustos) se estimó, utilizando un modelo de matrices de transición, la tasa de crecimiento arbustos aislados y de arbustos asociados a cactos columnares grandes bajo diferentes condiciones de disponibilidad de agua en el suelo.

La tasa de crecimiento de la copa de los arbustos asociados a cactos fue siempre inferior que la de arbustos creciendo aislados, pero sólo fue negativa ($\lambda<1.0$) bajo condiciones de baja disponibilidad de agua (tratamiento de exclusión $\lambda=0.859$, año con una precipitación inferior al promedio de la zona $\lambda=0.933$). La tasa de crecimiento de la copa de los arbustos no asociados fue siempre positiva ($\lambda>1.0$), aún en condiciones de baja disponibilidad de agua.

Con el objeto de explorar el comportamiento de esta interacción a través del tiempo, se simuló el crecimiento de estos arbustos en ambientes con diferentes probabilidades de ocurrencia de años con una precipitación total anual menor que el promedio de la zona. Los resultados muestran que los arbustos tienen una baja probabilidad de tener un crecimiento negativo inducido por el

cacto. Sin embargo la probabilidad de alcanzar una tasa negativa se incrementa con la ocurrencia de sequías.

Los resultados encontrados en este trabajo se discuten en el contexto de la importancia de las interacciones bióticas en la estructura y dinámica de la comunidad.

SUMMARY

This work examines the role of the shrub *Mimosa luisana* in the structure of a semi-arid community with regard to: a) the establishment patterns of species associated to the shrub canopy, and b) the relationship of the shrub with the giant columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. In particular, the competitive effect of the cactus on the shrub, and the possibility that this negative effect could lead to the death of the shrub and to a replacement process, were evaluated.

The composition and distribution of plants growing either under the shrub canopy or in the contiguous open space were recorded. The relationship between the area of the shrub canopy, and the abundance of *N. tetetzo* seedlings under them, was evaluated by means of a log-linear model. The survivorship of *M. luisana* seedlings was recorded over a one-year period.

The distribution of some species of cacti and agaves showed a significant asociation with the shrub canopy size. Other species (some legumes and grasses) did not show any preference to establish under shrubs. The log-linear model showed that no seedlings of *N. tetetzo* were expect to establish under shrubs with less than 0.25 m^2 of canopy cover. The survivorship of *M. luisana* in the first year was above 60%, their probability of mortality was significantly associated to the seedling size before the onset of the dry season.

To determine the effect of the columnar cacti *N. tetetzo* on the growth and fecundity of its nurse plant *M. luisana* the production of leaves, modules (internodes), inflorescences and fruits was recorded in shrubs of *M. luisana* growing either in isolation or associated with small or large cacti. The effect was evaluated for three size-classes of shrubs.

Adult columnar cacti growing within the nurse canopy produced a negative effect on shrub growth (leaves and module production) and fecundity (inflorescences and fruit production). The negative effect was significant in all cases, but it was more important in the larger shrubs.

To determine if competition for water was the causal factor of the negative effect of the cactus on the shrub, a field experiment was carried out. Some shrubs were excluded from incoming rain water by means of a plastic cover (low water availability). Other shrubs were periodically irrigated to simulate high water availability, and a control group was marked (no treatment). The production of leaves, modules, inflorescences and fruits was evaluated.

Irrigation increased the growth of the shrubs and reduced the negative effect of the cactus. Shrubs associated to juvenile cacti responded comparitively more than shrubs growing in isolation or associated to large columnar cacti; the latter showed a weak response to irrigation.

To test whether the cactus is likely to replace its nurse plant (*i.e.* if the cactus induces negative growth on the shrub), a projection matrix was used to estimate the finite growth rate of the canopies of isolated large shrubs and of shrubs growing in association with large cacti under different conditions of soil water availability.

The canopy growth rate of shrubs associated to columnar cacti was always lower than that of shrubs growing in isolation, but it reached a negative value only under low water-soil availability (water-exclusion experiments [λ=0.85] and years with total rainfall lower than the average [λ=0.933]). The finite growth rate of the canopy of isolated shrubs was always positive.

To explore the behaviour of this interaction through time, the gowth of shrubs was simulated in environments with different probabilities of ocurrence of years with a total annual rainfall lower than the average. The results showed that the shrubs have a low probability of experiencing a negative growth caused by the cactus. However, the probability of negative growth rates increased with the ocurrence of dry years.

The results found in this work are discussed in relation to the importance of biotic interactions in the dynamics and structure of drylands communities.

INTRODUCCION

Las zonas áridas y semiáridas se caracterizan por su baja e impredecible precipitación (que ocurre en forma de pulsos), baja humedad, elevada temperatura del aire, marcadas fluctuaciones de la temperatura entre el día y la noche, bajo contenido de materia orgánica en el suelo y, en general, por ser sitios en donde la demanda evaporativa excede a la precipitación promedio (Evenari 1985, Polis 1991).

No obstante estas características extremas y, aparentemente, poco adecuadas para el desarrollo de las organismos, las comunidades vegetales de zonas áridas son ricas en especies (McMahon 1981). Las especies que habitan estas zonas de alguna manera son capaces de superar los problemas que estos ambientes les presentan y obtienen los recursos necesarios para subsistir y desarrollarse. El cómo estas especies logran enfrentar estas condiciones hostiles, así como el identificar los factores que determinan la composición, la estructura y la dinámica de las comunidades vegetales son temas de interés y de controversia en la actualidad.

Las limitaciones impuestas al crecimiento y sobrevivencia de los organismos por el bajo e impredecible suministro de agua, las altas temperaturas y la baja productividad, han propiciado la sugerencia de que la estructura de las comunidades de plantas de zonas áridas está determinada primordialmente por factores abióticos (Polis 1991). Darwin, en su libro clásico *El Origen de las Especies* señala que en los desiertos absolutos la lucha por la

vida es exclusivamente con los elementos, por lo que las interacciones bióticas son inexistentes o bien poco importantes. Noy-Meir (1973) señaló que el entendimiento de los límites impuestos por el agua (a los organismos), podría ser suficiente para explicar la mayor parte de la dinámica y la estructura de estas comunidades. Connell (1975) y Grime (1979) afirmaron que la importancia de la competencia en estos ambientes debe ser poca debido al alto estrés inducido por el ambiente. En particular sugieren que debido a la baja disponibilidad de los recursos, las poblaciones no alcanzan densidades suficientemente altas como para que se presenten fenómenos competitivos. De acuerdo a lo anterior, la distribución y la abundancia de las especies estarán determinados únicamente por la habilidad propia de las especies para responder a las condiciones abióticas imperantes. Polis (1991) señaló que la competencia se dará en estos ambientes solamente en años húmedos. Solbrig *et al.* (1977), Cody (1986) así como Fitter y Hay (1987) señalaron que si bien en el pasado la competencia pudo moldear la composición específica en los desiertos, en la actualidad los individuos evaden una posible competencia por medio de la separación de sus nichos en la explotación de los recursos; por ejemplo, la exploración diferencial de recursos en el suelo, diferencias en el sistema radical y diferencias en la intercepción de la luz. También las diferencias en la fenología y en la respuesta de las especies a la disponibilidad de recursos han sido sugeridas como estrategias para evadir la competencia (Kemp 1983).

En contraste, otra corriente sostiene que, precisamente por la escasez de recursos (principalmente el agua) la competencia puede ser intensa y, por lo tanto, este fenómeno puede jugar un papel

importante en la comunidad (Tilman 1988, 1990). Acerca de este debate se ha escrito mucho apoyando tanto una posición como la otra e, incluso, ha habido opiniones que tratan de conciliar ambas propuestas, enfatizando las posibles confusiones que se han dado en la interpretación de la definición de la competencia (Grace 1990, Grubb 1992). Sin embargo, existe poca evidencia experimental que permita inclinar la balanza hacia alguna de las dos opciones. La mayoría de las pruebas sobre competencia en zonas áridas están basadas en evidencias indirectas como las derivadas del análisis de la distribución espacial de los individuos (Fowler 1986). DiTommaso y Aarseen (1989) señalan que han sido realmente pocos los estudios en que se ha manipulado artificialmente el suministro de los recursos para definir, realmente, la existencia de la competencia y, menos aún, en los que se ha experimentado con agua, que es el recurso que se supone es limitante en las zonas áridas (Elheringer 1985, Nobel 1988). Fonteyn y Mahall (1978) demostraron claramente en el Desierto Sonorense, mediante experimentos de remoción, la existencia de un efecto negativo de las plantas vecinas en el potencial hídrico de *Larrea tridentata* y *Ambrosia dumosa*. Más recientemente otros trabajos han aportado evidencias experimentales de la existencia de esta interacción (Aarseen y Epp 1990). Briones (1992) en un estudio de la comunidad vegetal del desierto Chihuahuense mostró que la presencia de vecinos afectaba negativamente a *Larrea tridentata* y *Opuntia rastrera* tanto en su potencial hídrico como en su crecimiento. Fowler (1986) en una revisión extensiva del tema, llega a la conclusión de que la competencia ocurre de manera extendida y frecuente en los desiertos, aunque también reconoce que la importancia de este

proceso en la estructura y en la dinámica de las comunidades puede ser muy variable.

Además de la competencia, existe en las comunidades desérticas otro tipo de interacción llamada nodricismo que se ha sugerido puede ser importante como un factor de organización de estas comunidades. Esta interacción se presenta cuando el establecimiento de algunas especies se ve favorecido por la existencia de otras especies, generalmente arbustivas, (Fowler 1986, McAuliffe 1988). Yeaton & Romero-Manzanares (1986), McAuliffe (1988) y Valiente-Banuet (1991) mostraron, para diferentes ambientes desérticos, que el establecimiento de varias especies ocurre preferentemente bajo la copa de otras especies de plantas. Las posibles causas que se han propuesto pueden originar este establecimiento diferencial son variadas; por ejemplo la disminución de la temperatura del suelo (Belsky *et al.* 1989, Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*), la menor desecación del aire y del suelo (McAuliffe 1984, Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*), el menor riesgo de depredación (Jaksic y Fuentes 1980) o, el favorecimiento de la deposición de propágulos bajo la copa de los arbustos al atraer a los dispersores (Steenbergh y Lowe 1977, Inouye 1991). Los estudios de la naturaleza de esta interacción se han enfocado principalmente en resaltar los efectos positivos que la especie huésped recibe al establecerse bajo la copa de individuos de otra especie, y menos atención se le ha dado a los efectos que ejerce el huésped sobre la planta nodriza. Al parecer, esta interacción "positiva" no es simétrica sino que, en algún momento, puede llegar a ser antagónica, ya que se ha sugerido, por observaciones indirectas, que la especie nodriza no recibe beneficio de esta relación y si un

efecto negativo. Al parecer cuando el huésped es muy pequeño la nodriza no experimenta ningún efecto. Sin embargo, en el caso de que esta especie sea de tamaño considerable, o por lo menos comparable al de la planta nodriza, es de esperarse que a medida que el huésped se desarrolla se inicie una competencia por recursos del suelo provocando efectos negativos sobre la planta nodriza. Este efecto negativo puede ser tan intenso que se ha sugerido puede ser suficiente para provocar la muerte de la planta nodriza y, por lo mismo, que el huésped ocupe su lugar (Vandermeer 1980, McAuliffe 1984, 1988, Smith y Goodman 1987, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*). Se ha sugerido que este efecto se debe a competencia por agua (McAuliffe 1984, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*) o por un daño mecánico directo (Yeaton y Romero-Manzanares 1986).

Valiente-Banuet (1991) realizó una revisión de la evidencia de los procesos de facilitación en desiertos y concluyó que este fenómeno puede ser muy importante en la estructura y dinámica de las comunidades de plantas en zonas áridas. Esta conclusión se basó en el hecho de que el establecimiento es una fase crítica en el ciclo de vida y, al parecer, la nodriza es prácticamente indispensable para que se dé el establecimiento (Steenbergh y Lowe 1977, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). De acuerdo a lo anterior, el conocer con más detalle la dinámica de esta interacción, tanto desde el punto de vista de la planta nodriza como de la planta huésped, es un paso indispensable para comprender la dinámica de las poblaciones en comunidades de zonas áridas.

La variabilidad en el suministro de recursos y en la severidad de los factores abióticos es una característica propia de los desiertos. Esto provoca que las plantas se enfrenten durante su

desarrollo a condiciones ambientales muy variables. Los modelos clásicos de interacciones entre especies (*e.g.* modelo de Lotka y Volterra) suponen un ambiente homogéneo y constante en el tiempo, condiciones que rara vez ocurren en los desiertos. Cuando a estos modelos se les incluye algún tipo de variabilidad, ya sea espacial o temporal, pueden obtenerse resultados cualitativamente diferentes a los que se obtienen cuando se asume un ambiente constante (Chesson 1986, Yodzis 1986); por ejemplo modificando la velocidad de los procesos o incluso promoviendo la coexistencia de especies que, bajo condiciones de ambiente constante, tenderían a ser excluidas (Polis 1991). Por lo anterior es necesario el considerar con más detenimiento los efectos que puede provocar la heterogeneidad espacial y/o temporal en el destino de las interacciones bióticas en los desiertos.

Indudablemente existen todavía lagunas en el entendimiento de los factores que determinan la estructura y dinámica de las comunidades de zonas áridas. Este trabajo pretende explorar y documentar algunos de los aspectos que están poco estudiados. En particular pretende documentar la existencia de un efecto negativo de la planta huésped sobre la planta nodriza siguiendo un enfoque mecanicista (Tilman 1988, Goldberg 1990), esto es, tratando no solamente de determinar si existe un efecto negativo sobre el crecimiento y/o la reproducción, sino de determinar también cuál es el posible recurso limitante y cuáles son sus implicaciones en la dinámica de la comunidad. Además se documentan los patrones de establecimiento tanto del arbusto nodriza como de aquellas especies asociadas a él. Para abordar este problema se seleccionó para trabajar un arbusto perenne, *Mimosa luisana*, que se sabe funciona

como nodriza de la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* en el valle de Tehuacán en el Estado de Puebla, México.

El capítulo I describe, de manera general, la ubicación geográfica y características ambientales del sitio de estudio. En el capítulo II se muestra y discute el papel que desempeña *Mimosa luisana* como promotor del establecimiento de otras especies bajo su copa, poniendo especial énfasis en su relación con las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo*. Además se muestran los patrones de sobrevivencia de plántulas del mismo arbusto con el objeto de evaluar su capacidad colonizadora en el sitio.

El capítulo III documenta el efecto que el cacto columnar *N. tetetzo* provoca tanto en el crecimiento como en la fecundidad de su planta nodriza, y cómo estos efectos se modifican en función tanto de los tamaños del cacto y del arbusto. Además, se utiliza un enfoque modular para analizar el crecimiento de la copa de los arbustos y poner a prueba la hipótesis del reemplazamiento de la planta nodriza por su huésped. Cabe aclarar que este capítulo está basado en un artículo que fue enviado y aceptado para su publicación en la revista **Journal of Ecology**, y fue la base que sustentó lo realizado en los capítulos siguientes.

En el capítulo IV se muestran los resultados de un experimento de riego realizado para evaluar el efecto que sobre el crecimiento y la fecundidad del arbusto produce el cacto columnar *N. tetetzo* cuando se modifica la disponibilidad de agua en el suelo. Se muestran, además, los resultados de dos años de observaciones de este sistema con objeto de resaltar la variabilidad temporal en los desiertos y los efectos que esta variabilidad tiene en las interacciones entre las plantas.

El capítulo V enfoca desde una perspectiva dinámica el efecto que el cacto produce sobre su planta nodriza. Para ello se emplean las herramientas desarrolladas en la demografía clásica para estimar el crecimiento de las copas de los arbustos y cómo este crecimiento se ve afectado tanto por la presencia del cacto como por los cambios en la disponibilidad de recursos (agua). De manera complementaria, se utiliza la información generada para explorar el posible comportamiento de esta interacción bajo diferentes escenarios ambientales.

Por último en el capítulo VI se discute, de manera general, la información que se tiene de los factores y procesos importantes para esta comunidad, resaltando aquellos aspectos que faltan por investigar. Así mismo, se discute la importancia de conjuntar la información ya obtenida en un modelo que permita verificar si el conocimiento existente es suficiente para explicar la estructura y dinámica de estas comunidades.

Capítulo I

SITIO DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en una ladera del Jardín Botánico del Instituto Nacional de Ecología (INE), en el valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas (18°20'N, 97°28'W), localizado en la porción suroccidental del Valle de Tehuacán en el estado de Puebla. El Valle de Zapotitlán comprende una superficie de aproximadamente 86.74 km², está limitado al oriente por las Sierras de Atzingo y Miahuatepec, al norte por los cerros Chacateca y Pajarito, al poniente por el cerro La Mesa y al sur por el cerro Corral de Piedra (Díaz 1991). El valle de Tehuacán, junto con el Valle de Cuicatlán, constituyen las dos unidades fisiográficas de la Provincia Florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rzedowski 1978).

El clima de la zona es semiárido, con un régimen de lluvias de verano. La precipitación media anual es de 380 mm con una marcada sequía intraestival y con una temperatura media anual de 21°C (García 1981). La aridez de esta zona se debe principalmente al efecto de sombra orográfica de la Sierra Madre Oriental, conocida localmente como Sierra de Zongolica. Los suelos del valle son someros, pedregosos, en ocasiones halomórficos, con diferente grado de alcalinidad y salinidad, constituidos principalmente por litosoles calcáreos derivados de rocas sedimentarias y metamórficas (Meyrán 1973). El principal tipo de vegetación encontrado en la zona es un matorral xerófilo (Rzedowski 1978), en el cual los cactos columnares gigantes constituyen elementos dominantes

(Zavala-Hurtado 1982). Las especies más importantes son los cactos columnares *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus hoppenstedtii*, los agaves *Agave marmorata* y *A. karwinski*, y las leguminosas arbustivas *Mimosa luisana, Acacia constricta, Cercidium praecox* y *Caesalpinia melanadenia*.

Mimosa luisana Brandeg. es un arbusto perenne caducifolio con espinas planas y curvas, foliolos pubescentes, flores blanco rosadas en racimos y frutos pubescentes sin espinas. Su producción de follaje y flores está fuertemente influenciada por el inicio de la temporada de lluvia (Guevara 1991). Este arbusto es endémico del Valle de Tehuacán (Standley 1920-1926) y en la zona de estudio alcanza densidades de 2,400 individuos/hectárea con una cobertura promedio de 2,850 m^2/ha. *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Beckeberg es una cacto columnar ramificado también endémico del Valle de Tehuacán. En este sitio los individuos mayores de un metro alcanzan densidades de hasta 1200 individuos por hectárea, y una altura máxima de 12.0 metros (Valiente-Banuet 1991).

CAPITULO II

MIMOSA LUISANA, UNA ESPECIE NODRIZA EN EL VALLE DE ZAPOTITLAN: PATRONES DE ESTABLECIMIENTO.

Introducción

El establecimiento de plantas en ambientes extremos como los desiertos, donde la temperatura del suelo puede alcanzar más de 70°C, (Franco y Nobel 1989), y el suministro de agua al suelo es escaso e impredecible (Evenari 1985), es una fase crítica para muchas de las especies que habitan estos lugares (Noy-Meir 1973, Elheringer 1985, Hutto *et al.* 1986, Nobel 1988). Por ello, las especies desérticas presentan diversas adaptaciones morfológicas, fisiológicas, fenológicas, de historia de vida, o de asociaciones positivas que les permiten tolerar estas condiciones adversas.

Un fenómeno que se ha documentado desde hace tiempo, pero cuyo estudio se ha intensificado más recientemente es el nodricismo. En este fenómeno el establecimiento de varias especies (no tolerantes a la desecación) ocurre preferentemente bajo la copa de plantas tolerantes a la radiación. Estas especies son capaces de establecerse en sitios abiertos y funcionan como plantas "nodriza". Estas les proporcionan a las plantas que se establecen bajo su copa de condiciones más favorables para su sobrevivencia (Jaksic y Fuentes 1980, Belsky *et al.* 1989, Franco y Nobel 1989, Dunham 1991, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991a,

Veikko 1992). Al parecer esta estrategia de establecimiento está ampliamente distribuida en zonas áridas y semiáridas (ver Valiente-Banuet 1991 para una revisión), pero también se da en otros ambientes (Belsky *et al.* 1989, Kellman y Kading 1992).

Es esperable que el microclima que producen las plantas bajo su dosel, y que determina las condiciones ambientales propias para el desarrollo de las plántulas que germinan y se establecen debajo de ellas, dependan de las características de la copa como serían la densidad de follaje y la misma morfología de la copa. Por ejemplo Kellman y Kading (1992) encontraron en un ambiente de dunas costeras que las plántulas de *Pinus radiata* solamente se establecían bajo individuos de encinos adultos.

Acoplado con el nodricismo también se ha propuesto varias veces la hipótesis del reemplazo en donde la especie nodriza es posteriormente reemplazada por la planta huésped (Yeaton 1978, McAuliffe 1984, Yeaton y Romero-Manzanares 1986, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*). Un punto aún no explorado y que tiene suma importancia en la naturaleza y dinámica misma de esta asociación, es el efecto del tamaño de la planta nodriza cuando se establece el huésped. McAuliffe (1984) señaló para la asociación de *Cercidium microphyllum-Carnegiea gigantea* que si el cacto se establece cuando el arbusto es grande, quizás el arbusto muera por senectud y no por efecto del mismo cacto, mientras que si el establecimiento ocurre en otro estado del ciclo de vida del arbusto si se puede afectar de manera importante su desarrollo.

En el Valle de Zapotitlán, se han documentado patrones de

asociación entre más de 20 especies (Valiente-Banuet 1991). En ese lugar *Mimosa luisana* es un arbusto que funciona como planta nodriza (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991) y que, debido a su abundancia puede jugar un papel importante en la estructura y dinámica de la comunidad vegetal. En este capítulo se documenta el papel que este arbusto desempeña en el establecimiento de otras especies de la comunidad y el efecto que tiene el tamaño del arbusto en el establecimiento del cacto columnar *Neobuxbaumia tetetzo*.

Por otra parte, con objeto de constatar la suposición de que las plantas nodriza son especies capaces de establecerse en sitios abiertos (Yeaton 1978, Vandermeer 1980, McAuliffe 1984, 1988, Valiente-Banuet *et al*. 1991*b*) se hace un análisis comparativo de los patrones de sobrevivencia de plántulas de *M. luisana* en sitios expuestos y bajo la protección de la radiación por otros arbustos.

Metodología

Patrones de establecimiento

Con objeto de determinar la importancia que tiene *M. luisana* como promotor del establecimiento de otras especies se examinó la composición de plantas bajo la copa y por fuera de ella de 50 arbustos de *M. luisana* seleccionados aleatoriamente. Bajo cada arbusto se trazaron tres transectos radiales con origen en la base del arbusto y situados cada uno a 120° del otro. La longitud del transecto fue de dos veces el radio promedio del arbusto y su ancho

de un metro. Para cada planta encontrada en los transectos se registró la distancia con respecto a la base del arbusto. Debido a que los transectos tiene una área de solapamiento, se cuidó el no contabilizar a la misma planta más de una vez con el objeto de no sobreestimar la abundancia de éstas bajo el dosel. Las longitudes del transecto se estandarizaron a un valor de 2.0 de tal forma que los valores inferiores a 1.0 corresponden a posiciones por debajo de la copa de los arbustos y los valores mayores a 1.0 a sitios fuera de ésta. La preferencia de cada especie para establecerse por debajo o por fuera de la copa del arbusto se evaluó por medio de una prueba de X^2.

Tamaño del *M. luisana* y establecimiento de *N. tetetzo*

Con objeto de evaluar si abundancia de plántulas de *N. tetetzo* bajo la copa de arbustos es una función de su cobertura, y definir el tamaño promedio mínimo de arbusto necesario para que se establezca una plántula de *N. tetetzo* se evaluó la presencia y abundancia de este cacto bajo la copa de 49 arbustos seleccionados al azar. Para cada arbusto se calculó su cobertura a partir de la medición de dos diámetros, suponiendo una copa de contorno elipsoidal. Debido a que los arbustos más grandes (supuestamente de mayor edad) podrían tener más plántulas simplemente por su mayor tiempo de exposición a la colonización, se consideraron solamente aquellas plántulas menores a 5 cm de alto. Con esta información se estimó la relación que existe entre el área del arbusto y la

abundancia de plántulas bajo su copa, así como el tamaño (en términos de cobertura) del arbusto necesario para albergar por lo menos a un cacto bajo su copa. Para el análisis se utilizó como modelo una función alométrica que relaciona estas dos variables de acuerdo al siguiente razonamiento:

Si se define la tasa per cápita de crecimiento del área de la copa del arbusto en relación con una variable cualquiera (que puede ser por ejemplo el tamaño del arbusto) como:

$$\frac{1}{A}\frac{dA}{dx} \quad \text{o} \quad \frac{d\ ln(a)}{dx}$$

donde A= Area del arbusto
x= variable arbitraria que está relacionada con el tamaño (*e.g.* altura, edad, área basal, etc.)

De la misma manera el incremento en el número de plantas (n) encontradas bajo un arbusto se puede definir como:

$$\frac{1}{n}\frac{dn}{dx} \quad \text{o} \quad \frac{d\ ln(n)}{dx}$$

Estas dos expresiones pueden relacionarse mediante un coeficiente alométrico *b* de la forma:

$$\frac{d\ ln(a)}{dx} = b\ \frac{d\ ln(n)}{dx}$$

Integrando la función anterior se obtiene:

$$n = n_o\ A^b$$

que se puede expresar también como:

$$ln(n)=ln(n_o) + b \cdot ln(A)$$

sustituyendo $ln(n_o)$ por una constante *a* se obtiene

$$\ln(n) = a + b \cdot \ln(A)$$

o

$$n = e^{a+b*\ln(A)}$$

Esta última expresión puede ajustarse por medio de una regresión lineal utilizando una transformación lineal logarítmica que considera una distribución Poisson para los errores (McCullagh y Nelder 1983). El ajuste de esta función se realizó utilizando el paquete estadístico GLIM.

En esta ecuación el coeficiente *b* es una constante que relaciona el número esperado de plántulas en función del área del arbusto. Si *b* es mayor que uno implicaría que el número de plántulas bajo los arbustos se incrementa más rápidamente que el área del arbusto, si *b* es menor que uno la abundancia de plántulas aumenta más lentamente que el área del arbusto, y si *b* es igual a 1.00 la relación entre el número de plántulas y la cobertura del arbusto es lineal. Cabe aclarar que el modelo supone que no existen diferencias en la probabilidad de que un propágulo llegue a un determinado arbusto.

Sobrevivencia de *Mimosa luisana*

Con objeto de examinar la capacidad de *M. luisana* para establecerse en sitios abiertos o protegidos en junio de 1991 se marcaron 400 plántulas aún con hojas cotiledonares. Para cada plántula se registró su ubicación con respecto a la copa del arbusto más cercano (sin distinción de especie) en tres categorías: (a) bajo la copa, (b) en el borde de la copa (a una distancia no mayor de 10 cm por debajo o por fuera de la copa) y (c) fuera de la

copa. Además, se registró el tamaño de las plántulas antes del inicio de la temporada de sequía (noviembre) ya que se ha reportado, para otros arbustos de zonas áridas, que el tamaño alcanzado durante la temporada húmeda del año es un factor importante para la sobrevivencia (Shreve 1917). De junio de 1991 a junio de 1992 se registró periódicamente el número de plántulas sobrevivientes. Dado que la mortalidad no se presenta en forma continua sino en pulsos, y esto imposibilita un ajuste adecuado con modelos lineales, las curvas de sobrevivencia se analizaron por medio de métodos no paramétricos de acuerdo al procedimiento propuesto por Peto y Peto (en Pike y Thompson 1986).

Resultados

El establecimiento de plántulas es claramente mayor bajo la copa de arbustos de *M. luisana* que por fuera de ella (Fig. 2.1a, $X^2=26.96$, $P<0.001$). Con base en su patrón de establecimiento con respecto a los arbustos de *M. luisana* se pueden diferenciar tres grupos de especies. El primero lo forman las agaváceas y cactáceas (excepto *Coryphanta pallida*, en la que por su baja frecuencia no fue posible identificar ningún patrón) que muestran una tendencia muy marcada a distribuirse muy cerca de la base de los arbustos (Figuras 2.1b-2.1f, tabla 2.1). Un segundo grupo lo formarían las leguminosas, incluyendo a *M. luisana* que parecen tener un comportamiento contrario, tendiendo a establecerse preferentemente por fuera de la copa de arbustos, aunque estas diferencias no fueron significativas (Figuras 2.1g y 2.1h, tabla 2.1) y, por

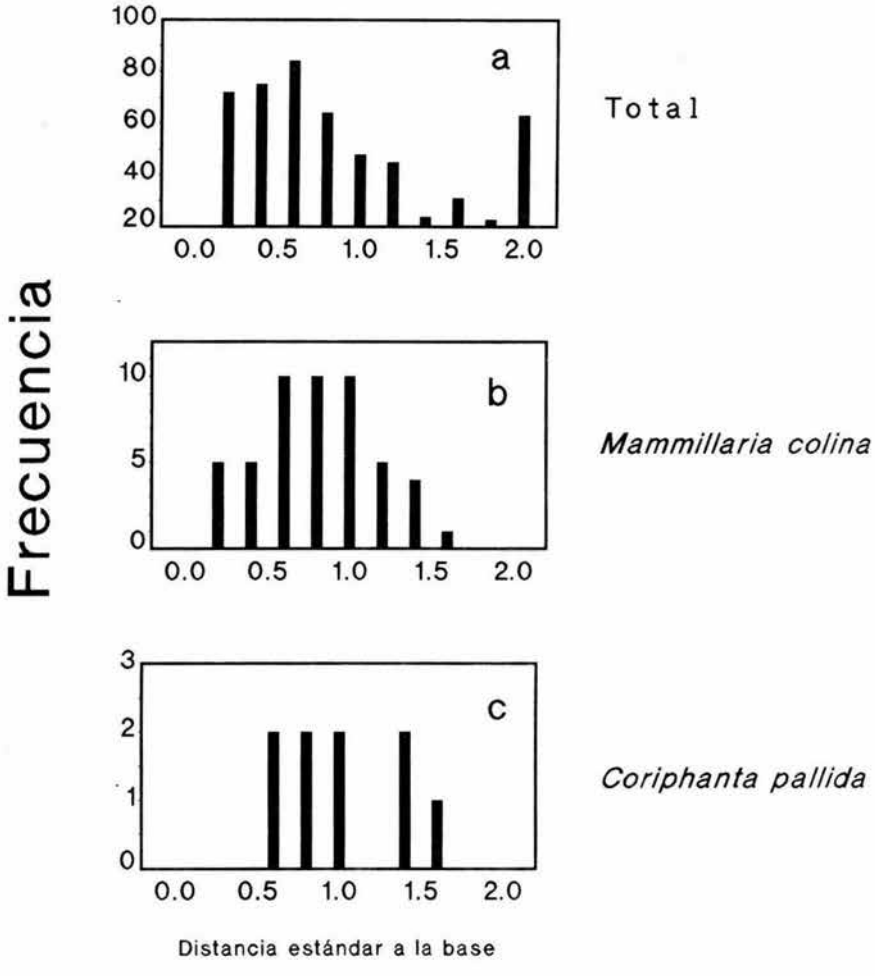


Figura 2.1. Distribución de individuos bajo la copa de arbustos de *Mimosa luisana*. Valores inferiores a 1.0 corresponden a sitios por debajo de la copa. n=50.

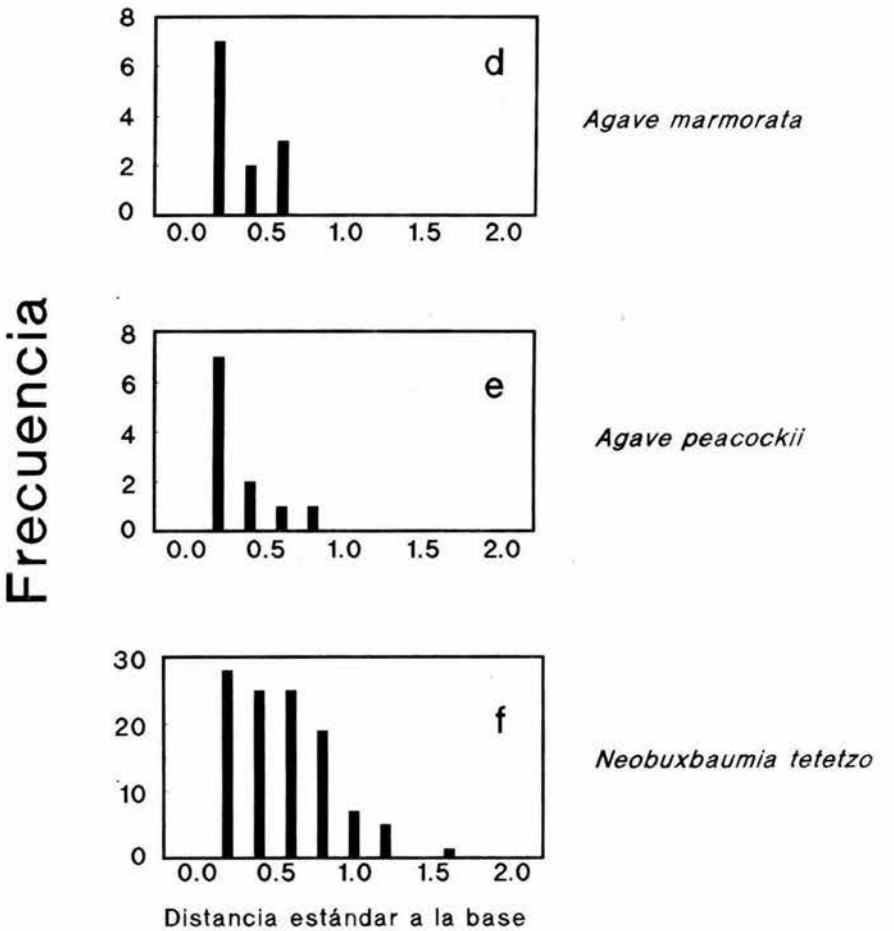


Figura 2.1. (continuación) Distribución de individuos bajo la copa de arbustos de *Mimosa luisana*. Valores inferiores a 1.0 corresponden a sitios por debajo de la copa. n=50.

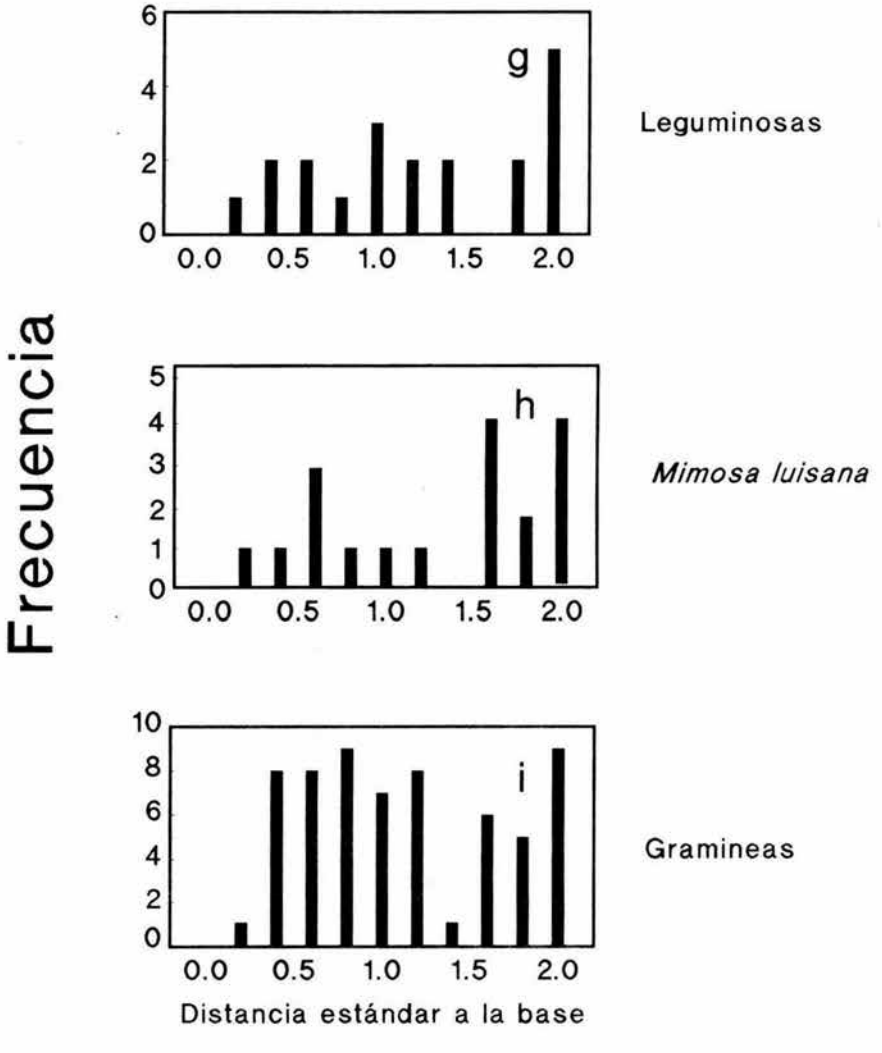
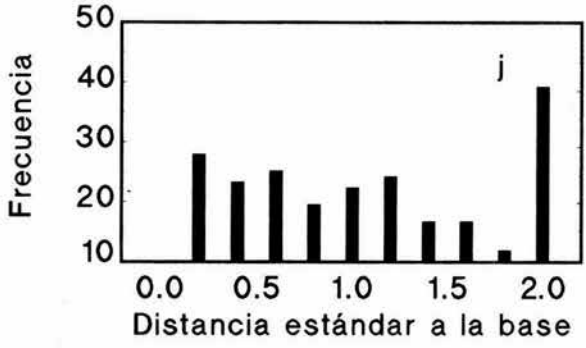


Figura 2.1. (continuación) Distribución de individuos bajo la copa de arbustos de *Mimosa luisana*. Valores inferiores a 1.0 corresponden a sitios por debajo de la copa. n=50.



Otras especies

Figura 2.1. (continuación) Distribución de individuos bajo la copa de arbustos de *Mimosa luisana*. Valores inferiores a 1.0 corresponden a sitios por debajo de la copa. *n*=50.

Tabla 2.1. Análisis de la distribución de plantas bajo la copa de arbustos de Mimosa luisana. Las especies marcadas con un (*) tiene una distribución por debajo de los arbustos estadísticamente significativa.

ESPECIE	X^2	P	Significancia
Todas las especies	26.94	< 0.0001	*
Mammillaria colina	18.00	< 0.0001	*
Coriphanta pallida	1.00	0.3173	n.s
Agave marmorata	12.00	0.0005	*
Agave peacocki	11.00	0.0009	*
Neobuxbaumia tetetzo	87.30	< 0.0001	*
Mimosa luisana	0.88	0.3482	n.s
Leguminosas	0.20	0.6547	n.s
Gramineas	0.25	0.6170	n.s
Otras especies	0.15	0.6985	n.s

último, las gramíneas y otras especies herbáceas que muestran un patrón más uniforme, aparentemente sin preferencia por establecerse por abajo o por fuera de la copa de arbustos (Figuras 2.1i y 2.1j, tabla 2.1).

Neobuxbaumia tetetzo presenta una distribución marcadamente preferencial bajo la copa de los arbustos (Fig. 2.1f), pero la abundancia de plántulas en función del tamaño del arbusto es muy variada (Fig. 2.2). En los arbustos más pequeños (*i.e.* con poca cobertura) prácticamente no se encuentran plántulas de *N. tetetzo* bajo su copa, mientras que bajo los arbustos grandes la abundancia de plántulas establecidas es muy variable, encontrándose valores desde cero hasta más de 32 plántulas en tamaños de arbusto comparable. El tamaño estimado (en términos de cobertura) mínimo del arbusto necesario para permitir el establecimiento de por lo menos un individuo de *N. tetetzo* fue de 0.235 m^2, esto es equivalente a un arbusto con un diámetro de casi 50 cm.

El número de plántulas que se establecen debajo de la copa de los arbustos aumenta más lentamente que el área del arbusto (b=0.777). Es evidente observando los intervalos de confianza de la función ajustada (Fig. 2.2) que existen arbustos grandes que presentan un número de plántulas más grande o más pequeño que lo esperado de acuerdo a su área y considerando las variaciones aleatorias que pudiesen ocurrir (*i.e.* puntos por fuera del intervalo de confianza).

La sobrevivencia de plántulas de *M. luisana* fue bastante elevada en este año, registrándose una sobrevivencia de alrededor

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

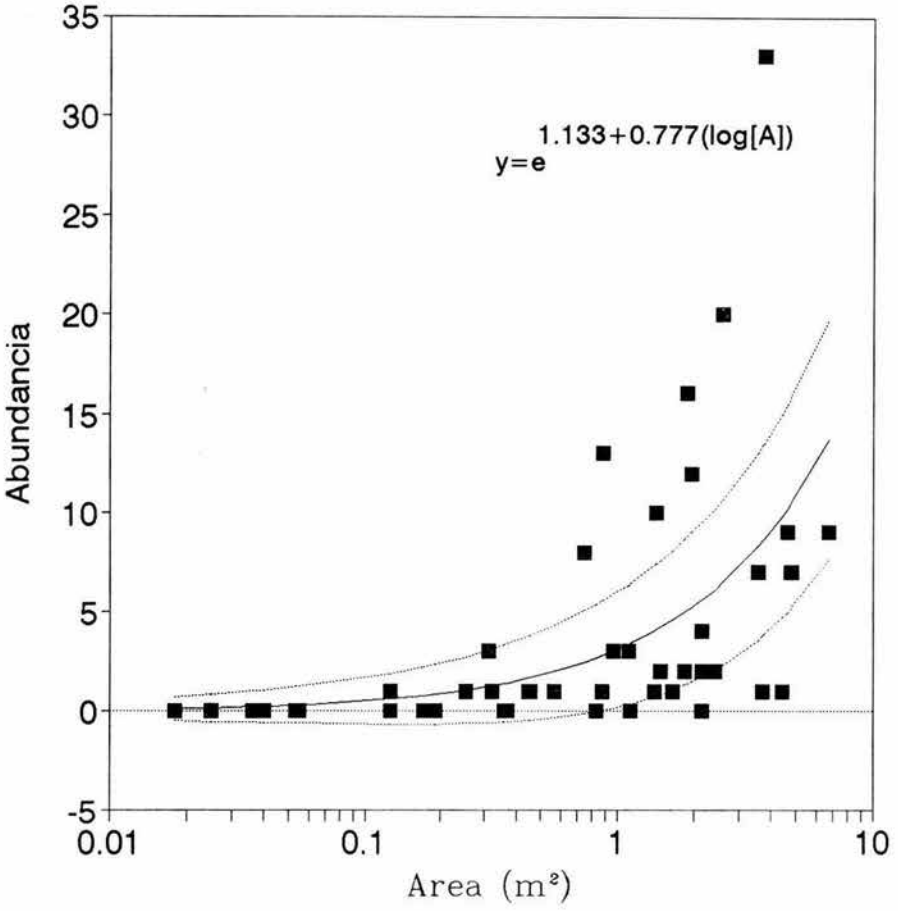


Figura 2.2. Abundancia de plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* bajo la copa de arbustos de *Mimosa luisana* de diferente cobertura. La línea continua representa la curva de mejor ajuste y las líneas punteadas representan los intervalos de confianza al 95%.

del 70% después de un año de observaciones. La sobrevivencia de las plántulas localizadas bajo la copa de arbustos (65.9%) fue ligeramente menor que la de aquellas ubicadas en el borde (75.3%) o fuera de la copa de éstos (73.0%), aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Figura 2.3, X^2=2.97, g.l.=2, P=0.226). El tamaño promedio de las plántulas localizadas bajo la copa de los arbustos fue significativamente más pequeño (x=4.13 cm, e.e.=0.16) que aquellas plántulas que crecieron en el borde (x=5.04 cm, e.e.=0.26), o por fuera (x=4.63, e.e.=0.18) de la copa de arbustos ($F_{(2,347)}$=4.23, P=0.015). El tamaño alcanzado por la plántula antes del inicio de la sequía sí influyó significativamente en su sobrevivencia (Figura 2.4, X^2=35.39, g.l.=5, P<0.0001); las plántulas que no alcanzaron tallas mayores a los 2 cm de altura tuvieron una sobrevivencia de sólo el 48% mientras que aquellas plántulas de tamaños mayores a los 6.0 cm tuvieron una sobrevivencia del 94%. La mortalidad de las plántulas de *M. luisana* varió en el tiempo. Durante sus primeros 4 meses de vida - que correspondieron a la temporada húmeda del año - la mortalidad fue casi nula (0.5%), mientras que en los siguientes ocho meses (temporada seca del año) la mortalidad promedio ascendió a 23.4%.

Discusión

Los patrones de distribución de plántulas indican que los arbustos de *M. luisana* promueven o facilitan, de alguna manera, el establecimiento de varias especies de plantas de la zona,

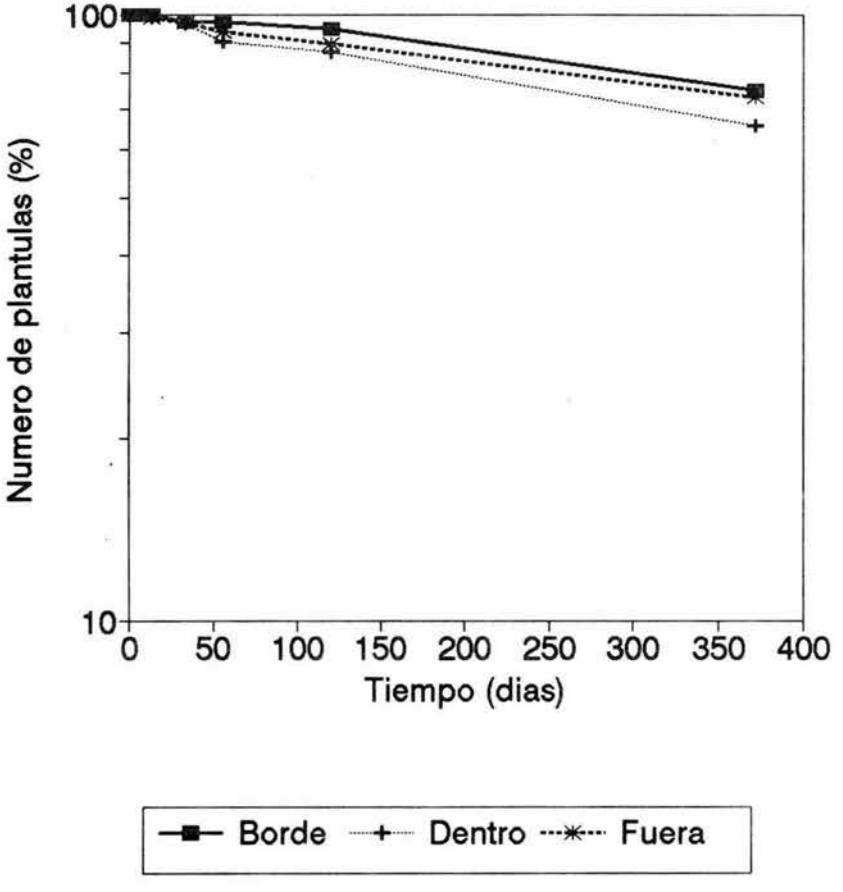


Figura 2.3. Sobrevivencia de plántulas de *Mimosa luisana* en diferentes posiciones con respecto a la copa de un arbusto. (junio de 1991 a junio de 1992)

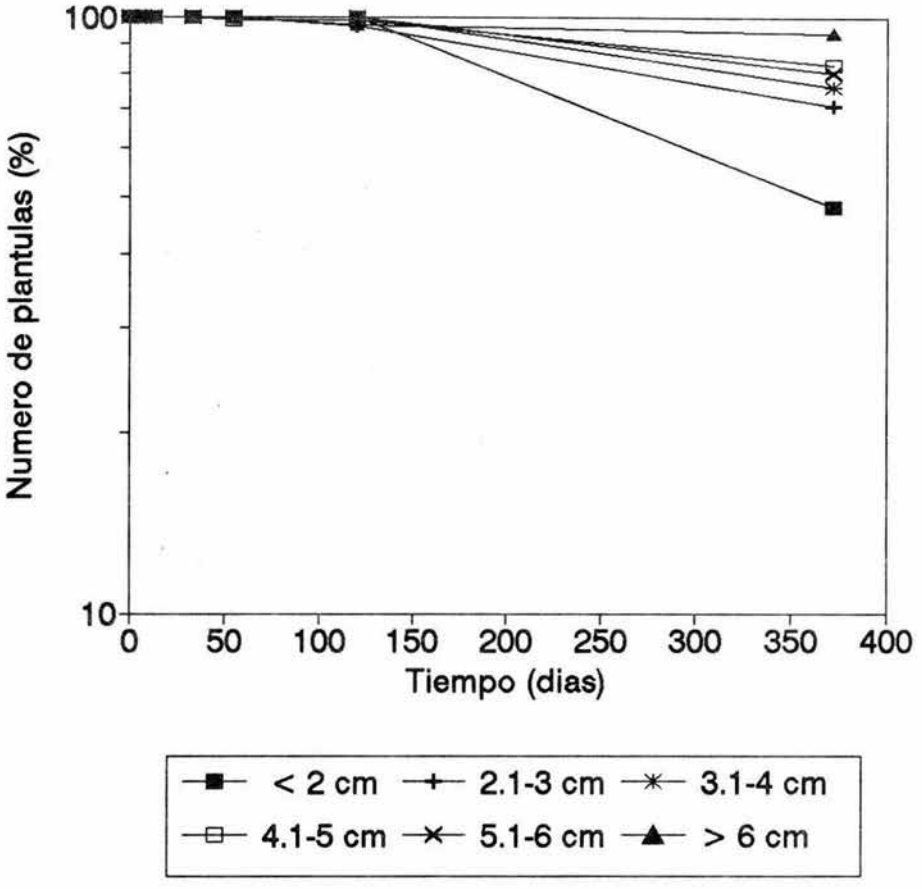


Figura 2.4. Sobrevivencia de plántulas de *Mimosa luisana* en función del tamaño alcanzado antes del inicio de la temporada seca del año (enero-mayo).

principalmente aquellas especies con un tipo de metabolismo tipo CAM. Esto concuerda con los resultados encontrados por Franco y Nobel (1989) y Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) en el sentido que si bien el metabolismo fotosintético de estas plantas les presenta ventajas en el uso eficiente del agua, también les genera un problema para la regulación de la temperatura de sus tejidos. Valiente-Banuet *et al.* (1991*a*) encontraron que bajo arbustos de *M. luisana* la temperatura del suelo podía ser hasta 16°C más baja que en el suelo por fuera de la copa de los arbustos. También se ha reportado que bajo la copa de arbustos puede haber más nutrientes (Dunham 1991) lo que facilitaría un establecimiento exitoso. Sin embargo, el crecer por debajo de las copas también puede acarrear desventajas tales como una menor cantidad de radiación fotosintéticamente activa y una consiguiente disminución en la tasa de crecimiento (Franco y Nobel 1988, Belsky *et al.* 1989) o una disminución en la humedad del suelo por el consumo de la misma planta nodriza (Smith y Goodman 1987, Belsky *et al.* 1989). Evidentemente el beneficio neto que estas plantas obtienen debe ser mayor que las desventajas, aún cuando esto redunde únicamente en un ligero incremento en su probabilidad de sobrevivencia durante los primeros estadios de desarrollo, ya que se han reportado valores cercanos al 0% en algunos cactos como *Carnegiea* y *Neobuxbaumia* incluso protegidos de radiación y depredación (Steenbergh y Lowe 1977, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991).

Especies consideradas tolerantes a la radiación no presentaron este patrón de asociación con los arbustos. Algunas (*e.g.* las

leguminosas), incluso parecen establecerse mejor fuera de la copa de los arbustos. Probablemente, la competencia por agua con el arbusto o la menor radiación fotosintéticamente activa les impide desarrollarse adecuadamente y crecer lo suficiente como para resistir la temporada de sequía.

M. luisana es claramente una especie capaz de colonizar sitios abiertos, ya que tuvo una alta sobrevivencia y fue ligeramente superior fuera de la copa de los arbustos que dentro de ella. Este mismo patrón se ha reportado en otras especies colonizadoras (Shreve 1917, Smith y Goodman 1987). Kellman y Kading (1992) encontraron en plántulas de *Pinus radiata* que, si bien la germinación es mayor bajo la copa de otros individuos, la sobrevivencia es menor. En *M. luisana* el factor que influyó más en la mortalidad de las plántulas fue el tamaño alcanzado por las mismas hasta antes del comienzo de la temporada seca del año, las plantas más pequeñas tienen menos probabilidades de sobrevivir y, en promedio, las plantas que crecen por debajo de la copa de arbustos crecieron significativamente menos que las que se encuentran por fuera de ella.

En bosques y selvas se ha documentado ampliamente el efecto del tamaño de los claros sobre la posibilidad de establecimiento de las especies, ya que este factor influye en la cantidad de recursos disponibles (principalmente luz). Para zonas áridas se tiene una concepción parecida que considera o supone la existencia de "islas de fertilidad" en las cuales se desarrolla una parte importante de la dinámica de estas comunidades (García-Moya y McKell 1970,

McAuliffe 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1991a). Las islas de fertilidad no corresponden a espacios abiertos, sino a los espacios bajo de la copa de árboles y arbustos, en los cuales algunas de las condiciones ambientales son más propicias para el desarrollo de muchas especies. Es de esperarse, sin embargo, que la calidad del ambiente bajo la copa de los arbustos varíe, entre otras cosas (*e.g.* transpiración, efectos alelopáticos, etc.) en función de las características morfológicas y arquitectónicas de la planta, así como de su tamaño. Kellman y Kading (1992) describen en un ambiente costero que el microclima que se forma bajo la copa de encinos, varía dependiendo del tamaño de los árboles, y que esto influye de manera importante en el establecimiento exitoso de plántulas de *Pinus radiata* las cuales solo se presentan bajo árboles maduros. Aparentemente los arbustos de *M. luisana* deben alcanzar un cierto tamaño para favorecer el establecimiento exitoso de plántulas de *N. tetetzo* bajo su copa. Muy probablemente los arbustos con coberturas inferiores a 0.235m² no interceptan la suficiente radiación como para evitar la desecación y muerte de las plántulas.

A pesar de que la abundancia de plántulas de *N. tetetzo*, parece ser claramente dependiente del tamaño del arbusto, se observan diferencias importantes entre arbustos de tamaño comparable. Existen arbustos con una número de plántulas significativamente mayor que lo esperado en función de su cobertura (valores que exceden los límites de confianza de la función; Fig. 2.2) y otros con una abundancia significativamente menor. Estas diferencias pueden deberse a la existencia de factores no asociados

directamente con la cobertura del arbusto (e.g. presencia de depredadores, condiciones edáficas, etc.) que influyen de manera importante en la sobrevivencia de las plántulas. Así mismo, el hecho de que la cantidad de plántulas de *N. tetetzo* bajo los arbustos grandes de *M. luisana* sea tan variable (suponiendo que esta observación esta relacionada con diferencias en la sobrevivencia de las plántulas y no por diferencias en la dispersión de propágulos), indica que si bien la protección de la radiación por el arbusto puede ser indispensable para que las plántulas se establezcan (Steenberg y Lowe 1977, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991), el contar con esta protección *no asegura* su sobrevivencia.

Las diferencias marcadas en la abundancia de plántulas entre arbustos y sobre todo la ocurrencia de arbustos con abundancia por fuera de lo esperado por azar, ilustran la distribución espacial agregada que muestran las plántulas de *N. tetetzo* en el sitio, dentro de su posible área de distribución (*i.e.* sitios bajo la copa de los arbustos).

El hecho de que existan arbustos grandes (más de 30 veces la cobertura mínima) sin plántulas bajo su copa, puede tener implicaciones importantes en la dinámica poblacional de la asociación nodriza-huésped ya que con permite una amplia gama de posibles situaciones en la relación *Mimosa-Neobuxbaumia*. Un arbusto puede tener muy pronto en su desarrollo la presencia de un cacto - que se supone tiene un efecto competitivo - o puede tenerlo hasta muy tarde en su desarrollo o, incluso, nunca ser afectado. Esta

gama de posibles situaciones se traducirá en efectos diferentes para los arbustos y por consiguiente en los patrones de asociación observados.

Capitulo III

EFECTO DE *Neobuxbaumia tetetzo* SOBRE EL CRECIMIENTO Y FECUNDIDAD DE SU PLANTA NODRIZA *Mimosa luisana*.

Introducción

La importancia de la competencia, en la estructura y dinámica de las comunidades de plantas en zonas áridas es un tema de controversia y constante discusión (Shreve 1951, Connell 1975, Grime 1979, Fonteyn y Mahall 1981, Kemp 1983, Fowler 1986, Fitter y Hay 1987, Tilman 1988). Sin embargo, también se ha señalado la existencia de las interacciones positivas y su importancia en la estructura de estas comunidades (Barbour 1981). El ejemplo mejor documentado, revisado por Valiente-Banuet (1991), se refiere al caso de las plantas que favorecen el establecimiento de otras especies. Por ejemplo, en el Desierto Sonorense las plántulas de *Larrea tridentata* se establecen preferentemente bajo la copa de arbustos de *Ambrosia dumosa* (McAuliffe 1988) y plántulas de *Carnegiea gigantea* se establecen bajo *Cercidium mycrophyllum* (Hutto *et al.* 1986). En nopaleras del norte de México, *Opuntia streptacantha* se establece básicamente bajo *Acacia schaffneri* (Yeaton y Romero-Manzanares 1986). En el Valle de Tehuacán, en México, este patrón de establecimiento preferencial bajo la copa de arbustos ha sido documentado para cinco especies de cactáceas: tres cactos globosos (*Mammillaria colina, M. casoi y Coryphanta pallida*)

y dos cactos columnares gigantes (*Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus hoppendstedtii;* Valiente-Banuet *et al.* 1991*a*).

Los estudios de esta clase de asociación interespecífica se han centrado principalmente en documentar el efecto positivo que recibe la planta que se establece bajo la copa de los arbustos nodriza debido a la disminución del estrés ambiental (por ejemplo la disminución en la temperatura del suelo o la reducción en la presión de desecación (McAuliffe 1984, Franco y Nobel 1988, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991) o la reducción del riesgo de depredación bajo la planta nodriza (Jaksic y Fuentes 1980, McAuliffe 1986)). Aunque se ha señalado que el establecimiento de estas especies huésped pueden tener un efecto negativo sobre la planta nodriza, se le ha dado poca atención a medir este efecto directamente en el campo. Este efecto se ha inferido a partir de observaciones como el "estado de salud" de las plantas (Yeaton 1978, Vandermeer 1980, McAuliffe 1984, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*) y a través de modelos de simulación (Franco y Nobel 1988, 1989). Se ha sugerido que los efectos sobre la planta nodriza pueden ser causados ya sea por competencia por recursos del suelo, principalmente agua (McAuliffe 1984, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*), o por un daño físico directo (Yeaton y Romero-Manzanares 1986).

La dinámica de esta relación es poco conocida. Se piensa que la planta nodriza es afectada por el crecimiento de las plántulas que se establecen bajo ella, de tal manera que el comensalismo inicial eventualmente se convierte en una relación de competencia (Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*). Sin embargo, no se ha medido de

manera directa los efectos reales sobre la tasa de crecimiento de las plantas durante su desarrollo, como para asegurar lo anterior. También se ha sugerido que esta interacción eventualmente conduce a que la planta nodriza sea reemplazada por la planta huésped la cual, al morir, deja un espacio que será ocupado nuevamente por una planta nodriza tolerante a la radiación, comenzando nuevamente el ciclo (Yeaton 1978, McAuliffe 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*). Esta hipótesis de reemplazamiento en comunidades vegetales de zonas áridas ha sido propuesta en varias ocasiones (Yeaton 1978, McAuliffe 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*) y ha sido utilizada como base para modelar la dinámica de estas comunidades ya sea como un sistema análogo al de depredador-presa (Vandermeer 1980) o utilizando modelos markovianos (McAuliffe 1988).

Para el valle de Zapotitlán de las Salinas, localizado dentro del Valle de Tehuacán en la parte central de México, se ha observado que el establecimiento del cacto columnar *Neobuxbaumia tetetzo* (y también de otras especies de agaváceas y cactáceas) ocurre principalmente bajo la copa de arbustos perennes, donde su sobrevivencia es también mayor (Valiente-Banuet *et al* 1991*a*; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Se piensa que cuando *N. tetetzo* crece, afecta negativamente a su planta nodriza *Mimosa luisana*, hasta que el reemplazamiento se lleva a cabo una vez que el arbusto muere (Valiente-Banuet 1991*b*). En este trabajo se presenta un análisis detallado de la naturaleza de esta interacción, desde el punto de vista de la planta nodriza, con objeto de evaluar los cambios que sufre *M. luisana* en su crecimiento y fecundidad, como

resultado de tener creciendo bajo su copa a individuos de *N. tetetzo*. Además, se utilizó un modelo matricial de crecimiento poblacional para evaluar el crecimiento de las copas de los arbustos y poner a prueba la hipótesis del reemplazamiento de la especie nodriza por el cacto. Este modelo describe el crecimiento de la copa de los arbustos como un resultado de la dinámica de la población de ramas que difieren en tamaño, sobrevivencia y "fecundidad" (producción de nuevas ramas).

Metodología

Efecto de *Neobuxbaumia tetetzo* sobre *Mimosa luisana*

Para evaluar el efecto que *N. tetetzo* causa sobre su planta nodriza *M. luisana*, se seleccionaron 21 arbustos los cuales fueron clasificados en tres categorías de tamaño: arbustos pequeños (con un volumen de copa (Vc) menor a 1.5 m^3 estimado como el producto de la altura de la planta, el diámetro mayor y el diámetro menor), arbustos medianos (con un Vc de entre 1.5 m^3 y 3.0 m^3) y arbustos grandes (con un Vc mayor de 3.0 m^3). Los arbustos fueron también clasificados en tres clases de asociación: arbustos no asociados (arbustos ubicados a una distancia mayor al doble del diámetro promedio de su copa del cacto columnar más próximo), arbustos asociados a cactos columnares juveniles (cactos entre 0.2 y 1.0 m de altura) y arbustos asociados a cactos columnares grandes (mayores a 1.5 m). La distribución de los arbustos en cada tratamiento se muestran a continuación:

Tamaño del arbusto

	Chicos	Medianos	Grandes
No asociados	2	2	2
Asociados a cactos juveniles (<1.0 m)	2	2	2
Asociados a cactos grandes (>1.5 m)	3	3	3

El criterio de asociación fue que, al menos un cacto columnar, se encontrara creciendo bajo la copa del arbusto. Para prevenir la posible interferencia de las plantas vecinas, se excavaron zanjas alrededor de cada arbusto para cortar las raíces de otras plantas, evitando cortar las raíces de la planta focal.

De cada arbusto se seleccionaron aleatoriamente diez ramas terminales no ramificadas. Estas ramas se marcaron individualmente antes que comenzara la producción de hojas (abril de 1990) y de cada una de ellas se registró la longitud y el número de módulos que la formaban (un módulo fue definido como un entrenudo con su yema axilar). La producción de hojas, módulos, inflorescencias y frutos de cada rama se registraron periódicamente (cada dos semanas de mayo a agosto, y cada 20 días para el tiempo restante) hasta que los arbustos perdieron el follaje (diciembre 1990).

Los valores de la producción total acumulada por arbusto del número de hojas, módulos, inflorescencias y frutos se analizaron por medio de modelos log-lineales (McCullagh y Nelder 1983) en los cuales el logaritmo del número de estructuras producidas es

modelado como una función de la clase de tamaño del arbusto, la asociación con *N. tetetzo* y la interacción entre estos dos factores. Debido a que el número de módulos por arbusto - y por lo mismo de yemas axilares - no fue el mismo para todos ellos (a pesar de que se marcaron el mismo número de ramas), los datos de la producción de estructuras por arbusto fueron corregidos por un coeficiente c_i (c_i= # de módulos marcados del arbusto i/# de módulos promedio de los arbustos) para hacer comparables los valores de producción.

Crecimiento de la copa de los arbustos

Para probar la hipótesis del reemplazamiento de la planta nodriza por el cacto, se estimó la tasa finita de crecimiento de la copa de los arbustos grandes asociados a cactos columnares grandes y se comparó con la tasa de crecimiento de arbustos no asociados de tamaño similar. La tasa de crecimiento de la copa de los arbustos se estimó considerando a la copa del arbusto como una población de ramas de diferentes tamaños (Maillette 1982; Huenneke y Marks 1987). Para esto, se seleccionaron nueve arbustos grandes con un volumen de copa > a 1.5 m^3 (cinco asociados y cuatro no asociados) y, de cada uno, se seleccionaron diez ramas de diferentes tamaños las cuales se marcaron individualmente en Abril de 1990 (un mes antes del comienzo de la temporada de lluvias). Las ramas marcadas fueron clasificadas en cuatro categorías de tamaño: ramas con un tamaño de entre 5 y 9 módulos, de 10 a 13 módulos, de 14 a 16 módulos, y de más de 16 módulos. Para cada rama se registró el

número y el tamaño de las nuevas ramas producidas durante la temporada de crecimiento y que sobrevivieron a la temporada seca del año (Enero-Mayo de 1991). También se registró la sobrevivencia de las ramas marcadas originalmente.

Con estos datos se construyeron las matrices de proyección (4X4) que resumen las características demográficas de la población de ramas que constituyen la copa de los arbustos asociados y no asociados.

$$\mathbf{M} = \begin{matrix} s_{11} & r_{12} & r_{13} & r_{14} \\ r_{21} & s_{22} & r_{23} & r_{24} \\ r_{31} & r_{32} & s_{33} & r_{34} \\ r_{41} & r_{42} & r_{43} & s_{44} \end{matrix}$$

donde:

s_{ii} = Probabilidad de sobrevivencia de las ramas de la i-esima clase de tamaño, más la contribución promedio de una rama de tamaño i de ramas del mismo tamaño i

r_{ij} = Contribución promedio de una rama de tamaño j a la categoría de tamaño i. Debido a que durante la temporada seca del año muere la yema apical de las ramas, no es posible obtener probabilidades de paso de una categoría de tamaño a otro por crecimiento longitudinal de las ramas, sino únicamente por producción de nuevas ramas a partir de yemas laterales.

El autovalor dominante (λ) de estas matrices representa la

tasa finita de crecimiento de la población de ramas que forman la copa de los arbustos. Una tasa de crecimiento menor que 1.0 implica que las copas de los arbustos tuvieron un crecimiento negativo durante el período de observación y, por lo mismo, el número de ramas vivas tenderá a decrecer con el tiempo. De manera inversa, valores de λ mayores que 1.0, implicarían que las copas de los arbustos tuvieron un crecimiento positivo durante el período de observación y que el número de ramas vivas tendería a aumentar. De acuerdo con lo anterior, si la hipótesis de reemplazamiento fuese cierta, se debería esperar que la λ de plantas asociadas debería ser menor que 1.0 (*i.e.* la copa de los arbustos nodriza tendería a decrecer), mientras que la tasa de crecimiento de los arbustos no asociados debería ser mayor o igual que 1.0 (*i.e.* las copas de los arbustos no asociados a cactos tendería a mantenerse o aumentar).

Resultados

Efecto sobre el crecimiento y fecundidad

La asociación con *N. tetetzo* produjo un efecto negativo y significativo en el crecimiento y fecundidad de *Mimosa luisana*. La producción de hojas -un proceso que requiere una menor inversión energética que la producción de ramas- fue la variable menos afectada. Aunque las diferencias inducidas por la asociación con el cacto fueron estadísticamente significativas (X^2=31.0, g.l.=2, P<0.0001), éstas fueron cuantitativamente poco importantes y no siempre en la misma dirección, en arbustos de tamaño intermedio el cacto al parecer favoreció la producción de hojas (Fig. 3.1). El

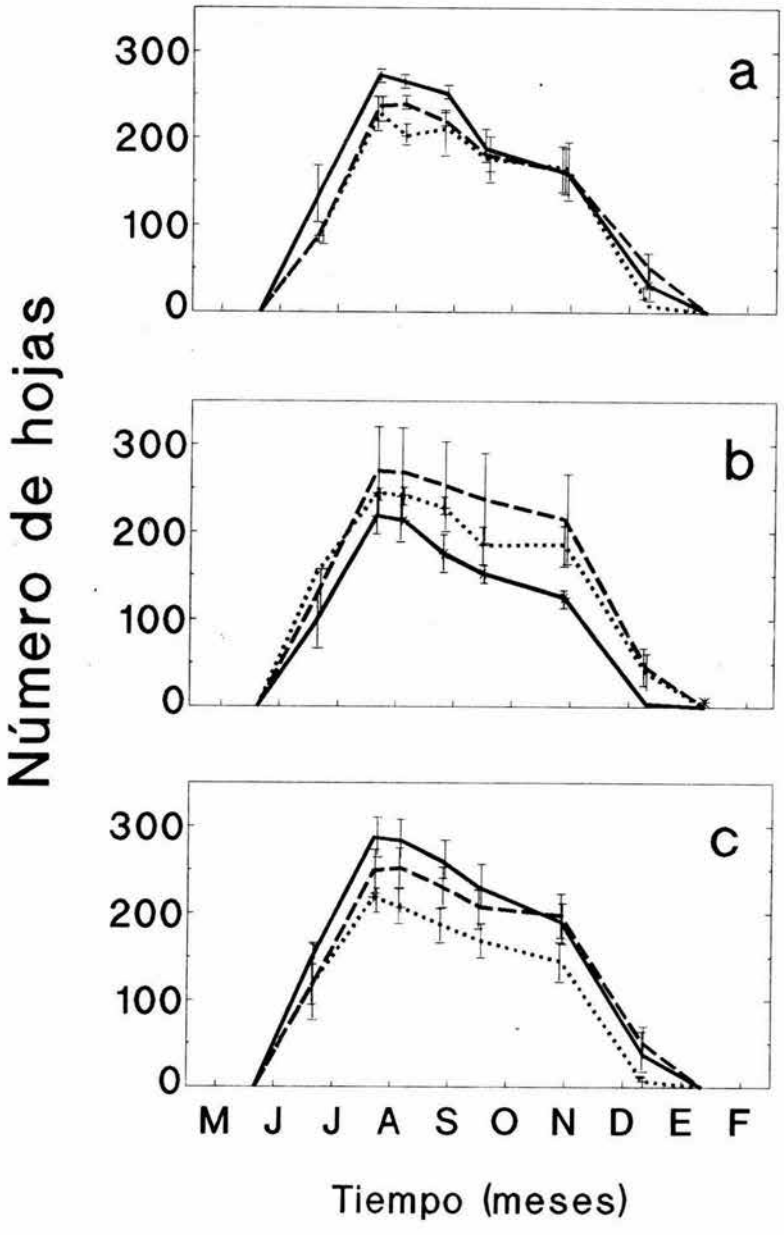


Figura 3.1. Producción de hojas en arbustos de *Mimosa luisana* (Mayo de 1990 a Febrero de 1991). No asociados (——), asociados a cactos columnares juveniles [entre 20 cm y 1.0 m] (···) y asociados a cactos grandes [mayores de 1.5 m] (---). a) Arbustos pequeños, b) Arbustos medianos y c) Arbustos grandes. Cada punto representa el promedio ± 1 error estandar.

tamaño del arbusto no tuvo un efecto significativo en la producción de hojas (X^2=2.2, g.l.=2, P=0.3328).

En contraste, la asociación con cactos tuvo un efecto marcadamente negativo en la producción de módulos (Fig. 3.2; X^2=125.44, g.l.=2, P<0.0001). En comparación con los arbustos no asociados, los arbustos que crecen junto a cactos columnares produjeron menos ramas y de menor tamaño. Este efecto fue particularmente evidente en los arbustos grandes, donde aquellos arbustos no asociados produjeron cerca de 80% más módulos que los arbustos asociados a cactos. El tamaño del arbusto, al igual que en la producción de hojas, tampoco tuvo un efecto significativo en la producción de módulos (X^2=2.5, g.l.=2, P=0.2865).

La asociación con *N. tetetzo* también produjo una marcada reducción en el número de inflorescencias producidas por el arbusto excepto en arbustos pequeños (Fig. 3.3; X^2=239.0, g.l.=2, P<0.0001). En contraste con la producción de hojas y módulos, el tamaño del arbusto si tuvo un efecto significativo en la producción de flores (X^2=141.2, g.l.=2, P<0.0001).

La producción de frutos siguió un patrón similar al de la producción de inflorescencias (Fig. 3.4). Tanto el tamaño del arbusto (X^2=134.2, g.l.=2, P<0.0001), como la asociación con el cacto columnar (X^2=101.31, g.l.=2, P<0.0001) tuvieron un efecto significativo. Sin embargo, a diferencia de la producción de inflorescencias, en este caso el tamaño del arbusto fue cuantitativamente más importante que la asociación con el cacto (Tabla 3.1). En este año de observaciones los arbustos pequeños no

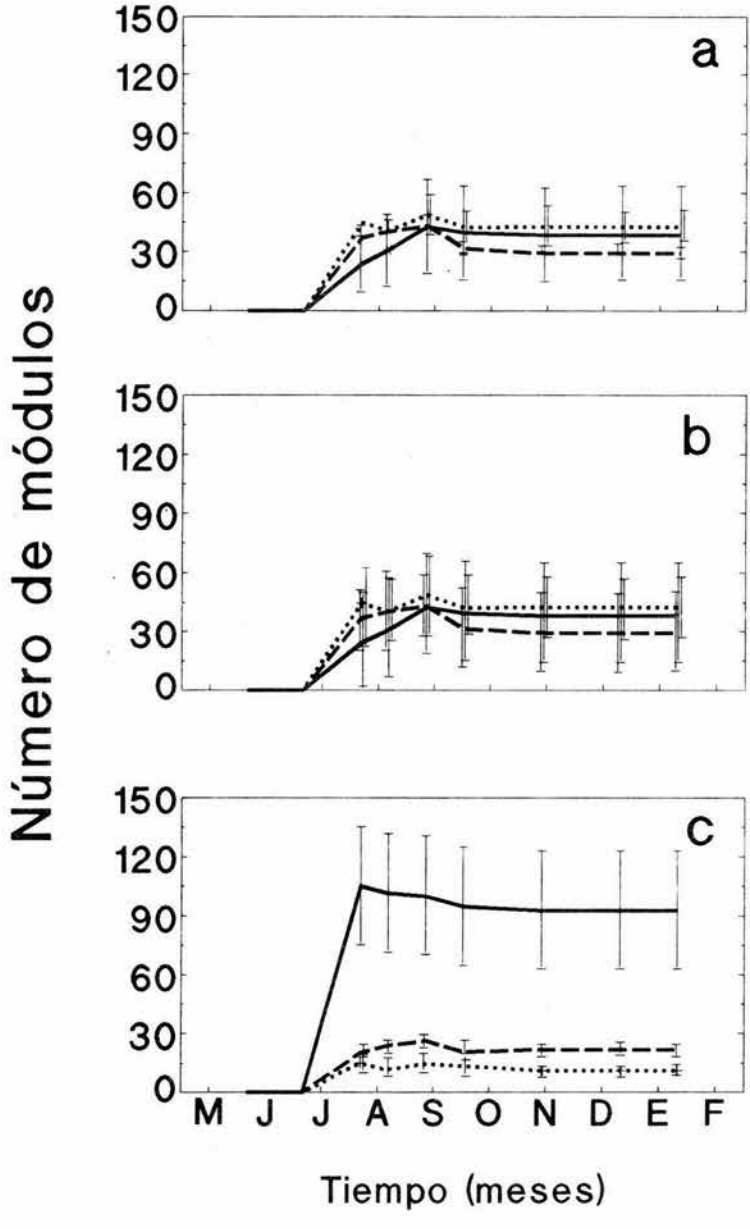


Figura 3.2. Producción de módulos en arbustos de *Mimosa luisana* (Mayo de 1990 a Febrero de 1991). No asociados (——), asociados a cactos columnares juveniles [entre 20 cm y 1.0 m] (···) y asociados a cactos grandes [mayores de 1.5 m] (---). a) Arbustos pequeños, b) Arbustos medianos y c) Arbustos grandes. Cada punto representa el promedio ± 1 error estandar.

BIBLIOTEC
CENTRO DE ECOLOG

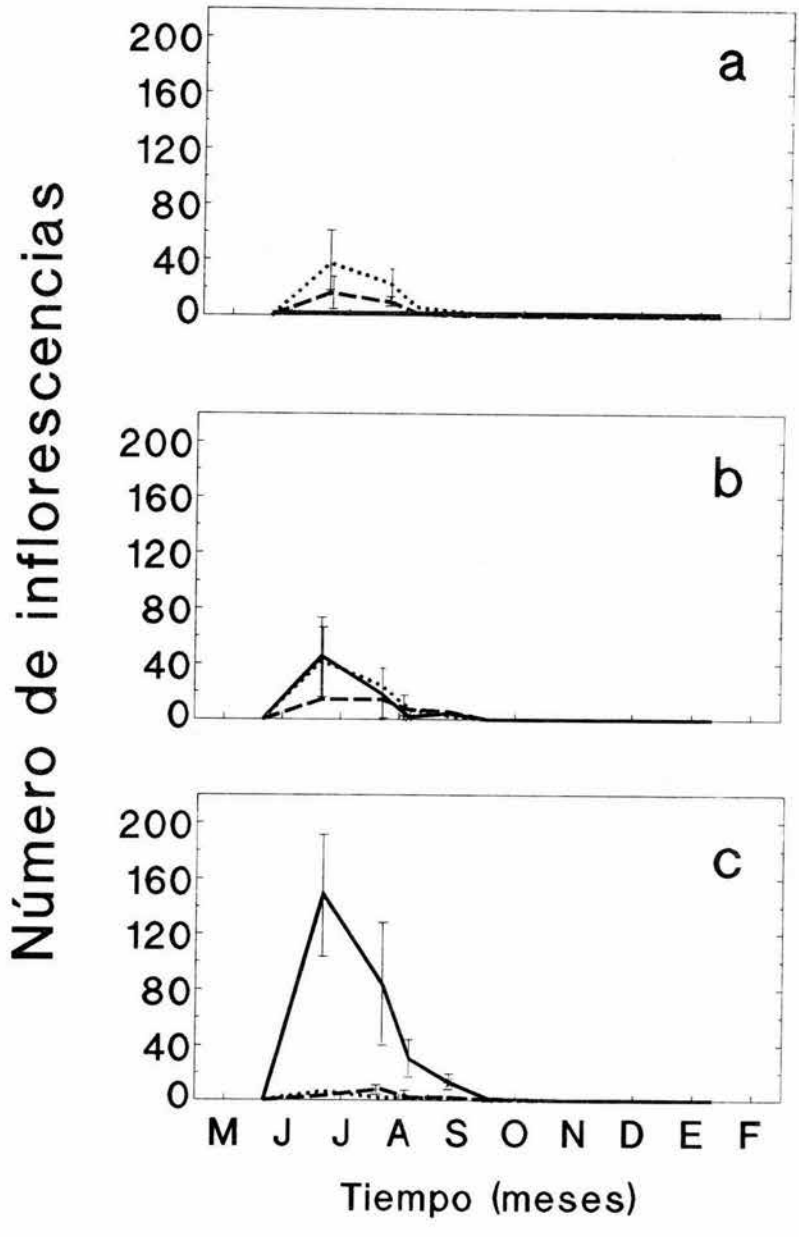


Figura 3.3. Producción de inflorescencias en arbustos de *Mimosa luisana* (Mayo de 1990 a Febrero de 1991). No asociados (——), asociados a cactos columnares juveniles [entre 20 cm y 1.0 m] (· · ·) y asociados a cactos grandes [mayores de 1.5 m] (---). a) Arbustos pequeños, b) Arbustos medianos y c) Arbustos grandes. Cada punto representa el promedio ± 1 error estandar.

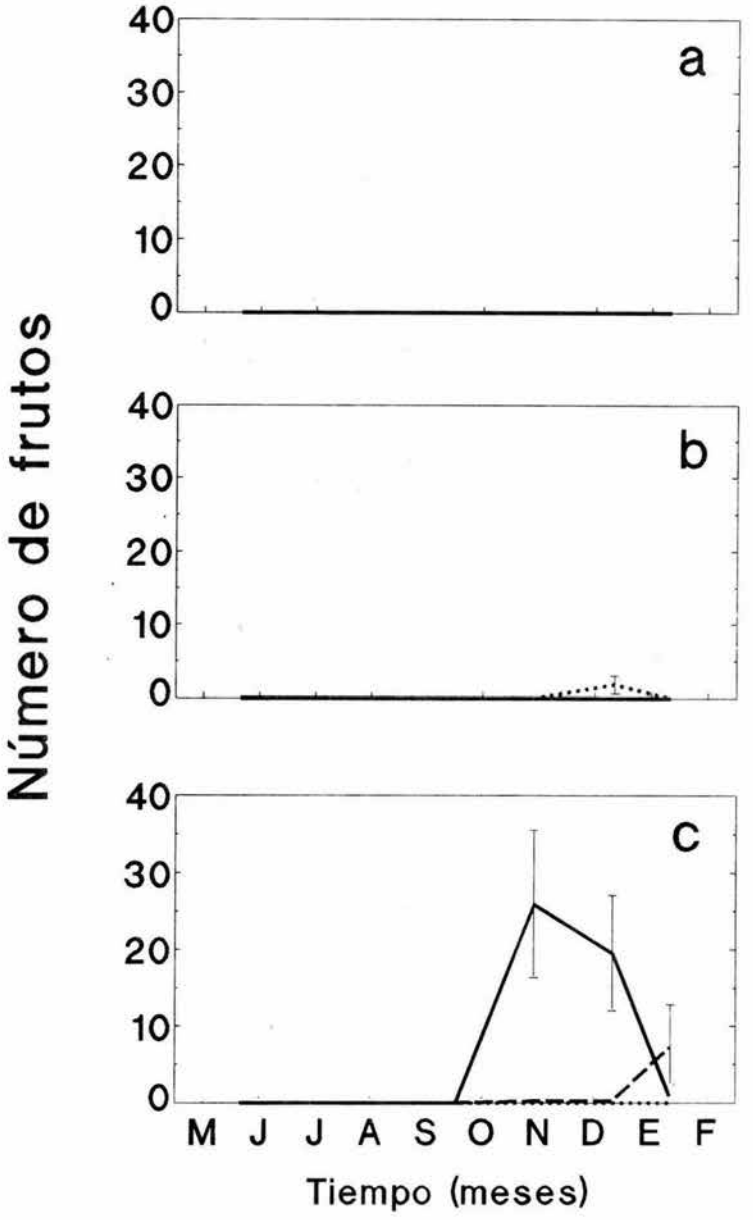


Figura 3.4. Producción de frutos en arbustos de *Mimosa luisana* (Mayo de 1990 a Febrero de 1991). No asociados (——), asociados a cactos columnares juveniles [entre 20 cm y 1.0 m] (···) y asociados a cactos grandes [mayores de 1.5 m] (---). a) Arbustos pequeños, b) Arbustos medianos y c) Arbustos grandes. Cada punto representa el promedio ± 1 error estandar.

Tabla 3.1.- Análisis de la devianza del modelo log-lineal para la producción de hojas, módulos, inflorescencias y frutos de arbustos de *Mimosa luisana* (*** = $P < 0.0001$).

Fuente de variación	Devianza	g.l	*P*	r^2
HOJAS				
Modelo	67.81	8		0.4139
Tamaño	2.21	2	0.332	0.0135
Asociación	31.04	2	***	0.1895
Tamaño*Asociación	34.57	4	***	0.2110
Residual	96.01	12		
MODULOS				
Modelo	281.28	8		0.4479
Tamaño	2.50	2	0.286	0.0040
Asociación	125.44	2	***	0.1997
Tamaño*Asociación	153.36	4	***	0.2442
Residual	346.74	12		
INFLORESCENCIAS				
Modelo	786.25	8		0.6081
Tamaño	141.20	2	***	0.1092
Asociación	239.01	2	***	0.1849
Tamaño*Asociación	407.01	4	***	0.3148
Residual	505.75	12		
FRUTOS				
Modelo	282.54	8		0.6776
Tamaño	134.19	2	***	0.3218
Asociación	101.31	2	***	0.2429
Tamaño*Asociación	47.04	4	***	0.1128
Residual	134.46	12		

produjeron ningún fruto, aunque algunos de ellos si habían producido algunas inflorescencias.

Con excepción de la producción de frutos, en todos los otros casos la interacción entre el tamaño del arbusto y la clase de asociación fue el factor que explicó la mayor proporción de la devianza (Tabla 3.1). Esto significa que el efecto de la asociación con *N. tetetzo* varió dependiendo del tamaño de ambos, el arbusto y el cacto. En los arbustos grandes, la asociación con cactos juveniles o adultos resultó en una reducción importante de la posibilidad de producir nuevas ramas, inflorescencias y frutos (Figuras 3.2c, 3.3c y 3.4c), mientras que para los arbustos de tamaño intermedio, la asociación con el cacto columnar tuvo poco efecto en la producción de hojas y módulos (Fig. 3.2b), pero la producción de inflorescencias y frutos se redujo significativamente (Figuras 3.3b y 3.4b). Finalmente, para los arbustos pequeños la asociación con el cacto (independientemente de su tamaño) no afectó significativamente su crecimiento y fecundidad. Estos, de cualquier forma, crecieron poco y produjeron muy pocas ramas e inflorescencias en todos los casos (Figuras 3.1a, 3.2a, 3.3a y 3.4a).

Crecimiento de las copas

Las matrices que resumen las características demográficas de la población de ramas para los arbustos asociados y no asociados se muestran en la Tabla 3.2. La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para las copas de los arbustos no asociados se estimó en 1.402.

Tabla 3.2.- Matrices de transición de la población de ramas que forman las copas de arbustos de *Mimosa luisana* no asociados y asociados a cactos.

Arbustos no asociados

	5-9	10-13	14-16	>16
5-9	0.800	0.130	0.400	0.460
10-13	0.200	1.070	0.000	0.133
14-16	0.000	0.000	1.000	0.133
>16	0.200	0.000	0.066	1.133

$\lambda = 1.402$

Arbustos asociados

	5-9	10-13	14-16	>16
5-9	0.500	0.143	0.333	0.429
10-13	0.000	0.857	0.000	0.000
14-16	0.000	0.000	0.933	0.000
>16	0.000	0.000	0.000	0.929

$\lambda = 0.933$

Esto significa que las copas de los arbustos de *Mimosa luisana* tuvieron un crecimiento positivo. En contraste, la λ estimada para los arbustos asociados fue de 0.933, lo que significa que la copa de los arbustos tuvo, para este año, un crecimiento negativo y, por lo tanto, tendiente a decrecer en tamaño. Este resultado es consistente con la hipótesis del reemplazamiento de la planta nodriza por su cacto asociado.

Con objeto de tener una idea de cuánta mortalidad de ramas sería necesaria tener para que los arbustos no asociados alcanzaran una tasa de crecimiento negativa, la matriz se modificó disminuyendo los valores de sobrevivencia hasta que el valor de λ fuera igual a 1.0. Se encontró que, aún con una sobrevivencia del 72% que la registrada para este año, la copa de los arbustos no asociados tendría aún un crecimiento positivo. En cambio, los arbustos asociados requieren de un incremento de 8% en la tasa de sobrevivencia de sus ramas para alcanzar valores positivos de crecimiento.

Discusión

Cody (1986) sugirió que en los desiertos las especies con diferente forma de vida pueden evitar los efectos competitivos por ocupar diferentes nichos. Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo muestran que *N. tetetzo* afecta negativa y significativamente el crecimiento y fecundidad de su planta nodriza *M. luisana*. Este efecto fue particularmente evidente en los arbustos de mayor tamaño. El hecho de que los efectos competitivos

en los arbustos dependan tanto del tamaño del arbusto como del tamaño del cacto columnar conduce a una dinámica particular en la cual los efectos finales sobre el arbusto pueden variar no solamente en magnitud sino, incluso, en la ocurrencia misma del efecto negativo. Desde el punto de vista de *N. tetetzo*, la interacción con *M. luisana* cambia a través del tiempo de una relación benéfica durante la fase crítica de plántula, a una relación negativa en su fase juvenil cuando el cacto posiblemente compita con el arbusto por los recursos del suelo (*e.g.* agua) y cuando la sombra de la copa del arbusto reduce la cantidad de radiación fotosintéticamente activa disponible para el cacto (Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*). Finalmente, la interacción podría llegar a ser neutra para el cacto cuando éste llega a ser más alto que el arbusto. Desde el "punto de vista" del arbusto, la interacción con plántulas de *N. tetetzo* puede ser en un principio neutra, pero se vuelve negativa en la medida en que el cacto crece a una tamaño tal que ellos pueden competir por recursos del suelo. El cacto también puede producir daño físico directo a la copa de los arbustos al "romperla" y exponerlos a una mayor presión de desecación (Yeaton y Romero-Manzanares 1986). Es importante resaltar que el efecto negativo del cacto parece no ser lineal, sino que es muy intenso en los arbustos grandes, inapreciable en arbustos pequeños y apenas perceptible en arbustos de tamaño mediano. Valiente-Banuet *et al.* (1991*b*) encontraron también que los arbustos grandes (de mayor área basal) asociados tenían una mayor proporción de área basal muerta en comparación con arbustos de

menor área basal. Debido a que el sistema radicular de *N. tetetzo* es muy extenso y superficial (Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*) y debido a la capacidad de las cactáceas de absorber y almacenar grandes cantidades de agua en períodos cortos (Nobel 1988), es probable que *N. tetetzo* afecte negativamente a *M. luisana* debido a la competencia por el agua del suelo. Probablemente de una manera similar a la que se ha sugerido que el saguaro *Carnegiea gigantea* afecta a su planta nodriza *Cercidium microphillum* (McAuliffe 1984). Aunque los resultados del crecimiento de las copas obtenidos con el modelo matricial sugieren que el efecto negativo del cacto sobre su planta nodriza puede ser tan fuerte como para que ocurra el reemplazamiento, esto no puede considerarse como evidencia conclusiva de que el reemplazamiento ocurrirá de una manera lineal en la medida que el arbusto crezca y alcance una cierta altura (2 o 3 m según Valiente-Banuet *et al.* 1991*a*). De hecho, la ocurrencia en el campo de arbustos grandes creciendo junto a cactos columnares de más de 5 metros de altura (observación personal) parecería sugerir que pueden existir otros factores - asociados a el efecto negativo del cacto sobre el arbusto - que impiden que se manifieste un patrón claro. Esta diferencia con el patrón esperado podría probablemente ser ocasionado por el hecho que el efecto negativo de *N. tetetzo* sobre *M. luisana* no fuese constante ni en su magnitud ni en el tiempo como para conducir, invariablemente, a un reemplazo en corto tiempo. Por ejemplo, Huenneke y Marks (1987) encontraron que la tasa de crecimiento de las copas de arbustos de *Alnus incata* cambiaron de un año al otro. Fonteyn y Mahall (1981) encontraron

que la interferencia entre los arbustos *Larrea tridentata* y *Ambrosia dumosa* ocurrió solamente en años secos. Si la competencia por agua es realmente el mecanismo causal en nuestro sistema, la ocurrencia ocasional de años lluviosos podría retardar o incluso revertir el proceso de reemplazamiento, haciéndolo lento y difícil de observar.

Vandermeer (1980) sugirió representar la dinámica del reemplazamiento en zonas áridas usando un modelo análogo al de depredador-presa. Aunque el modelo de Vandermeer pudiera ser útil para describir el fenómeno en términos generales, es evidente que es conceptualmente simple ya que no incluye explícitamente las variaciones de los parámetros a través del tiempo, ni en su magnitud ni en su naturaleza. Un sistema no autónomo, en el cual el signo y magnitud de la interacción pueda cambiar con el tiempo podría ser más adecuado para representar este fenómeno.

McAuliffe (1988) utilizó un modelo markoviano para simular la dinámica de comunidades vegetales en el desierto de Arizona. En este sistema el patrón de reemplazamiento parece ser muy claro; Las plántulas de *Larrea tridentata* se establecen preferentemente bajo la copa de los arbustos de *Ambrosia dumosa* y eventualmente ésta la reemplaza. El sistema *Neobuxbaumia-Mimosa* parece ser más complicado ya que la dinámica particular de la asociación de cada par de plantas dependerá del estado particular de desarrollo en que se encuentre la planta nodriza cuando los cactos se establezcan bajo su copa. McAuliffe (1988) sugirió que el reemplazamiento podría ocurrir aún en ausencia de competencia, si las plántulas se

establecen bajo un arbusto maduro que ha entrado ya en una fase de senectud. Una exploración detallada de los cambios en la tasa de crecimiento de los cactos y los arbustos relacionada con la heterogeneidad espacial o temporal en la disponibilidad de recursos (*e.g.* patrones estacionales de la precipitación), y eventos de "escalas grandes" (*e.g.* sequías o secuencias de años lluviosos), los cuales pueden jugar un papel importante en estas comunidades (Turner 1990) son un paso necesario para avanzar en el conocimiento de la estructura y dinámica de estas comunidades.

CAPITULO IV

EFECTO DE *N. tetetzo* SOBRE SU PLANTA NODRIZA *M. luisana*: INFLUENCIA DEL RIEGO ARTIFICIAL Y LA VARIACION INTERANUAL

Introducción

La existencia e importancia de las interacciones bióticas en las zonas áridas ha sido un tema de constante discusión (Shreve 1951, Went 1955, Connell 1975, Grime 1979, Kemp 1983, Cody 1986, Tilman 1988). La ocurrencia de interacciones competitivas generalmente se ha inferido a partir del análisis de los patrones de distribución de las especies, comparando la distribución de los organismos observada con un patrón que, supuestamente, se produciría como resultado de la existencia de la competencia. Esta "demostración" de la competencia ha sido criticada por que, si bien la competencia puede conducir a una distribución regular de los individuos, la ocurrencia de ditribuciones regulares *no asegura* la causalidad del fenómeno e, incluso, la ausencia de tal patrón no es evidencia de la ausencia de competencia (Fowler 1986). No obstante, son pocos los trabajos en que se ha intentado demostrar experimentalmente la interacción competitiva entre plantas (Fonteyn & Mahall 1981, Briones 1992, ver DiTomasso & Aarseen 1989).

Un tipo de relación que ha recibido atención últimamente es el "nodricismo". En esta clase de interacción el establecimiento de plántulas de ciertas especies se ve favorecido por la presencia de otros individuos que les proveen de algún tipo de protección y/o

condiciones más favorables para su desarrollo (McAuliffe 1984, Jaksic y Fuentes 1980, Belsky *et al.* 1989, Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet *et al.* 1991*a*). En esta relación, la planta que se establece bajo la copa de otro individuo, puede, con el tiempo, llegar a afectar negativamente a la planta nodriza, incluso se ha propuesto que, eventualmente, ésta es desplazada por su huésped (Yeaton 1978, Vandermeer 1980, McAuliffe 1984, 1988, Yeaton y Romero-Manzanares 1986, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*).

En un estudio previo (capítulo anterior), se encontró que el cacto columnar *Neobuxbaumia tetetzo* produce un efecto significativo y negativo sobre el crecimiento y fecundidad de su planta nodriza *Mimosa luisana*, y que la competencia por el agua, como se ha sugerido en otros estudios (Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*) podría ser el factor causal de este efecto negativo. El presente estudio busca examinar experimentalmente dicha hipótesis, aumentando artificialmente el suministro de agua del sistema y registrar así los efectos que tiene el riego sobre el crecimiento y fecundidad de *M. luisana*. La hipótesis central del estudio considera que si el agua es, en efecto, el recurso limitante por el cual compiten, entonces la irrigación deberá disminuir los efectos negativos del cacto, que se reflejará en un mayor crecimiento y fecundidad. Se examina también la variación que existe en la intensidad de los efectos competitivos sobre los arbustos del cacto en dos años contrastantes en precipitación y que, supuestamente, se tradujeron en diferencias en la disponibilidad de recursos.

Metodología

Experimentos de riego

Con objeto de evaluar el efecto de los cambios en la disponibilidad de agua en el suelo sobre la planta nodriza se seleccionaron 32 arbustos de *M. luisana* grandes (con un volumen de copa > 3.0 m^3, evaluado como el producto de la altura de arbusto, el diámetro mayor y el diámetro menor). Los arbustos fueron clasificados en tres categorías de acuerdo a su asociación con *N. tetetzo*: (a) arbustos no asociados, (b) arbustos asociados a cactos columnares juveniles (entre 20 cm y 1.0 m de altura), y (c) arbustos asociados a cactos columnares grandes (mayores de 1.5 m). El criterio de asociación fue que un cacto columnar se encontrara creciendo bajo la copa del arbusto. De los 32 arbustos 11 fueron seleccionados para los experimentos de irrigación y los otros 21 fueron usados como controles. La distribución de arbustos en cada tratamiento se muestran a continuación:

	Asociación con el cacto		
	No asociados	Asociados a cactos pequeños	Asociados a cactos grandes
Arbustos control	5	5	11
Arbustos con riego	3	3	5

Los tratamientos de riego consistieron en la adición de aproximadamente 400 litros de agua para cada arbusto, aplicados en cinco dosis de 80 litros cada una. El riego se inició el primero de junio y se repitió cada 15 días (excepto el 30 de junio debido a

que por una lluvia reciente el suelo se encontraba a saturación). La cantidad de agua agregada equivalió aproximadamente a 100 mm de precipitación. Para prevenir la interferencia de plantas vecinas se excavaron zanjas alrededor de los arbustos con objeto de cortar las raíces de las plantas circundantes evitando, en lo posible, cortar las raices de la(s) planta(s) focal(es).

Para cada uno de los arbustos control se seleccionaron diez ramas terminales no ramificadas, en tanto que para los arbustos sometidos a irrigación se seleccionaron 40 ramas. Cada una de las ramas seleccionadas se marcaron con una etiqueta plástica antes del inicio de la producción de hojas (abril de 1991) y se determinó el número de módulos que la formaban (un módulo se definió como un entrenudo con su yema axilar). Se registró la producción de hojas, módulos, inflorescencias y frutos por cada rama periódicamente durante toda la temporada de crecimiento (mayo-diciembre).

Variacion interanual

Para evaluar los efectos que *Neobuxbaumia tetetzo* produce sobre *Mimosa luisana*, y la variabilidad de este efecto a través del tiempo, se hicieron observaciones periódicas durante dos años del crecimiento y la fecundidad de 21 arbustos de tres tamaños y categorías de asociación diferentes seleccionados en abril de 1990. Los arbustos se clasificaron en tres categorías de tamaño: arbustos pequeños (con un volumen de copa (Vc) menor a 1.5 m^3, estimado como el producto de la altura del arbusto, el diámetro mayor y el diámetro menor), arbustos medianos (con un Vc de entre 1.5 m^3 y 3.0

m^3) y arbustos grandes (con un Vc mayor de 3.0 m^3). Los arbustos fueron también clasificados en tres categorías de asociación: arbustos no asociados, arbustos asociados a cactos columnares juveniles y arbustos asociados a cactos columnares grandes (los criterios de asociación son los mismos descritos en el experimento de riego). La producción de hojas, módulos, inflorescencias y frutos de estos arbustos se registraron durante dos años cuya precipitación total anual fue contrastante (en 1990 se registraron 350 mm y en 1991 460 mm de precipitación total anual, siendo la precipitación promedio anual de 380 mm).

Análisis estadístico

Los valores de producción total por arbusto de hojas, módulos, inflorescencias y frutos se analizaron por medio de modelos log-lineales (McCullagh & Nelder 1983), en los cuales el logaritmo del número de estructuras producidas se modela como una función lineal de los diferentes factores involucrados en el diseño. El ajuste de la función se evaluó con una distribución de X^2. Para los experimentos de riego, los factores fueron el riego (riego *vs* control), la categoría de asociación del arbusto con el cacto (no asociados, asociados a cactos juveniles y asociados a cactos grandes) y la interacción entre ambos. Para el análisis de la variación interanual los factores fueron el tamaño del arbusto (chicos, medianos y grandes), la categoría de asociación, la temporada (año 1991 y 1992) y todas las interacciones posibles entre estos factores. Debido a que el número de módulos por arbusto - y por lo mismo de yemas axilares - no fue el mismo para todos

ellos, los datos de la producción de estructuras por arbusto fueron corregidos por un coeficiente c_i (c_i=# de módulos marcados del arbusto *i* /# de modulos marcados promedio de los arbustos) con objeto de hacer comparables los valores de producción.

Resultados

Experimentos de riego

El riego causó, en general, un incremento en la producción de estructuras en los arbustos de *Mimosa luisana*. La producción de hojas fue la variable menos afectada por el riego, aunque este efecto fue estadísticamente significativo (X^2=12.7, g.l.=1, P=0.003). El riego afectó de manera diferente a los arbustos dependiendo de la clase de asociación; solamente los arbustos no asociados mostraron un ligero incremento en el número de hojas producidas en tanto que los arbustos asociados a cactos - ya sean pequeños o grandes - no respondieron al riego (Figura 4.1a). Es importante resaltar que, aunque el efecto del riego, la asociación con los cactos y la interacción entre el riego y la asociación con el cacto resultron estadisticamente significativos (Tabla 4.1), el modelo sólo explica el 10.99% de la devianza total de los datos.

La producción de módulos (*i.e.* el crecimiento real del arbusto) sufrió un efecto importante por la adición del agua (Figura 4.1b, X^2=123.0, g.l.=1, P<0.0001). Los arbustos regados produjeron en promedio casi un 50% más de módulos que los arbustos control, pero el efecto fue diferente dependiendo de la categoría de asociación del arbusto con el cacto (X^2=13.2, g.l.=2, P=0.0014). Los arbustos no asociados y los asociados a cactos juveniles

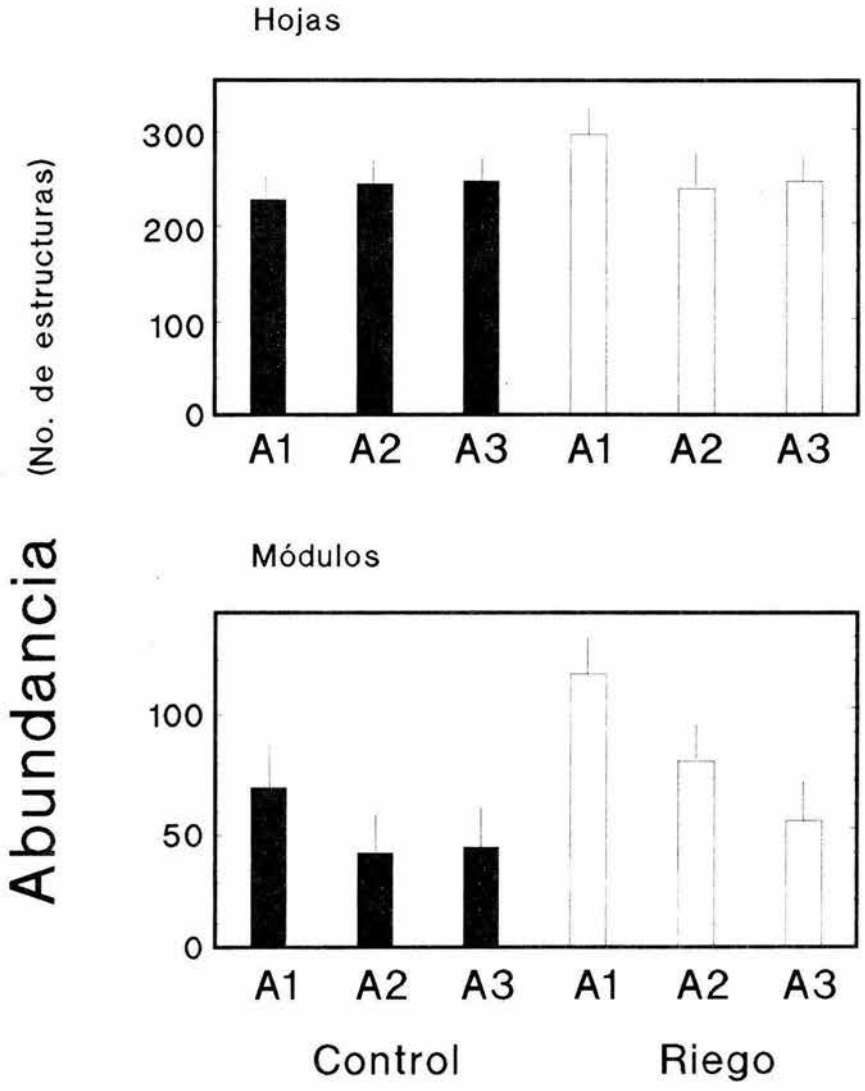


Figura 4.1. Producción promedio total de hojas y módulos en arbustos de *Mimosa luisana* para diferentes clases de asociación con el cacto. Barras llenas: Arbustos control,barras vacias: arbustos irrigados. A1: Arbustos no asociados A2: Arbustos asociados a cactos juveniles y A3: Arbustos asociados a cactos grandes. Las lineas verticales representan un error estandar.

Tabla 4.1.- Análisis de la devianza del modelo log-lineal para la producción de hojas, módulos, inflorescencias y frutos de arbustos de *Mimosa luisana* (*** = $P < 0.0001$).

Fuente de variación	Devianza	g.l	*P*	r^2
HOJAS				
Modelo	40.93	5		0.1099
Tratamiento	8.90	1	0.003	0.2174
Asociación	12.67	2	0.002	0.3096
Tratamiento*Asociación	19.36	2	***	0.4730
Residual	331.41	26		
MODULOS				
Modelo	269.52	5		0.2861
Tratamiento	123.01	1	***	0.4564
Asociación	133.39	2	***	0.4949
Tratamiento*Asociación	13.12	2	0.001	0.0487
Residual	662.68	26		
INFLORESCENCIAS				
Modelo	271.93	5		0.3243
Tratamiento	59.81	1	***	0.2199
Asociación	105.01	2	***	0.3862
Tratamiento*Asociación	107.12	2	***	0.3939
Residual	566.47	26		
FRUTOS				
Modelo	551.31	5		0.4388
Tratamiento	344.90	1	***	0.6259
Asociación	34.01	2	***	0.0617
Tratamiento*Asociación	172.40	2	***	0.3127
Residual	705.09	26		

incrementaron su producción de módulos en casi un 100%, mientras que los arbustos asociados a cactos columnares grandes solamente tuvieron un incremento cercano al 10%. Es importante notar que los arbustos asociados a cactos grandes e irrigados y los arbustos control no asociados a cactos columnares grandes ya no mostraron diferencias importantes en la producción de módulos (*i.e.* el riego eliminó , en buena medida, el efecto del cacto). La asociación con el cacto también influyó significativamente en la producción de módulos (X^2=133.4, g.l.=2, P<0.0001), los arbustos asociados a cactos produjeron menos módulos que los no asociados.

Los arbustos irrigados produjeron también un número significativamente mayor de inflorescencias (X^2=105.0, g.l.=1, P<0.0001), pero en diferente forma que la producción de módulos. En los arbustos asociados a cactos grandes y en los no asociados, el riego no afectó significativamente la producción de inflorescencias, mientras que los arbustos irrigados y asociados a cactos juveniles tuvieron una producción de inflorescencias más del 100% mayor que la de arbustos control asociados a cactos juveniles (Figura 4.2a). Este patrón no se reflejó en la producción de frutos (Figura 4.2b) ya que los arbustos no asociados produjeron aproximadamente 10 veces más frutos que los arbustos control. Los arbustos irrigados y asociados a cactos juveniles, también tuvieron una mayor producción de frutos que los no irrigados y, en los arbustos asociados a cactos grandes no hubo un efecto significativo del tratamiento en la producción de frutos.

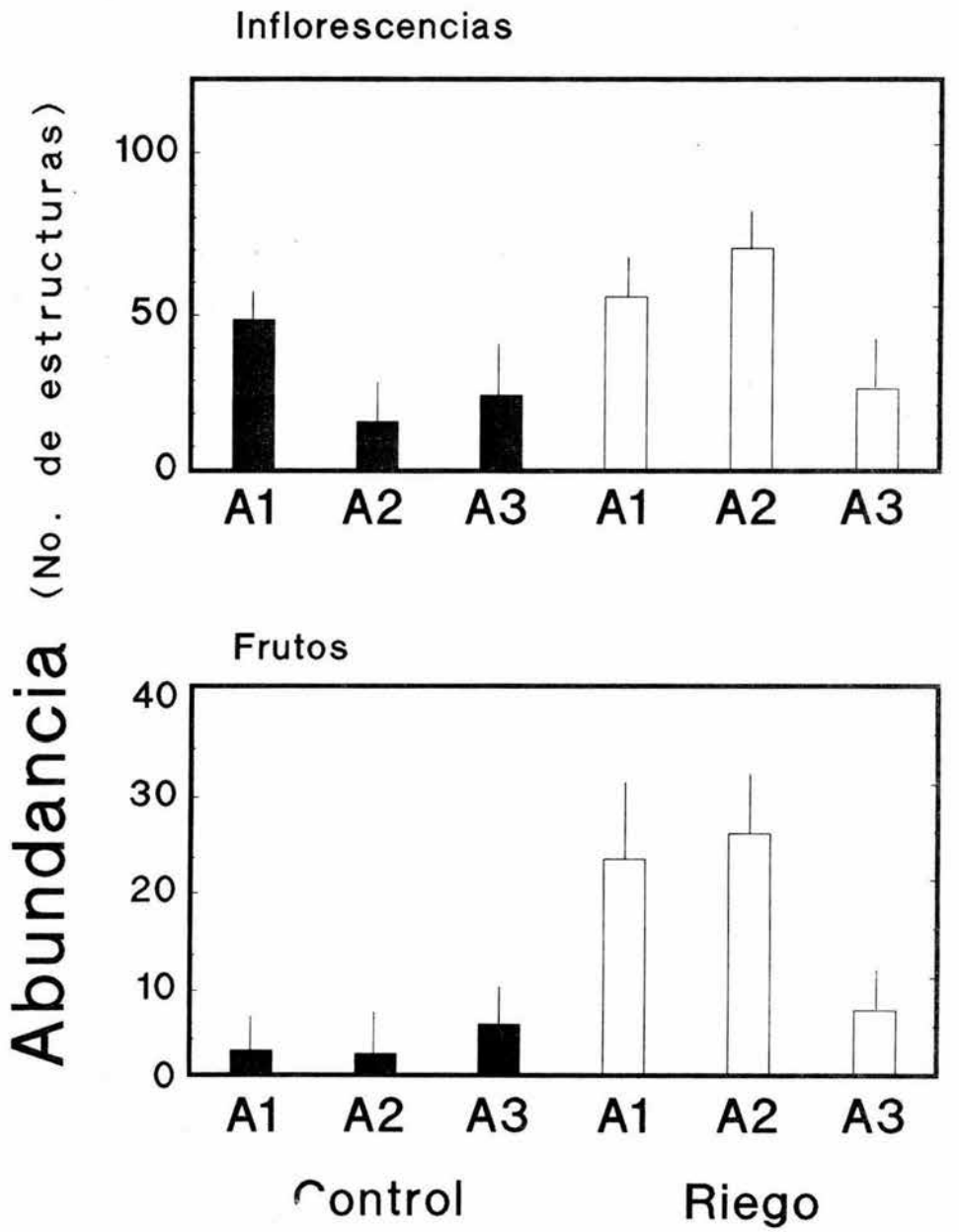


Figura 4.2. Producción promedio total de inflorescencias y frutos en arbustos de *Mimosa luisana* para diferentes clases de asociación con el cacto. Barras llenas: Arbustos control,barras vacias: arbustos irrigados. A1: Arbustos no asociados A2: Arbustos asociados a cactos juveniles y A3: Arbustos asociados a cactos grandes. Las lineas verticales representan un error estandar.

Variación interanual

En las figuras 4.3-4.6 se muestra la producción de hojas, módulos, inflorescencias y frutos para arbustos de diferentes tamaños y diferente clases de asociacion a lo largo de dos años de registro. En estas gráficas se aprecian diferencias importantes en el comportamiento de todas las variables registradas de un año al siguiente. La producción de hojas fue la variable que mostró un comportamiento más constante en los dos años, aunque tuvo valores ligeramente menores en el segundo, particularmente en los arbustos pequeños y grandes. La producción de módulos tuvo diferencias importantes entre los dos años, principalmente en los arbustos medianos y grandes asociados a cactos juveniles, en los que hubo un incremento significativo en el segundo año. La producción de inflorescencias fue menor en el segundo año, excepto en los arbustos de tamaño mediano en los cuales hubo un ligero incremento. La producción de frutos fue mucho menor en el segundo año, excepto, nuevamente, los arbustos medianos.

En la tabla 4.2 se muestra el análisis de devianza para todas las variables. Como puede observarse los terminos tamaño*tiempo, y asociación*tiempo fueron estadísticamente significativos para todas las variables. Esto significa que, tanto el efecto del tamaño del arbusto como de la asociación con el cacto fueron diferentes en magnitud de un año al siguiente. De hecho, el término asociación*tamaño*tiempo fue estadisticamente significativo en casi todos los casos (excepto en la producción de hojas) lo que indica que el efecto particular del tamaño del cacto en arbustos de un

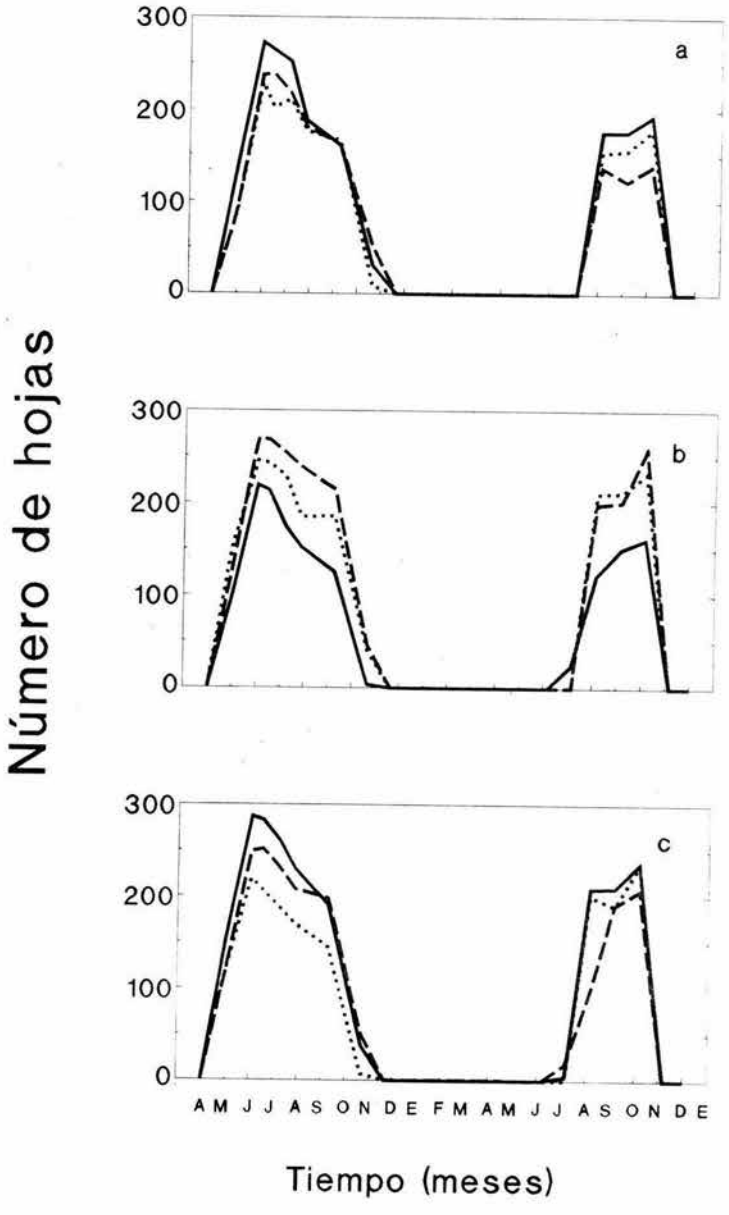


Figura 4.3. Producción de hojas en arbustos de *Mimosa luisana* (mayo de 1990 a enero de 1992). No asociados (——), asociados a cactos columnares juveniles [entre 20 cm y 1.0 m] (---) y asociados a cactos grandes [mayores a 1.5 m] (...). a) Arbustos pequeños, b) Arbustos medianos y c) Arbustos grandes.

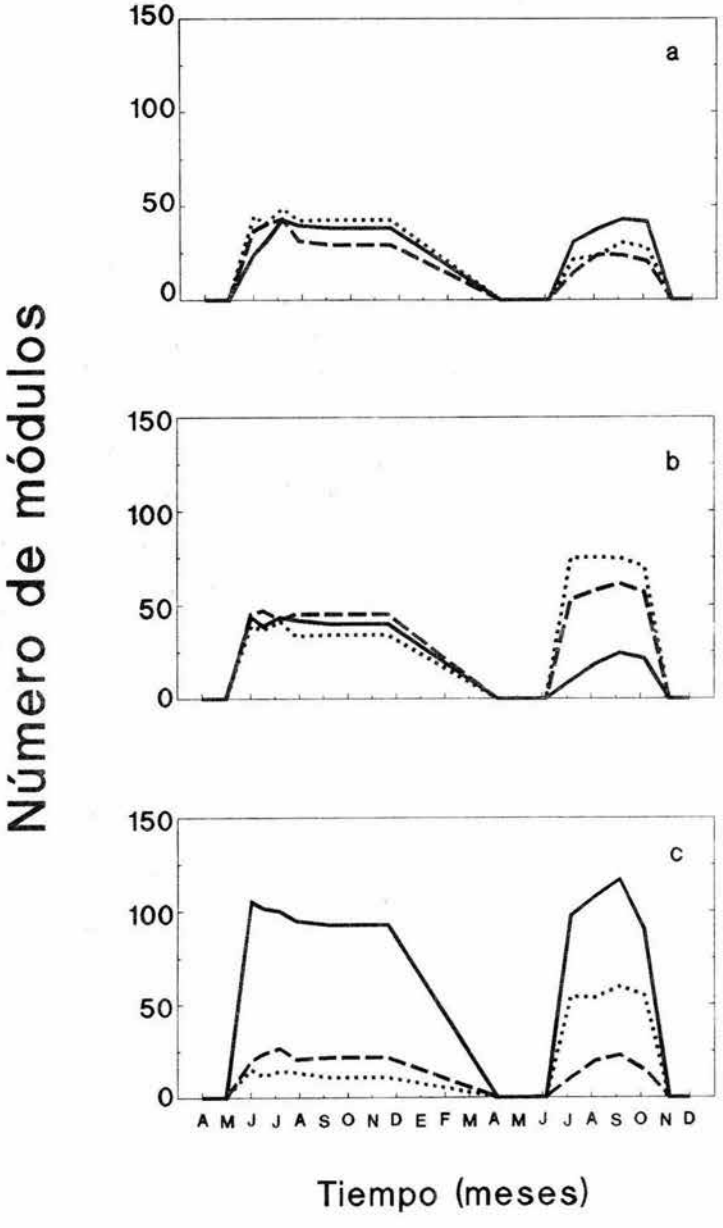


Figura 4.4. Producción de módulos en arbustos de *Mimosa luisana* (mayo de 1990 a enero de 1992). No asociados (——), asociados a cactos columnares juveniles [entre 20 cm y 1.0 m] (---) y asociados a cactos grandes [mayores a 1.5 m] (...). a) Arbustos pequeños, b) Arbustos medianos y c) Arbustos grandes.

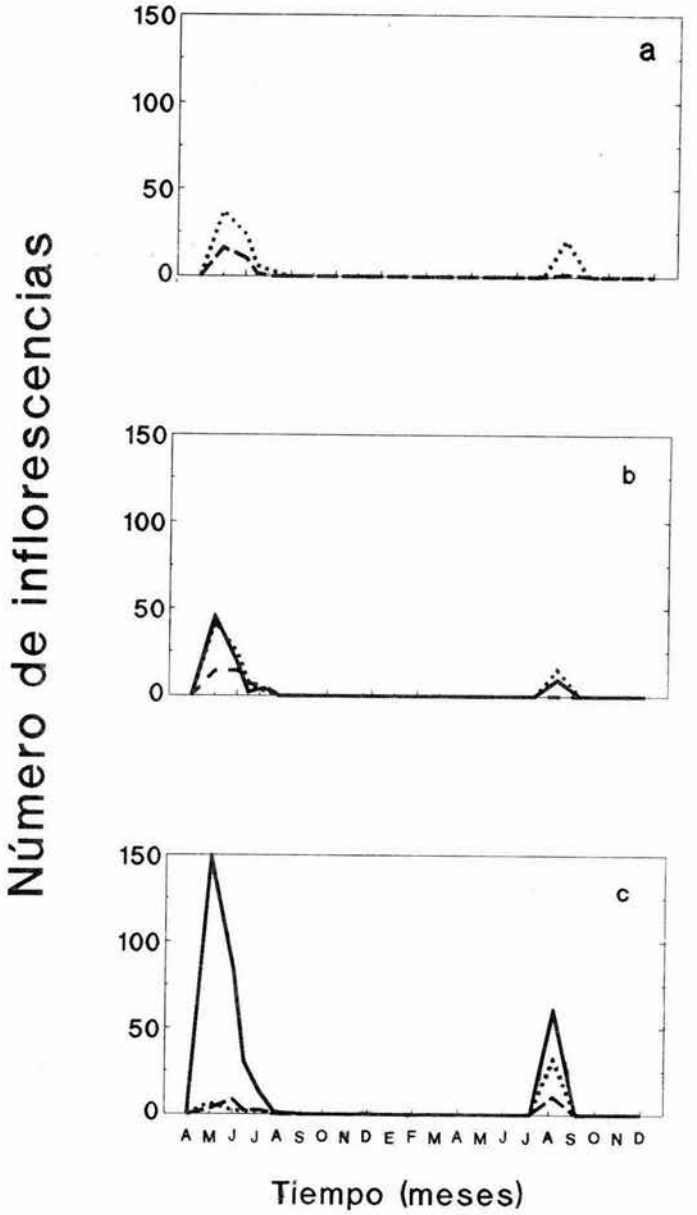


Figura 4.5. Producción de inflorescencias en arbustos de *Mimosa luisana* (mayo de 1990 a enero de 1992). No asociados (——), asociados a cactos columnares juveniles [entre 20 cm y 1.0 m] (---) y asociados a cactos grandes [mayores a 1.5 m] (...). a) Arbustos pequeños, b) Arbustos medianos y c) Arbustos grandes.

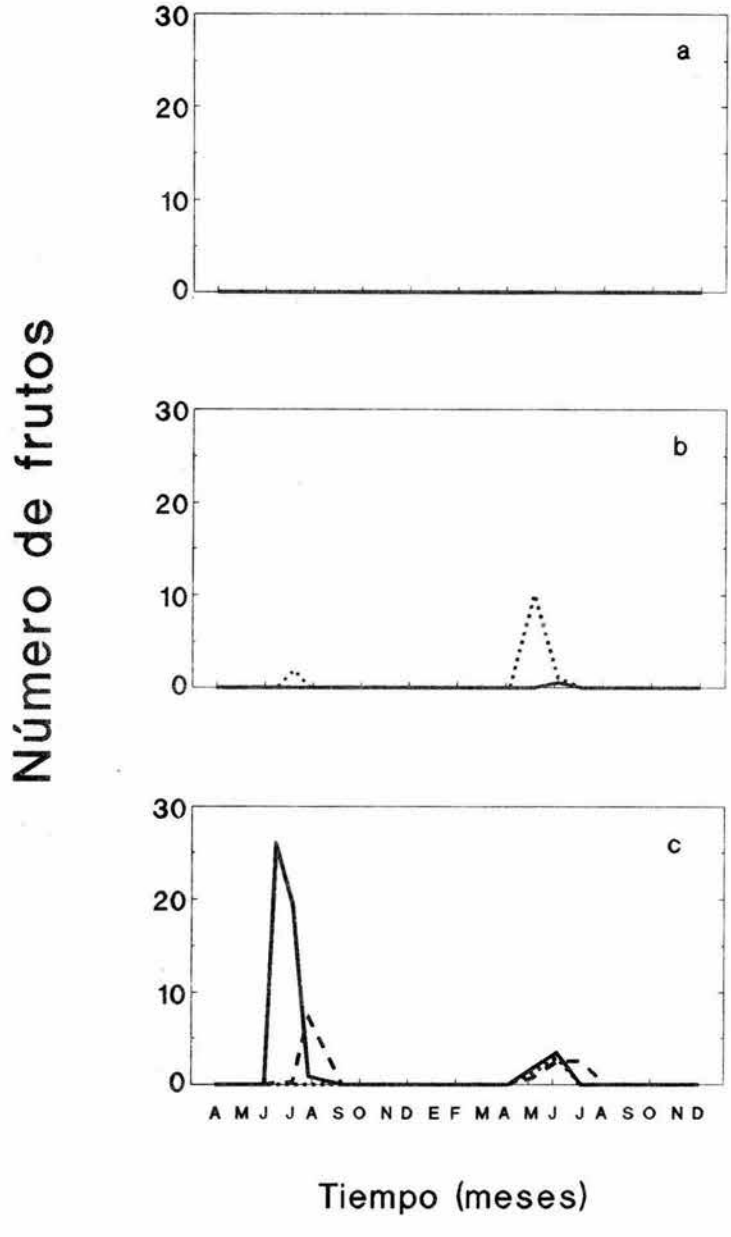


Figura 4.6. Producción de frutos en arbustos de *Mimosa luisana* (mayo de 1990 a enero de 1992). No asociados (——), asociados a cactos columnares juveniles [entre 20 cm y 1.0 m] (---) y asociados a cactos grandes [mayores a 1.5 m] (...). a) Arbustos pequeños, b) Arbustos medianos y c) Arbustos grandes.

tamaño dado también fue diferente en estos dos años. Estos resultados muestran claramente que existe variabilidad en la intensidad y/o importancia de las interacciones bióticas (en este caso del efecto competitivo del cacto sobre el arbusto) en el sitio de estudio. Es importante resaltar que el crecimiento (producción de módulos) y la fecundidad (producción de frutos) muestran diferencias cualitativas importantes en los dos años, ya que mientras que la producción de módulos tuvo un incremento en el segundo año la producción de inflorescencias y frutos disminuyó.

Discusión

Se ha considerado al agua como el recurso más limitante de la productividad en los desiertos (Noy-Meir 1973). En el sistema estudiado los resultados apuntan a que, efectivamente, el agua puede ser el factor limitante para el crecimiento de los arbustos de *M. luisana* cuando se encuentran creciendo junto a cactos columnares tanto juveniles como adultos. En general, los valores de producción de estructuras fueron mayores mientras mayor fue la disponibilidad de agua, ya sea por riego o por precipitación.

Los arbustos que crecen junto a individuos pequeños o adultos de *N. tetetzo* responden de manera significativa a un incremento en la disponibilidad de agua. Los arbustos asociados a individuos juveniles de *N. tetetzo* produjeron, en 1990, (año con una precipitación menor al promedio) solamente alrededor del 20% de módulos que lo que produjeron los arbustos no asociados, en el año de 1991 (más húmedo) su crecimiento con respecto a los arbustos no

Tabla 4.2.- Análisis de la devianza del modelo log-lineal para la producción de hojas, módulos, inflorescencias y frutos de arbustos de *Mimosa luisana* (*** = $P < 0.0001$).

Fuente de variación	Devianza	g.l	*P*	r^2
HOJAS				
Modelo	251.50	17		0.5724
Tamaño	19.97	2	***	0.0794
Asociación	9.18	2	0.010	0.0365
Tiempo	95.96	1	***	0.3815
Tamaño*Asociación	65.37	4	***	0.2599
Tamaño*Tiempo	24.91	2	***	0.0990
Asociación*Tiempo	7.73	2	0.021	0.0307
Tamaño*Asociación*Tiempo	8.32	4	n.s (0.080)	0.0331
Residual	187.85			
MODULOS				
Modelo	681.49	17		0.5219
Tamaño	79.20	2	***	0.1162
Asociación	215.44	2	***	0.3161
Tiempo	10.8	1	0.001	0.0158
Tamaño*Asociación	261.3	4	***	0.3834
Tamaño*Tiempo	32.45	2	***	0.0476
Asociación*Tiempo	33.41	2	***	0.0490
Tamaño*Asociación*Tiempo	48.89	4	***	0.0717
Residual	624.31			

Tabla 4.2 (continuación) Análisis de la devianza del modelo log-lineal para la producción de hojas, módulos, inflorescencias y frutos de arbustos de *Mimosa luisana* (*** = $P < 0.0001$).

Fuente de variación	Devianza	g.l	*P*	r^2
INFLORESCENCIAS				
Modelo	1560.63	17		0.7034
Tamaño	258.80	2	***	0.1658
Asociación	518.80	2	***	0.3324
Tiempo	144.60	1	***	0.0927
Tamaño*Asociación	435.70	4	***	0.2792
Tamaño*Tiempo	25.91	2	***	0.0166
Asociación*Tiempo	84.27	2	***	0.0540
Tamaño*Asociación*Tiempo	65.56	4	***	0.0420
Residual	657.97			
FRUTOS				
Modelo	347.01	17		0.6604
Tamaño	154.99	2	***	0.4466
Asociación	51.17	2	***	0.1475
Tiempo	17.40	1	***	0.0501
Tamaño*Asociación	57.39	4	***	0.1654
Tamaño*Tiempo	28.55	2	***	0.0823
Asociación*Tiempo	22.13	2	***	0.0638
Tamaño*Asociación*Tiempo	15.38	4	***	0.0443
Residual	178.48			

asociados aumentó a casi un 60% y el suministro de riego hizo que estos arbùstos crecieran, en promedio, casi un 80% de lo que crecieron los arbustos no asociados. Estos resultados señalan, claramente, que al incrementarse la disponibilidad de agua, el efecto negativo del cacto se ve disminuido. Para arbustos asociados a cactos grandes no hubo diferencias notables entre los años de 1990 y 1991, ya que en ambos años los arbustos tuvieron un crecimiento cercano al 25% del crecimiento de los arbustos no asociados. Sin embargo, cuando los arbustos se regaron alcanzaron una producción de módulos de alrededor del 50% de lo que produjeron los arbustos no asociados. Aunque la tendencia parece ser la misma (de disminuir el efecto cuando se aumenta la disponibilidad del recurso), para el caso de los arbustos asociados a cactos grandes, parece poco probable que en la realidad se pueda presentar un año con la suficiente precipitación como para que el efecto negativo se elimine.

Estos resultados también pueden interpretarse de acuerdo a la hipótesis de que, debido a la elevada eficiencia de las cactáceas en la captura rápida del agua del suelo (Nobel 1988, Briones 1992), el arbusto tendrá agua disponible en cantidad suficiente sólo hasta que el cacto ha dejado de absorberla. Si suponemos que el cacto tiene un requerimiento fijo de agua por temporada, posiblemente los arbustos de *M. luisana* tuvieron más agua disponible (que se reflejó en su crecimiento), en el año de 1991 (año húmedo) y bajo el tratamiento de riego.

Para la fecundidad los resultados son menos claros. Durante 1991

la producción de flores y frutos disminuyó con respecto a un año anterior supuestamente más seco, pero cuando los arbustos se irrigaron hubo un incremento importante en estas estructuras. Quizá estas diferencias se deban a que la producción de flores y frutos parece no depender solamente de la cantidad de agua total por año, sino también de la distribución temporal de la misma (Evenari 1981, DiTomasso & Aarsen 1989). En el año de 1991 un solo evento de lluvia representó el 40% de la precipitación total anual, mientras que, para los arbustos regados, el suministro de agua fue más constante.

Recientemente se ha discutido mucho acerca de la importancia de la competencia en la estructura de las comunidades, distinguiéndose dos corrientes pricipales. Una de ellas, identificada con D. Tilman y la otra con J. Grime (Grace 1991). Una de las controversias entre estas dos posiciones reside en definir cuándo es la competencia más importante para los organismos. De acuerdo con Grime la competencia será más importante en ambientes productivos (o menos importante en ambientes poco productivos), mientras que según Tilman, en los ambientes poco productivos, donde la disponibilidad de recursos es baja la competencia es más importante (Grace 1991). Para *M. luisana* el efecto más intenso - en el sentido descrito por Grubb (1992) como la reducción en el crecimiento de individuos bajo competencia con respecto a aquellos sin competencia - se dió en el año "seco". Durante 1990 los arbustos asociados (tanto a cactus juveniles como adultos) crecieron sólo un 25% de lo que crecieron los no asociados. En

contraste en 1991 el crecimiento fue del 50% y 25% respectivamente y, con el riego, el crecimiento fue del 80% y 53%. Esto es, el efecto más negativo se dió en el año seco y su importancia fue disminuyendo en la medida en que la disponibilidad de agua se incrementó. Fonteyn y Mahall (1981) y Knopp y Walter (1985) también encontraron que el efecto negativo se daba en condiciones de baja disponibilidad de recursos.

Las diferencias más importantes entre los años se dieron en los arbustos asociados a cactos juveniles, indicando que esta fase de la relación es la más dependiente de la precipitación (y por lo mismo del suministro de agua al suelo). Cuando los cactos ya son adultos el efecto parece ser más o menos permanente y poco variable dentro de los intervalos normales de precipitación. Una precipitación mayor a la relativamente alta registrada en 1991 tiene una probabilidad de ocurrencia menor al 20% y un evento de lluvia como el simulado por el riego tiene una probabilidad de ocurrencia menor al 5% (Valiente 1991).

En conclusión el cacto columnar ejerce un efecto importante para el arbusto y este efecto se presenta en forma permanente en el tiempo, pero su intensidad es dependiente de la disponibilidad de los recursos (agua).

Una de las características que distingue a los desiertos es su alta variación ambiental (Evenari 1985, Polis 1991). Chesson (1986) y Yodsis (1986), han explorado ampliamente los efectos que la variabilidad ocasiona en el destino de las interacciones entre las poblaciones, en particular los efectos que tiene en la velocidad

de los procesos bióticos y la posibilidad de coexistencia de especies. Aunque en este trabajo solamente se tienen datos de dos años y experimentos de riego, se observan resultados interesantes. El análisis de devianza (Tabla 4.2) muestra que el efecto del cacto sobre la planta nodriza se mantuvo durante los dos años de estudio. Esto apunta en favor de que la competencia puede ser permanente (en el sentido de su presencia en el tiempo), pero también, el hecho de que los términos de asociación*tiempo fueron significativos, parece indicar que la importancia o intensidad de la competencia (entendida como la disminución relativa del crecimiento que sufren los individuos asociados con respecto a otros sin competidores) sí varía de un año al otro. Incluso, el hecho de que el término tamaño*asociacion*tiempo resultara significativo para la producción de módulos, inflorescencias y frutos señala claramente que el efecto particular de un tamaño dado de cactus puede variar no sólo en función del tamaño del arbusto, sino también dependiendo de la cantidad de recursos disponibles. Este hecho aumenta la complejidad de este sistema para su correcta modelación ya que un modelo adecuado - que intente explicar no solamente el destino final de la interacción sino también el tiempo necesario para que este proceso ocurra - requeriría de la incorporación explícita de una variable ambiental (que determinaría la disponibilidad del recurso agua) en el sistema *N. tetetzo - M. luisana*.

Vandermeer (1980) utilizó un modelo análogo al de depredador-presa y McAuliffe (1988) y Vega (1992) utilizaron cadenas markovianas para simular la dinámica de sistemas parecidos a este

en el que se supone una dinámica de reemplazamiento. Sin embargo ninguno de ellos exploró los posibles efectos de la variabilidad temporal en el sistema. Posiblemente los resultados cualitativos obtenidos sean parecidos, pero probablemente las velocidades de reemplazamiento sean muy diferentes a las que se obtendrían si se supone un ambiente constante. También puede ocurrir que, debido a esta variación, no se observe un patrón claro de reemplazamiento, o que la importancia de esta interacción se vea eclipsada por otros factores como eventos de sequía o secuencias de años lluviosos, como aparentemente ocurre en con la dinámica poblacional de algunas especies en el desierto de Arizona (Goldberg y Turner 1986).

Es evidente que se requieren estudios de mayor duración para conocer realmente la naturaleza y destino de la relación planta nodriza-huésped. Si efectivamente el destino de esta interacción está determinado por la cantidad de recursos disponibles, un punto central a explorar en el futuro será el considerar el efecto de la variabilidad del ambiente (y su relación con el suministro de recursos) en esta interacción. En la medida en que se avance en este sentido, podremos conocer con mayor precisión el peso de las interacciones bióticas en la estructura y dinámica de estas comunidades.

CAPITULO V

EFECTO DE *Neobuxbaumia tetetzo* SOBRE *Mimosa luisana*: UNA APROXIMACIÓN MATRICIAL

Introducción

La idea de que las plantas están constituidas por un conjunto de subunidades que se repiten es bastante antigua; data desde la época de los griegos y se ha venido proponiendo ocasionalmente hasta nuestros días. Sin embargo, no es sino hasta que White (1979) y Harper (1981, 1989) replantean esta idea, resaltando su utilidad para el estudio de la forma y el crecimiento de las plantas que se ha retomado más formalmente. La naturaleza modular confiere a las plantas el potencial para crecer indefinidamente y una relativa independencia entre sus partes (Waller 1986). Estos organismos pueden concebirse entonces como constituidos por una población de unidades de construcción, y sus propiedades (forma, tamaño y crecimiento) dependen del número de unidades existentes, su sobrevivencia, y su capacidad de reiteración. Para el análisis de su crecimiento pueden emplearse las mismas técnicas utilizadas en la demografía clásica (Maillette 1982).

La definición de las unidades de construcción es, en cierta medida, arbitraria. El requisito básico es que la unidad se repita para formar al organismo. Generalmente se utiliza como unidad al módulo (unidad que está constituido por una hoja, una yema axilar

y su entrenudo correspondiente), pero en otros estudios se han utilizado otras unidades tales como las ramas (*e.g.* Huenneke & Marks 1987).

Utilizando el enfoque de demografía de módulos se han explorado aspectos de la ecología de las plantas tales como la forma (Bell 1979, 1984), el crecimiento y los efectos que los vecinos y/o condiciones ambientales les producen (Whitney 1982, Franco 1986, Jones 1985, Maillette 1987, Sackville-Hamilton *et al.* 1987, Huenneke & Marks 1987, Koike 1989). El enfoque modular ha producido resultados que son comparables a los obtenidos con los métodos tradicionales de cosecha (McGraw & Garbutt 1990), pero tiene la ventaja de que permite un análisis más detallado de la dinámica del crecimiento y no es destructivo (Maillette 1982). Tiene sin embargo, la desventaja de que la toma de datos puede ser sumamente laboriosa y que introduce una complejidad adicional al diseño experimental (Waller 1986).

De manera análoga a lo que sucede en los estudios demográficos clásicos, la población de módulos puede suponerse constituida por unidades idénticas y, para el análisis, emplear modelos basados en ecuaciones diferenciales o en diferencias finitas (Maillette 1992). Alternativamente, puede considerarse que la población comprende módulos de diferentes clases y, para el análisis, emplear modelos estructurados matriciales (Maillette 1982, McGraw & Antonovics 1983, Huenneke y Marks 1987, Koike 1989).

La dinámica de las poblaciones de plantas de zonas áridas presenta aspectos particulares que pocas veces han sido abordados

desde el punto de vista teórico. Por una parte, una característica muy importante de las zonas áridas es la variabilidad temporal en las condiciones ambientales (Evenari 1985) que es esperable se traduzca en variaciones en la disponibilidad de los recursos y afecte, eventualmente, a las características demográficas y habilidades competitivas de las plantas (ver capítulo anterior). Por ejemplo, Huenneke & Marks (1987) encontraron que las características demográficas de las copas de los arbustos de *Alnus incata* fueron diferentes en los tres años de observaciones realizadas. Scanlan & Archer (1991) estudiaron los cambios en las poblaciones de *Prosopis* y también encontraron que el comportamiento estaba muy relacionado con las condiciones ambientales. Sin embargo, el efecto de las variaciones ambientales estocásticas sobre la dinámica de las poblaciones de plantas ha sido poco estudiado y se limita a los trabajos de Cohen (1983 y posteriores), Tuljapurkar (1989) y Tuljapurkar & Orzac (1980 revisados en Caswell 1989), y ha sido poco aplicada a situaciones reales (Bierzychudek 1982, Åberg 1992). Por otra parte, en las zonas áridas es particularmente interesante la hipótesis de la dinámica de reemplazamiento de especies, donde los arbustos nodriza son desplazados por sus huéspedes (Yeaton 1978, Vandermeer 1980, McAuliffe 1984,1988, Valiente-Banuet 1991).

El presente trabajo trata de analizar en forma conjunta estos dos aspectos, examinando el efecto que la variabilidad temporal en la disponibilidad de los recursos ejerce sobre la dinámica de crecimiento de los arbustos (y sus implicaciones en la dinámica de

reemplazamiento), utilizando un enfoque modular. Específicamente se trata de evaluar el efecto que el cacto columnar *Neobuxbaumia tetetzo* ejerce sobre la tasa de crecimiento de su planta nodriza *Mimosa luisana* bajo diferentes condiciones de disponibilidad de recursos. Para esto, los datos obtenidos en un experimento previo acerca del crecimiento de las copas de *M. luisana* bajo condiciones contrastantes de disponibilidad de recursos se utilizaron para simular el crecimiento de los arbustos en diferentes escenarios ambientales y reexaminar así la importancia de la competencia y la hipótesis del reemplazamiento del arbusto nodriza *Mimosa luisana* por el cacto columnar *Neobuxbaumia tetetzo*.

Metodología

Crecimiento de *Mimosa luisana*

Se evaluaron las características demográficas de la población de ramas que constituyen las copas de los arbustos de *M. luisana* bajo cuatro condiciones contrastantes de disponibilidad de agua. En abril de 1990 se seleccionaron nueve arbustos grandes (con un volumen de copa > de 3.0 m^3, evaluado como el promedio de la altura, el diámetro mayor y el diámetro menor), cinco arbustos asociados y cuatro no asociados a cactos columnares grandes (*i.e.* >1.5 m de altura). El criterio de asociación fue que el cacto se encontrara establecido bajo la copa del arbusto. Se registró periódicamente el crecimiento de cada uno de ellos de 1990 a 1992. En el período de 1990 a 1991 la precipitación total anual fue de aproximadamente 350 mm y durante el período 1991-1992 la

precipitación fue de 460 mm (la precipitación promedio anual de la zona es de 380 mm, con una mediana de 369.6 mm). Además, con objeto de evaluar el efecto del cacto en condiciones de abundancia de agua, en abril de 1991 se seleccionaron otros 8 arbustos grandes (3 no asociados a cactos y 5 asociados a cactos grandes > 1.5m) para someterlos a un tratamiento de riego (ver capítulo anterior para más detalles). La cantidad total de agua (precipitación más riego) suministrada a estos arbustos fue de aproximadamente 560 mm. Por otra parte, para simular situaciones de extrema sequía, se seleccionaron también tres arbustos grandes, asociados también a cactos grandes, a los cuales les fue excluida la entrada de agua por precipitación mediante la colocación de una cubierta plástica que cubría una área circular cuyo diámetro fue de aproximadamente dos veces el diámetro del arbusto. Alrededor de todos los arbustos se excavaron zanjas para evitar la posible interferencia por raíces de las plantas vecinas, procurando, en lo posible, no dañar las raíces de la(s) plantas(s) focal(es).

Al inicio del período de observación, para cada uno de los arbustos se seleccionaron aleatoriamente y se etiquetaron con cinta plástica 10 ramas en los arbustos sin tratamiento y 40 ramas en los arbustos regados y excluidos. Se determinó el número de módulos (un módulo = yema axilar + entrenudo) que formaban a cada una de las ramas marcadas y éstas se clasificaron en una de las cuatro categorías de tamaño definidas: 5-9 módulos, 10 a 12, 13 a 16, y más de 16 módulos. Para cada rama se determinó la producción y el tamaño de nuevas ramas que sobrevivieron hasta el siguiente año

(una estimación de la "fecundidad" de estas ramas) y la sobrevivencia de las ramas marcadas al inicio del experimento (como la yema apical de las ramas muere durante la estación seca del año, no se registra crecimiento de las ramas por elongación).

Con los datos así obtenidos se construyeron las matrices de crecimiento poblacional de las ramas para arbustos asociados y no asociados a cactos bajo cuatro diferentes condiciones: (1) una condición "seca" (año de 1990), (2)condición "húmeda" (año de 1991), (3) condición "muy húmedo" (tratamiento de riego) y (4) condición "muy seca" (arbustos excluidos de la precipitación).

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} & m_{13} & m_{14} \\ m_{21} & m_{22} & m_{23} & m_{24} \\ m_{31} & m_{32} & m_{33} & m_{34} \\ m_{41} & m_{42} & m_{43} & m_{44} \end{bmatrix}$$

donde m_{ii}= probabilidad de sobrevivencia anual de las ramas de la clase i más la contribución promedio de esas ramas de tamaño i a la misma clase i en el mismo intervalo anual.

m_{ij}= Contribución promedio de una rama de tamaño j a la categoría i.

Para cada una de las matrices se calculó el autovalor dominante y el vector asociado a éste; los cuales representan la tasa de crecimiento de la población de ramas y la estructura estable de ésta, respectivamente (Caswell 1989).

ANALISIS DE LA ELASTICIDAD

El crecimiento de la población de ramas de la copa de los arbustos es el resultado neto de la combinación de la sobrevivencia de las ramas y la producción de nuevas ramas. Con objeto de evaluar la importancia relativa de estos dos componentes del crecimiento modular se calculó la elasticidad de cada uno de los elementos de la matriz de crecimiento correspondiente. Dado que las matrices construidas contienen mezclados los efectos de la sobrevivencia y la producción de nuevas ramas en la diagonal principal, se calculó la elasticidad de cada una de estas características mediante la descomposición de la matriz original (**M**) en dos matrices que contuvieran los elementos de sobrevivencia de las ramas originales (**L**) y los elementos de la producción de nuevas ramas (**F**) por separado. Esto es:

Sea:

$$\mathbf{M} = \mathbf{L} + \mathbf{F}$$

Donde:

M = Matriz que contiene los coeficientes de transición demográfica de la población de ramas de los arbustos.

F = Matriz que contiene la información sobre la producción de nuevas ramas (el elemento f_{ij} define la frecuencia de producción de nuevas ramas de la i-ésima categoría a partir de ramas previamente existentes pertenecientes a la j-ésima categoría).

L = Matriz diagonal que contiene la información sobre la sobrevivencia de las ramas (el elemento l_{ii} define la sobrevivencia media de las ramas de la i-ésima categoría, cualquier elemento l_{ij} para $i \neq j$ es igual a cero).

Según Caswell (1978) la sensibilidad de cada elemento m_{ij} de la matriz

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial m_{ij}}$$

se estiman de acuerdo a la expresión:

$$s_{ij} = \frac{v_j w_i}{< \mathbf{v} \cdot \mathbf{w} >}$$

y la elasticidad (contribución relativa de cada elemento m_{ij} a la tasa de crecimiento)

$$e_{ij} = \frac{m_{ij}}{\lambda} \cdot \frac{\partial \lambda}{\partial m_{ij}}$$

se estima por medio de la expresión (de Kroon *et al.* 1986):

$$e_{ij} = \frac{s_{ij}\, m_{ij}}{\lambda}$$

donde:

v y **w** = Autovectores izquierdo y derecho respectivamente de la matriz **M**

Entonces:

$$e_{ij} = \frac{s_{ij}\, (l_{ij}+f_{ij})}{\lambda}$$

$$e_{ij}(l) = \frac{s_{ij}\, l_{ij}}{\lambda}$$

$$e_{ij}(f) = \frac{s_{ij}\, f_{ij}}{\lambda}$$

Donde:

$e_{ij}(l)$ = contribución relativa del componente de sobrevivencia del elemento m_{ij} a la tasa de crecimiento λ.

$e_{ij}(f)$ = contribución relativa del componente de producción de nuevas ramas del elemento m_{ij} a la tasa de crecimiento λ.

Obviamente, $e_{ij} = e_{ij}(l) + e_{ij}(f)$

Análisis de la precipitación

Los datos registrados a lo largo de los últimos 19 años en la estación meteorológica más cercana al sitio de estudio se utilizaron para estimar la frecuencia de ocurrencia de años con una precipitación dada. Para hacer la estimación, los datos de la precipitación total anual se ajustaron a una distribución Gama de densidades probabilísticas, como sugieren Ezcurra y Rodrigues (1986) y Valiente (1991). Este modelo probabilístico permite ajustar los datos a una función teórica de densidades probabilísticas y, a partir del modelo ajustado, permite evaluar la probabilidad de ocurrencia de ciertas cantidades de lluvia. El modelo Gama permite responder interrogantes como cuál es la probabilidad de que en un año llueva más de x, o menos de z milímetros. El ajuste de los datos al modelo se hizo a través de un método de máxima verosimilitud, mediante el programa GAMMA1, elaborado por Leopoldo Valiente (Valiente 1991).

Simulaciones

Con objeto de examinar la dinámica de crecimiento de las copas de arbustos asociados a cactos columnares y examinar la hipótesis de reemplazamiento bajo diferentes escenarios ambientales, se realizaron varias simulaciones que representaban condiciones ambientales diferentes.

Dado que existe controversia en cuanto a si el riego artificial tiene un efecto equivalente al de una precipitación (Ditomasso & Aarsen 1989), las simulaciones se realizaron con dos variantes. En la primera parte se utilizaron únicamente las matrices construidas con los datos de crecimiento obtenidos bajo condiciones naturales en 1990 - año "seco" (350 mm) con una precipitación inferior al promedio (380 mm) y a la mediana (369.6 mm) de los últimos 19 años y en 1991 - año "húmedo" (460 mm) con una precipitación superior al promedio y a la mediana de los últimos 19 años -. Para el segundo grupo de simulaciones se utilizaron además de los datos anteriores las matrices obtenidas en los arbustos sometidos a irrigación (que representaría a un año "muy húmedo"), y de los arbustos que fueron excluidos de la precipitación (que representarían a un año "muy seco").

Además de su magnitud, otro aspecto importante de las variaciones ambientales es su ocurrencia temporal. Para tomar en cuenta este aspecto, se efectuaron dos series de simulaciones en los cuales las matrices representando diferentes condiciones ambientales (año "seco", "húmedo", "muy seco" y "muy húmedo") se aplicaron siguiendo un diferente patrón de ocurrencia temporal.

La primera serie de simulaciones corresponde a lo que Caswell (1989) denota como un ambiente determinístico periódico, en el cual

la misma secuencia de condiciones (años) se repite en el tiempo con un período k. La secuencia de condiciones (años) empleadas fue semejante a la observada durante los 19 años de registro. Para la primera simulación se utilizaron únicamente las matrices de "año seco" y "año húmedo" considerando a un año como húmedo si su precipitación total anual fue mayor que la precipitación media para los 19 años de registro, y viceversa para los años "secos" y para la segunda simulación se emplearon, además de los datos del crecimiento de los años de 1990 y 1991, los datos de los arbustos sometidos a riego y a exclusión de la precipitación.

La tasa de crecimiento estimada (λ) para ambientes periódicos se obtiene de la siguiente manera (Caswell 1989):

Sea $\mathbf{P}$ = Una matriz que se obtiene como el producto secuencial de las matrices de transición markoviana $\mathbf{M}_1$, $\mathbf{M}_2$, ... $\mathbf{M}_k$ del período a simular. Entonces λ de $\mathbf{P}$ se puede estimar resolviendo la ecuación característica:

$$|\mathbf{P} - \lambda\mathbf{I}| = 0 \quad .$$

En la segunda serie de simulaciones la secuencia de condiciones empleadas se generan mediante un proceso estocástico en el cual cada condición (matriz de proyección) ocurre con una cierta probabilidad p_i. Como no existe evidencia de correlación entre años (lo que se confirmó mediante un análisis de tablas de contingencia) el modelo se consideró como homogéneo, *i.e.* la probabilidad de ocurrencia de cada matriz (condición) no cambia a través del tiempo.

En ambientes de este tipo la tasa de crecimiento (λ) se puede estimar a partir del siguiente razonamiento (Caswell 1989). Dado que, por definición $\lambda = n_{(t+1)}/n_t$, (donde n es el número de individuos) entonces, para el intervalo entre el tiempo t y el tiempo $(t+1)$ ocurre que:

$$\ln \lambda_t = \ln n_{t+1} - \ln n_t \quad .$$

El promedio de estos valores [$\ln \lambda$] para un intervalo amplio de tiempo (T), es la tasa media de crecimiento y se calcula como (Tuljapurkar 1989, Caswell 1989):

$$\ln \lambda = \sum_{t=0}^{T-1} (\ln \lambda_t) \; / \; T \quad , \text{ o también como:}$$

$$\ln \lambda = \frac{\sum_{t=0}^{T-1} (\ln n_{t+1} - \ln n_t)}{T}$$

Bierzychudek (1982) utilizó este método pero eliminó las primeros datos con objeto de disminuir las fluctuaciones de las primeras iteraciones. En el presente trabajo la estimación de la tasa de crecimiento se obtuvo de manera muy similar, pero comparando siempre el crecimiento de la población de ramas con respecto a la población original (n_0), según la expresión:

$$\ln \lambda = \sum_{t=0}^{T-1} (\ln \lambda_{t+1}) \; / \; T \quad , \text{ o también como:}$$

$$\ln \lambda = \frac{\sum^{T-1} [(\ln n_{t+1} - \ln n_0)/(t+1)]}{T} \quad .$$

Con este método se calculó el valor promedio de λ, para una serie aleatorizada de datos climáticos. El procedimiento se puede repetir r veces, para obtener una serie aleatorizada de valores de crecimiento medio (λ_1, λ_2, λ_3, ... λ_r). Esta serie de valores aleatorizados puede graficarse para evaluar la distribución de densidades probabilísticas de la tasa de crecimiento, y puede también usarse para calcular una tasa de crecimiento promedio general

$$\lambda = \sum_{i=1}^{r} \lambda_i \; / \; r$$

Esta forma de estimar λ difiere de la primera propuesta en dos aspectos:

(a) la tasa de crecimiento no se estima para cada intervalo de tiempo $t \rightarrow t+1$ sino que, para un tiempo T, se estima la tasa de crecimiento de la población con respecto al tamaño inicial de la población (t=0) dividido entre el número de iteraciones que transcurren para llegar a ese tiempo t, y (b) se utilizó un criterio similar al de Bierzychudek eliminando del cálculo las primeras iteraciones después de las cuales disminuyen las oscilaciones bruscas (en este caso se eliminaron las primeras 20 iteraciones).

Aunque con el primer método se obtienen tasas ligeramente más altas cuando se hace la estimación sobre un número muy grande de

réplicas, ambos métodos de estimación producen resultados muy semejantes. Se prefirió el segundo método debido a que la pregunta central a contestar era si el arbusto tenía una tendencia neta a disminuir en su población de ramas con el tiempo, aspecto que este método detecta muy bien por estar referido siempre a un tamaño inicial de ramas n_0. En contraste en el método descrito por Tuljapurkar la estimación de la tasa de crecimiento depende exclusivamente de las propiedades estadísticas de los valores de probabilidad de ocurrencia de cada condición ya que siempre se considera como base para el cálculo de λ el tamaño poblacional en el tiempo anterior, y no el tamaño poblacional inicial.

Las simulaciones realizadas para un ambiente aperiódico fueron las siguientes:

1.- Considerando solamente las matrices de año "seco" y "húmedo", se exploró el efecto del cambio en la probabilidad de ocurrencia de los años "húmedos" de 0.05, 0.10, 0.20, 0.30, y 0.40.

2.- Utilizando los cuatro tipos de condiciones (años secos, húmedos, muy secos y muy húmedos) con una probabilidad p_i de ocurrencia igual a la observada en los 19 años de registros que se tienen para la zona.

3.- Utilizando los cuatro tipos de condiciones como en el caso anterior pero simulando el efecto de sequías de 5 o 10 años de duración (utilizando en ese período solamente la matriz de un año "muy seco"), en la mitad del total del tiempo simulado.

La tasa de crecimiento (λ) se estimó como el promedio de las tasas de crecimiento de 3000 réplicas de 100 años cada una. Para examinar la variabilidad de (λ) entre réplicas se elaboraron además las gráficas de la distribución de frecuencias de las 3000 lambdas

estimadas de cada simulación. En estas gráficas la frecuencia de lambdas menores que 1.0 denota, de manera aproximada, la probabilidad de que ocurra el reemplazamiento de la planta nodriza por su huésped.

Para tener una idea de la rapidez relativa con la que ocurriría el reemplazamiento del arbusto, se estimó el tiempo necesario para reducir a un 50% el número inicial de ramas del arbusto, así como la frecuencia con que ocurrió este evento en la simulación.

Resultados

Crecimiento de *Mimosa luisana*

Los resultados obtenidos muestran que la asociación con *Neobuxbaumia tetetzo* afecta de manera negativa la tasa de crecimiento (λ) de la copa de los arbustos. En las tres condiciones evaluadas (año seco, año húmedo y riego) la tasa de crecimiento fue menor en los arbustos asociados a cactos columnares que en los arbustos no asociados (Tabla 5.1). En los arbustos asociados a cactos durante el año de 1990-1991 (en el que la precipitación anual fue menor al promedio de la zona) la lambda estimada fue menor de 1.0 (0.933), lo que implica que la copa de los arbustos tuvieron un crecimiento negativo y es consistente con la hipótesis del reemplazamiento del arbusto nodriza por el cacto (Valiente-Banuet *et al* 1991*b*). Sin embargo, estos mismos arbustos, al siguiente año (con una precipitación superior al promedio anual de la zona) tuvieron un crecimiento positivo (λ=1.137) a pesar de estar asociados al cacto, y en los tratamientos con riego la tasa de crecimiento de arbustos asociados fue aún mayor (λ=1.300).

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

Arbustos no asociados a cactos

Arbustos asociados a cactos

Riego

0.9722	0.3372	1.05	0.9444
0.2222	0.8619	0	0.3333
0.0277	0.0944	0.8888	0
0.2638	0.45	0.0833	1.888

Lambda= 2.280

0.9236	0.1856	0.3333	0.5
0.0654	0.9541	0.2083	0
0.016	0	0.7916	0
0.1428	0.2409	0.125	1.001

Lambda= 1.300

1991 (año húmedo)

0.8753	0.3166	0.133	0.1666
0	1.1949	0.0287	0.2777
0	0.025	1.0676	0.1666
0	0.075	0.0285	0.9166

Lambda=1.274

0.9264	0.1696	0.4814	0.5714
0	0.9499	0	0.1428
0	0.0227	0.9629	0.3142
0	0.1818	0	0.9999

Lambda= 1.137

1990 (año seco)

0.8	0.133	0.4	0.46
0.2	1.066	0	0.133
0	0	1	0.133
0.2	0	0.066	1.133

Lambda= 1.402

0.5	0.1428	0.333	0.428
0	0.857	0	0
0	0	0.933	0
0	0	0	0.928

Lambda= 0.933

Exclusión de lluvia

0.7456	0.2304	0.0833	0
0	0.7677	0.0833	0
0	0	0.4166	0
0	0.0714	0.0833	0.85

Lambda= 0.850

Tabla 5.1. Matrices de transición de las poblaciones de ramas que forman las copas de arbustos de *Mimosa luisana* no asociados y asociados a cactos columnares grandes en cuatro condiciones diferentes de suministro de agua. Lambda=Tasa de crecimiento estimada.

El análisis de elasticidad muestra que la contribución relativa de la producción de nuevas ramas es mayor en los arbustos no asociados que en los asociados a cactos, mientras que la contribución relativa de la sobrevivencia es mayor en arbustos asociados. La importancia de la producción de nuevas ramas fue menos importante durante el año "seco" que en el año "húmedo" o bajo condiciones de riego (Tabla 5.2). Lo opuesto se observa para la importancia de la sobrevivencia de las ramas; contribuye con el 100% de la λ en el año "seco", mientras que en el año "húmedo" contribuye con un 82.4% y en los arbustos sometidos a riego solo un 60.3%. Las tendencias generales son que la sobrevivencia aumenta en importancia cuando disminuye la disponibilidad de recursos (agua) y cuando el arbusto se encuentra asociado al cacto (Fig. 5.1)

La Figura 5.2 muestra la probabilidad de ocurrencia de un año con una precipitación dada cuyos valores se obtuvieron a partir del ajuste a la distribución Gama. Con base en esta función de probabilidad se estimó la probabilidad de cada una de las condiciones para las que se había calculado la tasa de crecimiento de los arbustos. Como criterio para definir los límites de probabilidad para usar un tipo de matriz en particular para la simulación se consideraron valores equidistantes entre los valores observados. Así los años "muy húmedos" (simulados con los datos obtenidos en los experimentos de riego) se consideraron como aquellos con una precipitación anual mayor o igual a 510 mm que tienen una probabilidad de ocurrencia estimada de 0.11. Los años "húmedos" se definieron como aquellos con una precipitación de entre 410 y 509 mm y que ocurren con una probabilidad estimada de

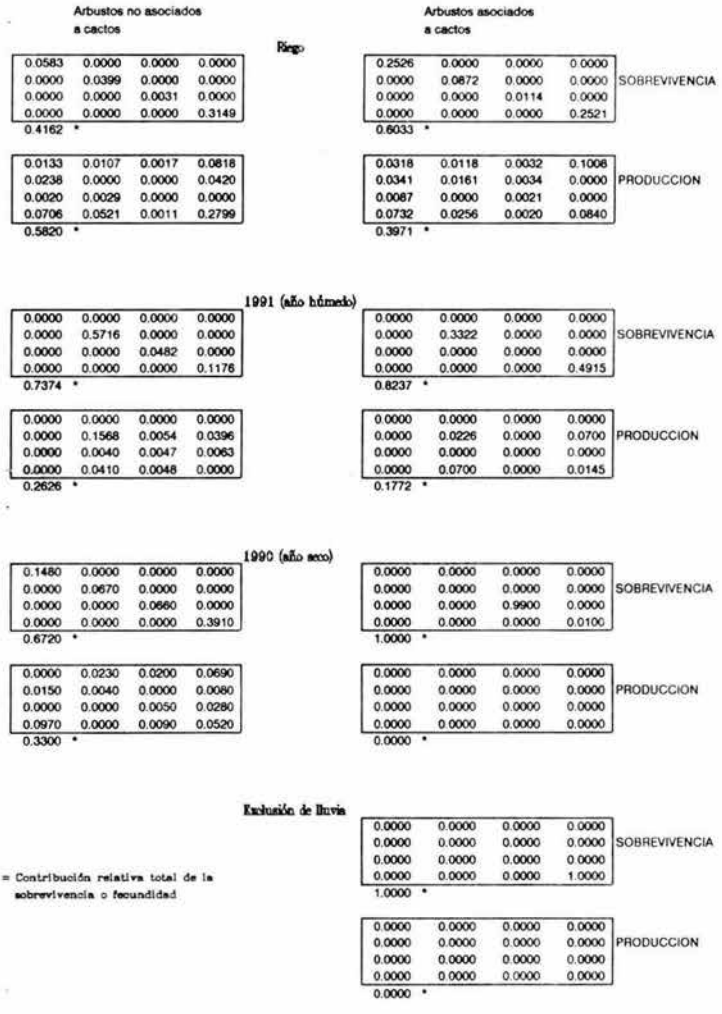


Tabla 5.2. Matrices de elasticidad parcial (contribución relativa de la sobrevivencia de las ramas y de la producción de nuevas ramas) de las poblaciones de ramas que forman las copas de arbustos de *Mimosa luisana* no asociados y asociados a cactos columnares grandes bajo cuatro condiciones diferentes de suministro de agua.

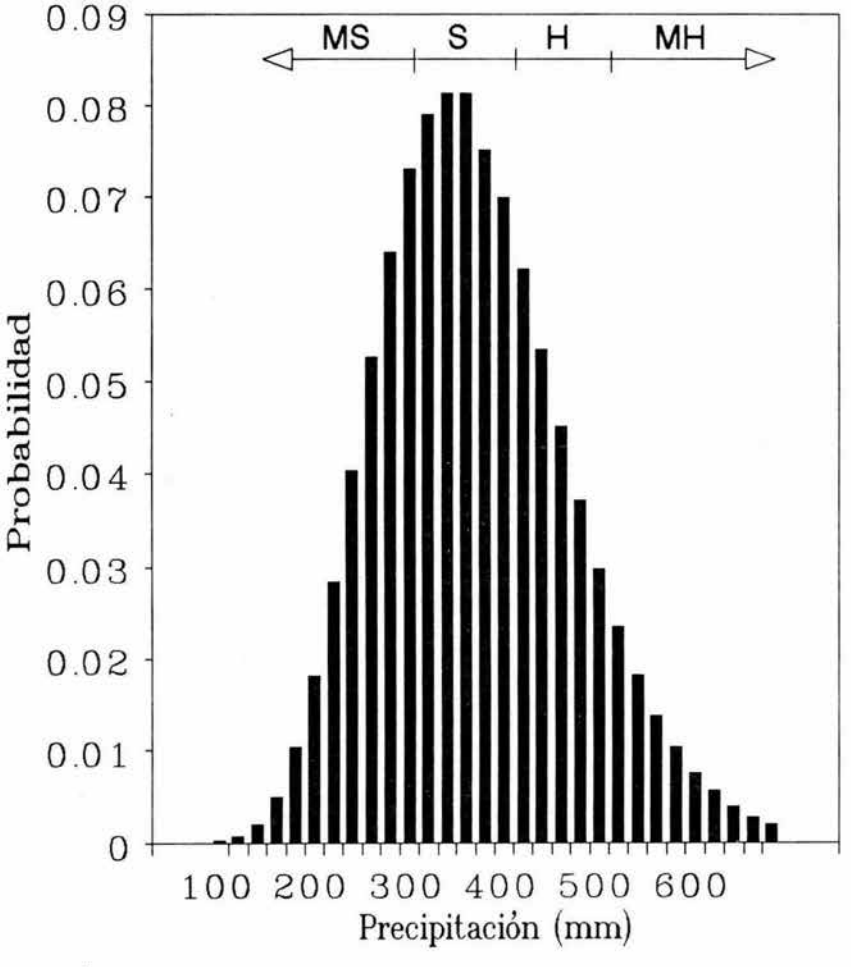


Figura 5.1. Probabilidad estimada de ocurrencia de una precipitación total anual determinada en Zapotitlán de las Salinas de acuerdo a un ajuste a una distribución gama. Los intervalos fueron de 20 mm. Las lineas mustran los límites considerados en la selección da cada tipo de año. MS=muy seco, S=seco, H=húmedo y MH=muy húmedo.

0.28. Los años "secos" son aquellos con una precipitación anual de entre 310 y 409 mm, con una probabilidad de ocurrencia de 0.35 y, por último, los años "muy secos" son aquellos con una precipitación menor a 310 mm, cuya probabilidad de ocurrencia estimada es de 0.26.

Simulaciones

Crecimiento en un ambiente determinístico periódico

La simulación del crecimiento de los arbustos bajo condiciones semejantes a las observadas en los 19 años de registro muestra que no hay una tendencia a la disminución del tamaño de las copas de los arbustos como se esperaría bajo la hipótesis del reemplazamiento. El crecimiento de los arbustos tiende a ser positivo tanto si se consideran sólo dos clases de condiciones (años secos y húmedos) o cuatro (Fig. 5.2). La tasa de crecimiento (λ) estimada para el primero caso fue de 1.023 y para el segundo una tasa ligeramente menor 1.021.

Crecimiento en un ambiente estocástico

En la figura 5.3 se muestra el crecimiento promedio de las copas de los arbustos asociados a cactos bajo diferentes probabilidades de ocurrencia de años "húmedos". Cuando la probabilidad de ocurrencia de años "húmedos" es menor a 0.30 la tendencia es claramente a la disminución de las copas del arbusto, mientras que con probabilidades mayores no se observa un patrón muy claro. Cuando la probabilidad de ocurrencia de años "húmedos" es de 0.05 la frecuencia de valores de $\lambda < 1.0$ fue del 99.7%; para probabilidades de 0.10 la frecuencia de valores de $\lambda < 1.00$ se

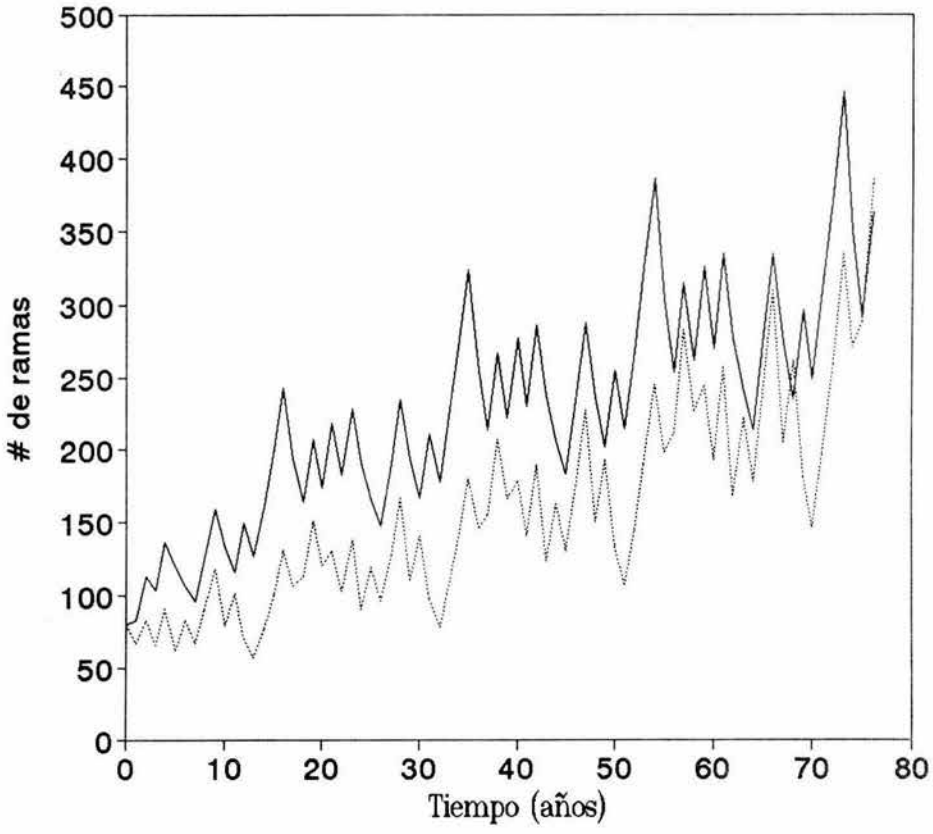


Figura 5.2. Simulación del crecimiento de las copas de los arbustos de Mimosa luisana asociados a cactos columnares grandes en un ambiente periódico. (——) Utilizando sólamente los datos del crecimiento de los años 1990-1992, (....) Simulación utilizando además de los datos de los años de 1990-1992 los datos de los experimentos de irrigación y exclusión de agua.

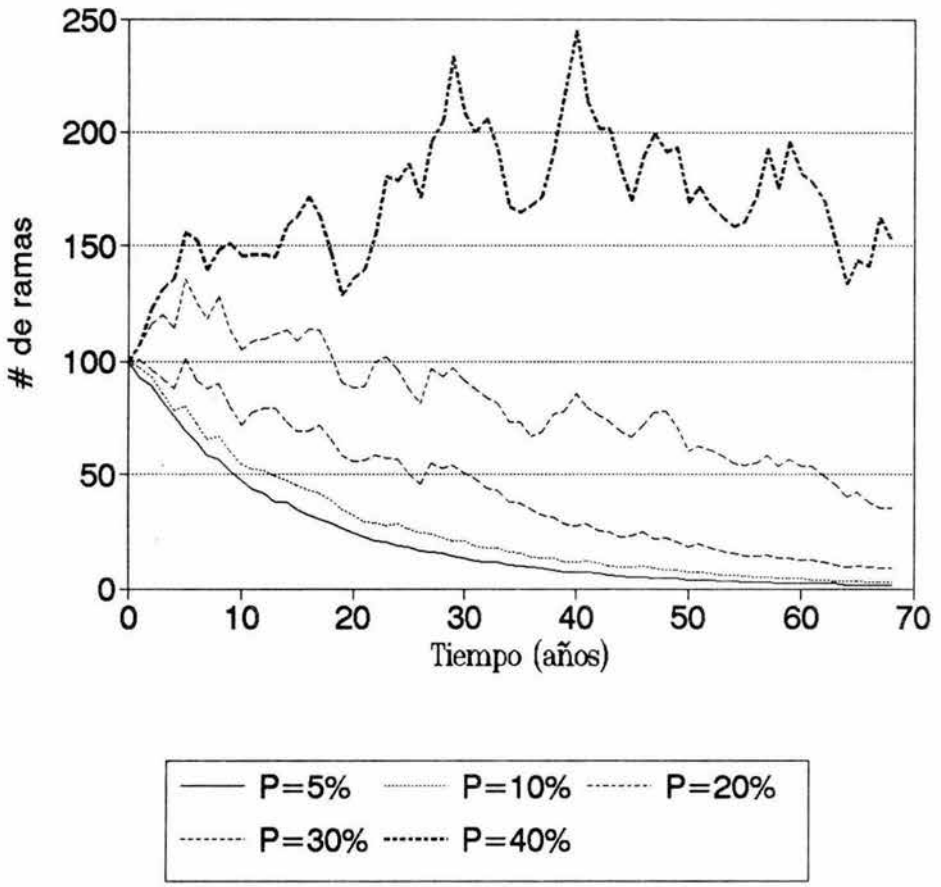


Figura 5.3. Simulación del crecimiento de las copas de los arbustos de *Mimosa luisana* asociados a cactos columnares grandes en un ambiente estocástico. Las distintas curvas representan diferentes probabilidades de ocurrencia de años húmedos (precipitación por arriba del promedio).

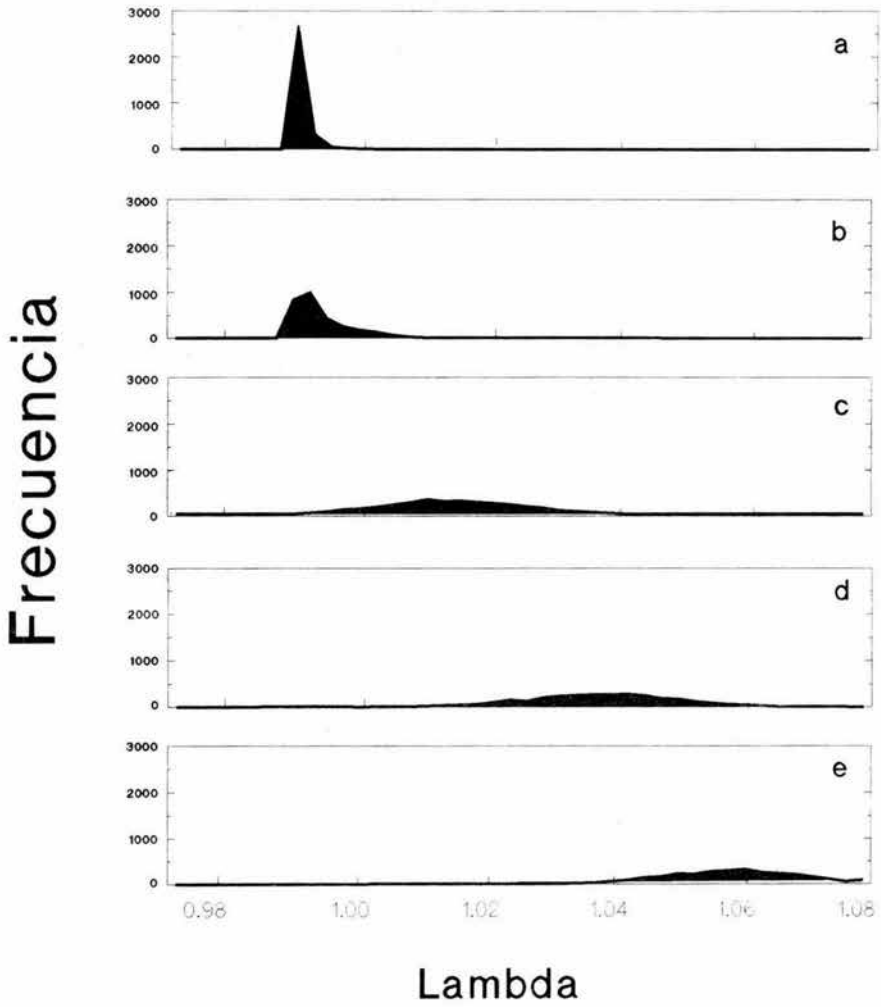


Figura 5.4. Distribución de frecuencias de las tasas de crecimiento estimadas (λ) en escenarios ambientales con diferente probabilidad de ocurrencia de años con una probabilidad superior al promedio de la zona. (a)=0.05, (b)=0.10, (c)=0.20, (d)=0.30 y (e)=0.40

redujo a 76.3% siguiendo la tendencia a disminuir su proporción en la medida que aumenta la probabilidad de ocurrencia de años "húmedos". Por ejemplo con una probabilidad de ocurrencia de 0.40 la frecuencia de $\lambda < 1.00$ fue ya del cero porciento (Fig. 5.4). Es notorio también en esta misma figura que la dispersión de los valores de λ también aumenta en la medida en que se incrementa la probabilidad de ocurrencia de años húmedos.

En la simulación utilizando los cuatro tipos de ambientes, la tasa de crecimiento promedio (3000 réplicas) fue también mayor a 1.0 (λ=1.012), y la frecuencia de $\lambda < 1.0$ fue de 27.4%. En la simulación con una sequía de 5 años (Fig. 5.5), la tasa de crecimiento promedio disminuyó a 1.001 y se incrementó la frecuencia de eventos con $\lambda < 1.00$ al 50.73%. Con sequías de 10 años, la tasa promedio de crecimiento estimada de los arbustos ya fue menor a 1.0 (λ=0.993) con una frecuencia de ocurrencia de λ menor a uno del 72.0% (Fig. 5.6). El tiempo promedio estimado para que los arbustos disminuyan en un 50% su tamaño, en el caso de la simulación sin sequía fue de 32.25 años, con una probabilidad de ocurrencia de 0.46. Si ocurren sequías, la frecuencia de disminución de la copa en un 50% aumentó a 61.43% con sequías de cinco años de duración y llega hasta 81.6% con sequías de 10 años. Estos resultados contrastan marcadamente con la distribución de lambdas encontradas para los arbustos no asociados (Fig. 5.6). Las tasas de crecimiento estimadas para los arbustos no asociados fueron siempre superiores a 1.00, incluso cuando se simuló una sequía de 5 o 10 años. Aunque el efecto de la sequía también, al igual que para los arbustos asociados, provoco que la distribución de las lambdas estimadas se desplazara hacia valores más pequeños.

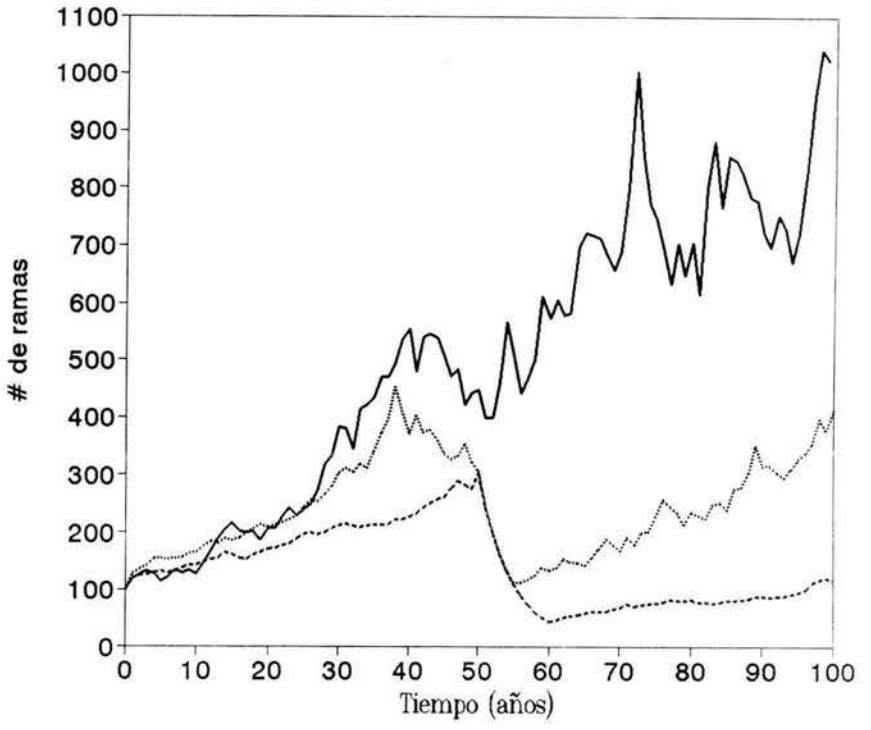


Figura 5.5. Simulación del crecimiento de las copas de los arbustos de *Mimosa luisana* asociados a cactos columnares grandes en un ambiente estocástico. En un ambiente testigo (——), con una sequía intermedia de 5 años (....) y con una sequía intermedia de 10 años (---). *n*=50 réplicas.

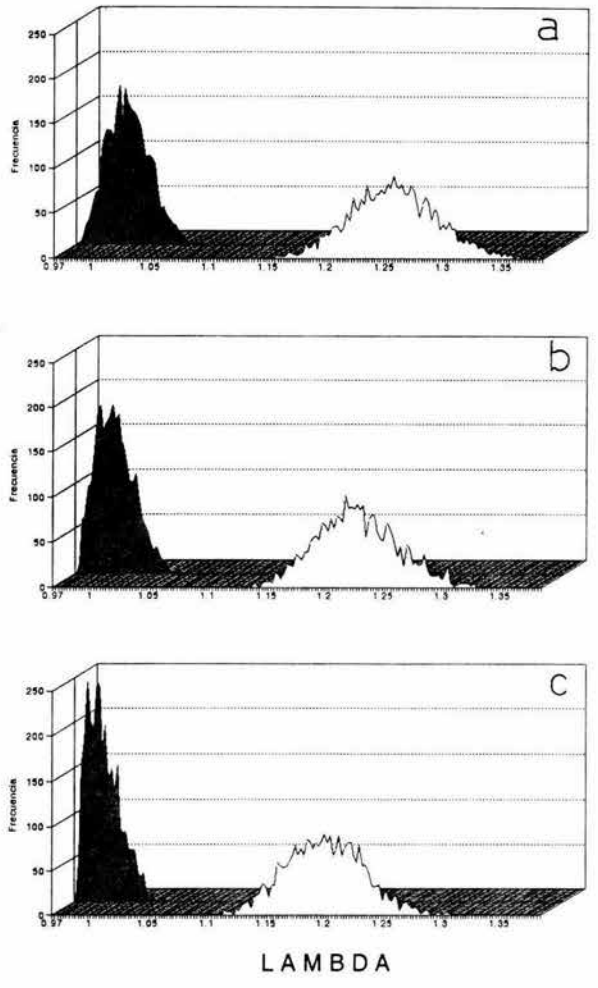


Figura 5.6. Distribución de frecuencias de las tasas de crecimiento estimadas (λ) para arbustos de *Mimosa luisana* asociados a cactos columnares grandes en un ambiente estocástico, bajo diferentes escenarios ambientales. Los datos corresponden a 3000 simulaciónes de 100 años cada una. Las curvas en negro corresponden a arbustos asociados y las blancas a arbustos no asociados. a=condiciones promedio, b=con una sequía de 5 años y c=con una sequía de 10 años.

Un aspecto importante que se ve claramente en ésta figura es que no existió sobreposición en la distribución de las lambdas estimadas para los arbustos asociados y no asociados bajo ninguna de las circunstancias simuladas.

Discusión

Después de revisar las evidencias acerca de la existencia e importancia de la competencia en zonas áridas, Fowler (1986) concluyó que la competencia ocurre, pero que su frecuencia e importancia puede variar. Para los arbustos de *Mimosa luisana*, los cactos columnares grandes que crecen junto a ellos afectan el crecimiento de sus copas en forma negativa y permanente. Las tasas de crecimiento estimadas para las copas de los arbustos asociados fueron siempre menores a las correspondientes para los arbustos no asociados. Sin embargo, la importancia de este efecto negativo fue cualitativamente diferente, en el año relativamente seco de 1990-1991 (año en que la precipitación total anual fue menor al promedio) cuando fue suficiente para producir una tasa negativa de crecimiento (λ=0.933), mientras que en el año siguiente (relativamente húmedo) el efecto, aunque también negativo, no fue suficiente como para inducir una tasa negativa de crecimiento de los arbustos (λ=1.137). Los resultados para el primer año de estudio apoyarían la hipótesis de reemplazamiento propuesta para este sistema (Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*), pero los resultados del segundo año la contradecirían. El hecho de que la competencia se manifieste solamente (o mayormente) en condiciones de baja disponibilidad de recursos fue también reportado para *Larrea tridentata* y *Ambrosia dumosa* en el desierto Sonorense (Fonteyn & Mahall 1981).

El efecto negativo del cacto no sólo se manifestaría en la tasa de crecimiento del arbusto sino, incluso, en su arquitectura. En los arbustos asociados, el vector estable de clases de tamaño de ramas contiene una mayor proporción de ramas de las categorías más pequeñas, mismas que en el año seco experimentan una alta probabilidad de muerte y una escasa probabilidad de producir nuevas ramas. Esto implica que en años secos morirían muchas de ellas quedando preferentemente las ramas grandes, lo que conferiría a los arbustos una copa más abierta la cual, a su vez, propiciaría una mayor presión de desecación (Yeaton & Romero-Manzanares 1986). Por el contrario, en los arbustos no asociados el vector estable tiene bien representadas a todas las categorías de ramas lo que resultaría en una copa de estructura más compacta (Fig. 5.7).

Mimosa luisana, al parecer sigue una estrategia clara en cuanto al reparto de sus recursos: cuando las condiciones son favorables para su desarrollo (*i.e.* en años "húmedos", con riego, y sin cactos vecinos), la producción de nuevas ramas tiene un papel importante en el crecimiento. En cambio, en años secos o cuando está asociado a cactos columnares la sobrevivencia de las ramas es la que determina de manera más importante la tasa de crecimiento de la copa.

La hipótesis del reemplazamiento de la planta nodriza por su huésped ha sido propuesta en varias ocasiones, con base en evidencias indirectas tales como la alta proporción de área basal muerta, la disminución aparente del "vigor" de las plantas y los patrones de asociación (Yeaton 1978, McAuliffe 1984, 1988, Yeaton & Romero-Manzanares 1986, Valiente-Banuet *et al* 1991*b*). Los datos registrados para el crecimiento de los arbustos nodriza *Mimosa*

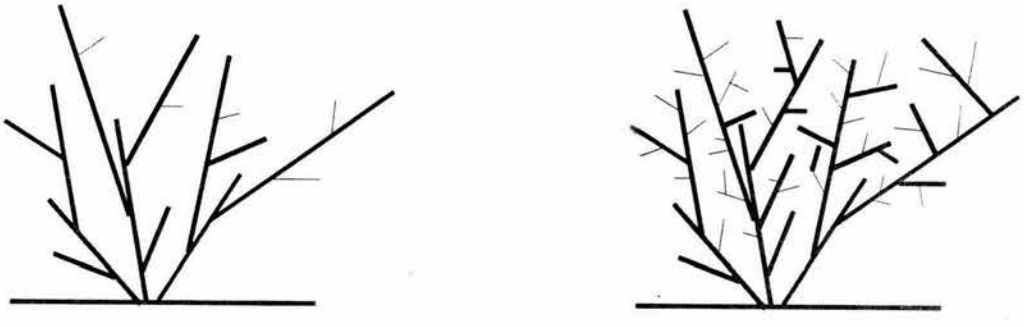


Figura 5.7. Esquema de la apariencia de las copas de arbustos asociados a cactos columnares (a) y arbustos creciendo aislados. Nótese la falta de ramas de tamaños pequeños en el caso de arbustos asociados.

luisana no parecen apoyar la ocurrencia de este fenómeno en el sitio de estudio. Si bien es cierto que el efecto del cacto puede llegar a producir tasas de crecimiento negativas en los arbustos (*i.e.* $\lambda<1.0$), en condiciones menos desfavorables el efecto negativo del cacto no es tan intenso y el arbusto puede llegar a recuperarse y tener un crecimiento positivo. De hecho, de acuerdo al patrón de lluvias registrados en los últimos 20 años, los arbustos asociados tendrían, en promedio, un crecimiento ligeramente positivo ($\lambda=1.021$), por lo que no es esperable que se manifieste el fenómeno de reemplazamiento del arbusto por el cacto. Sin embargo, es evidente que aunque el efecto del cacto puede no causar una tasa de crecimiento negativa los arbustos asociados crecen mucho menos rápido que los no asociados.

Los resultados obtenidos de las simulaciones en ambientes estocásticos muestran también que los arbustos asociados tienen una tasa promedio de crecimiento positiva ($\lambda>1.0$), con una probabilidad de reemplazo ($\lambda<1.0$) del 27% y un tiempo promedio de alrededor de 30 años para que ocurra este reemplazo. Este panorama poco claro de reemplazo cambia drásticamente cuando se incluye en la simulación un período de sequía. Con sequías de cinco años de duración, la probabilidad de ocurrencia de arbustos que disminuyen en un 50% su tamaño aumenta a 0.61 y con sequías de 10 años a 0.82. Esto indica que la ocurrencia de sequías prolongadas aumentaría considerablemente la probabilidad de observar el reemplazamiento. Goldberg y Turner (1986), en un estudio de la abundancia de varias especies en el desierto de Arizona, encontraron que las principales fluctuaciones se podían explicar por eventos a escala "macro" tales como períodos de alta precipitación que favorecen el reclutamiento

y períodos prolongados de sequía que abaten la población de varias de las especies. Para el sistema *Mimosa-Neobuxbaumia*, estos eventos "macro" tienen el efecto de acentuar la importancia de la competencia del cacto con la nodriza y acentuar la disminución de la población del arbusto por reemplazamiento. Esto indica que los eventos "macro" pueden amplificar la importancia de la competencia mediante un efecto sinérgico entre la importancia de los factores bióticos y la ocurrencia de estos eventos.

Un aspecto importante que queda aún por explorar son las consecuencias demográficas que tiene para la población de *M. luisana* su asociación con *N. tetetzo*. En el capítulo III y IV se documentó que esta asociación produce una disminución tanto del crecimiento como de la fecundidad en los arbustos. Este efecto fue más marcado en los arbustos grandes que son, en condiciones de no asociación, los que presentan la mayor producción de semillas. Entonces, el cacto puede tener un doble efecto sobre la demografía del arbusto. Por una parte su efecto negativo puede ser tan intenso como para inducir un crecimiento negativo de los arbustos y, eventualmente, su muerte (*i.e.* disminuye su probabilidad de sobrevivencia), pero además la presencia del cacto disminuye su fecundidad. El investigar si el efecto de *N. tetetzo* sobre la población de *M. luisana* es suficiente como para inducir una tasa de crecimiento negativa o bien, si la población de arbustos mantiene un crecimiento positivo, a pesar de la presencia de cactos está aún por determinarse. El conocer lo anterior contribuirá a evaluar el efecto neto de esta relación competitiva sobre la población del arbusto.

Existe una polémica aún no resuelta, acerca de cuándo es más importante la competencia, si en condiciones de alta o baja disponibilidad de recursos (ver Grace 1990,1991, Grubb 1992 para detalles). Con respecto al crecimiento neto, los arbustos resintieron más los efectos del cacto en condiciones de menor disponibilidad de recursos (ver también capítulo anterior). Como es evidente en este sistema la competencia ocurrió de manera permanente aunque varió en intensidad. En condiciones "particulares" (*e.g.* sequías), el efecto negativo dado por la competencia es aún más importante (*i.e.* se sinergiza con el ambiente) y la probabilidad de reemplazamiento del arbusto se incrementa así como también la probabilidad de mostrar un patrón claro.

La simulación de la dinámica sucesional no es un proceso sencillo, aunque sí interesante (Flores-Martínez 1988). Los métodos que más se han empleado para simular la dinámica son aquellos que utilizan cadenas de Markov (Horn 1975, Hulst 1979, Austin 1980, Usher 1981, Gibson *et al.* 1983, McAuliffe 1988) y los modelos de análisis de sistemas (Shugart y West 1977, Doyle 1981, Shugart 1984). En particular para examinar la dinámica de las poblaciones en ambientes áridos se han empleado los modelos markovianos (McAuliffe 1988, Vega 1992) con los que se trata de predecir los cambios en la vegetación a lo largo de períodos largos y con resultados más o menos coherentes. Sin embargo, estos modelos suponen que las probabilidades de transición de un estado a otro son constantes en el tiempo, hecho que rara vez ocurre en estos ambientes. Chesson (1986), Yodzis (1986) y Silander y Pacala (1990) han mostrado que el incluir procesos aleatorios (variabilidad

temporal y/o espacial) en los procesos de crecimiento poblacional e interacciones entre especies puede conducir a resultados diferentes y abogan por considerar con más detalle este asunto.

Los modelos estocásticos parecen ser por su construcción más adecuados para este tipo de ambientes, aunque desafortunadamente se encuentran aún poco desarrollados y, sobre todo, poco probada su eficiencia en situaciones reales (Caswell 1989, Åberg 1992) . Sin embargo, a pesar de que los resultados son poco concretos, las opciones de interpretación que ofrecen son numerosas y prometedoras como para estimular su uso y estudio.

Consideraciones finales

> "The *raison d' etre* for a science of ecology is presumably the development of an understanding of the working of nature that would enable us to predict its behavior and to manage and control (conserve or change) it to our liking"
>
> *Harper 1987*

¿Cuáles son los factores que determinan la dinámica y estructura de las comunidades de plantas de zonas áridas? ¿Qué es lo que sabemos al respecto?. Paradójicamente, a medida que se avanza en el conocimiento de los procesos y factores que determinan la estructura y dinámica de las comunidades de plantas de zonas áridas surgen más aspectos que son necesarios conocer para entenderlas de manera adecuada.

En estos comentarios generales plantearé dos aspectos: El primero es resumir, de manera general, lo que se sabe acerca de la dinámica de reemplazamiento que se ha documentado como importante para estas comunidades (Yeaton 1978, Vandermeer 1980, McAuliffe 1984, 1988, Yeaton y Romero-Manzanares 1986, Valiente-Banuet 1991) enfatizando aquellos aspectos que, considero, faltan por documentar. En segundo lugar, abogaré a favor de invertir los esfuerzos de investigación en obtener la información necesaria para elaborar un modelo adecuado y útil para simular la dinámica de estas comunidades.

La dinámica de reemplazamiento consta de dos procesos principales: un proceso de facilitación por parte de unas especies para el establecimiento de otras, - fenómeno conocido como nodricismo - y una interacción competitiva entre el huésped y la nodriza que probablemente puede llegar a ser tan intensa que termina por eliminar a la planta nodriza.

El fenómeno del nodricismo y su importancia ha sido documentado ampliamente por Valiente-Banuet (1991). De esta revisión es claro que la presencia de plantas nodriza es indispensable para el establecimiento exitoso de numerosas especies y que este fenómeno se presenta en una amplia variedad de ambientes en el mundo. Si bien efectos tales como la reducción en la insolación, en la temperatura, en la presión de desecación y en el riesgo de depredación, así como el incremento en los nutrimientos del suelo o la humedad (García-Moya y McKell 1970, McAuliffe 1984, Jaksic y Fuentes 1980, Belsky *et al.* 1989, Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet *et al.* 1991*a*) pueden explicar las diferencias observadas entre la sobrevivencia de plántulas creciendo bajo la copa y aquellas que se establecen por fuera, la explicación no es completa ya que, aún si se les protege experimentalmente de la radiación y depredación, la mortalidad de plántulas es muy alta (Steenbergh y Lowe 1977, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Esto indica que deben existir otros factores - aún no explorados - que son numéricamente más importantes que los ya mencionados en la sobrevivencia de las plántulas.

En los estudios sobre nodricismo la planta nodriza se ha considerado básicamente como una "estructura" que provee de condiciones adecuadas para que se dé el establecimiento bajo su copa. Sin embargo, si la demografía de varias especies está ligada a la presencia de los sitios producidos por las nodrizas, es claro que es necesario estudiar con más detalle la formación, creación y desaparición de estos sitios, *i.e.* debe también considerarse la demografía de las plantas nodriza como un aspecto importante.

La escasa información disponible acerca de los patrones de sobrevivencia y establecimiento de las especies nodriza (Smith y Goodman 1987 y capítulo II de esta tesis), ha sido obtenida, en general, mediante observaciones tan breves (un año en el mejor de los casos) que, en un ambiente tan variable como son los desiertos, puede ser poco confiable el suponer su constancia en el tiempo (Fowler 1987). Desde esta perspectiva resultan indispensables estudios más detallados de la demografía de las especies nodriza, de sus requerimientos de germinación, de sus patrones de establecimiento (continua o en pulsos), de sus tasas de crecimiento, etc. ya que de sus patrones de establecimiento y sobrevivencia dependerá la formación de los sitios donde se establecerán otras especies. En la medida en que se conozca cómo se forman estos sitios propicios para el establecimiento de otras especies se avanzará en el entendimiento de la dinámica de estas comunidades.

Las especies que se establecen bajo la copa de plantas nodriza pueden ser de dos grandes tipos: 1) Especies de vida corta y/o tamaño pequeño comparado con el arbusto nodriza y 2) especies de tamaño y/o longevidad comparable o ,incluso mayor, que el arbusto nodriza. Para el primer caso es poco probable que estas plantas puedan producir un efecto negativo sobre el arbusto nodriza en las densidades en que se encuentran en el campo. Aunque existe la posibilidad de competencia asimétrica (Eissentat y Caldwell 1988, Belsky *et al*. 1989, Stuart-Hill y Tainton 1989), la relación parece ser, más bien, análoga al comensalismo.

Para el caso de especies de tamaño y longevidad comparable, la situación es diferente ya que la planta huésped es potencialmente un fuerte competidor de la nodriza. En este caso los efectos mutuos dependerán del tamaño relativo que tengan los individuos involucrados (McAuliffe 1984 y capítulo III de esta tesis), de sus habilidades competitivas, tanto en su capacidad de adquirir recursos como en su tolerancia a desarrollarse aún en condiciones no favorables, y de la misma disponibilidad de recursos en el ambiente.

La fase posterior al establecimiento, (*i.e.* una vez que la planta huésped pasa la etapa crítica de plántula) ha sido poco explorada. Se tiene poca información sobre el momento en el cual comienzan los efectos negativos sobre el huésped, ni de los costos (en términos de competencia por recursos del suelo y reducción en la radiación por la copa del arbusto) que las plantas huésped experimentan por permanecer bajo la copa del arbustos. Los trabajos

que han intentado aproximarse más finamente a este problema han sido mediante simulaciones (Franco y Nobel 1988, 1989).

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán existen varias especies de arbustos que funcionan como plantas nodriza. El cómo varían éstas en su grado de eficiencia como nodriza (en términos de proporcionar el microambiente más adecuado para el establecimiento de plántulas bajo su copa), cómo se ven afectadas por las plantas huésped, cuáles son las diferencias en la naturaleza de la interacción con diferentes nodrizas (la posible existencia de reemplazamiento) y cómo estas diferencias se expresan en la dinámica de la comunidad, son aspectos importantes que aún están por explorarse en mayor detalle.

En los casos en que se ha sugerido el proceso de reemplazamiento (no atribuible simplemente a diferencias en longevidad de los interactuantes) se supone que la especie huésped es "mejor" competidor que la nodriza, ya que reemplaza a su nodriza. Sin embargo, el número de casos en que se ha documentado este fenómeno, es insuficiente para asegurar que este proceso sea predominante en comunidades de zonas áridas. Es necesario documentar cuántas especies, en estos ambientes, transcurren toda su vida "reprimidas" por la nodriza (*i.e.* creciendo a una tasa más baja que la que crecerían si estuvieran solas) y sin llegar a eliminarla e, incluso, cuántas especies de huéspedes terminan por ser eliminadas por la nodriza para verificar, realmente, la frecuencia de este proceso en la comunidad. En el Desierto Sonorense Vandermeer (1980) y McAuliffe (1984) encontraron

evidencia de que el saguaro (*Carnegiea gigantea*) afecta y "elimina" a su planta nodriza, el palo verde (*Cercidium microphyllum*). Sin embargo, en la zona de Zapotitlán de las Salinas en el Estado de Puebla (lugar donde se realizó este trabajo), también existe una especie de palo verde que alberga bajo su copa individuos de otra cactácea columnar (*Neobuxbaumia tetetzo*) y no presenta señales visibles de daño (observación personal). Arriaga *et al.* (1993), encontraron en un bosque tropical seco en Baja California que varias especies de cactáceas presentaban patrones de asociación con arbustos, pero no encontraron evidencia de que las especies huésped reemplazaran a su nodriza.

El efecto del cacto *N. tetetzo* sobre su planta nodriza *M. luisana* no es una función sencilla. Los resultados obtenidos en este estudio muestran que el crecimiento de los arbustos depende tanto de su tamaño como del tamaño del cacto al cual está asociado. De esta manera, el crecimiento del arbusto se podría visulalizar mejor como una superficie como la mostrada en la figura 6.1, donde el crecimiento, evaluado por ejemplo como la producción de biomasa o módulos, depende de su tamaño y del tamaño del cacto en una forma no lineal. Además, es de esperarse que el efecto del cacto sobre el arbusto varíe en importancia y magnitud a través del tiempo, a medida que se desarrollan ambos. Cabe aclarar que en esta superficie de respuesta no están representados los efectos en la disminución de la tasa de crecimiento debidos a la senectud del arbusto, y además solo considera la producción (*i.e.* no considera pérdida de biomasa de ningún tipo), razón por la cual los valores

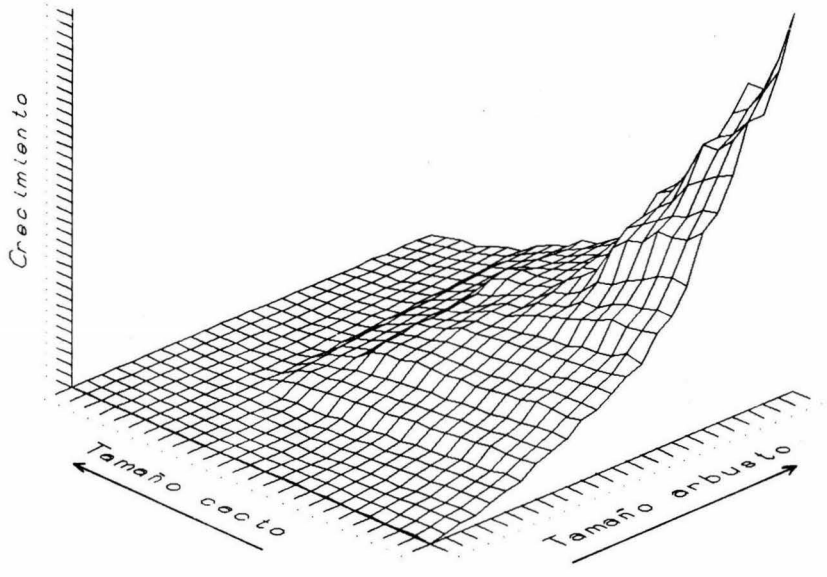


Figura 6.1. Supericie hipotética de respuesta del crecimiento de arbustos de *Mimosa luisana* en función de su tamaño y del tamaño del cacto con el que se encuentra asociado.

nunca son negativos.

Sin embargo, esta superficie no es única, ya que la forma particular de ella dependerá de la cantidad de recursos disponibles para el arbusto. En condiciones de alta disponibilidad de agua, el efecto negativo del cacto no se manifestó tan intensamente como en condiciones de baja disponibilidad de recursos (capítulo IV). Así entonces, la respuesta del crecimiento de *M. luisana* estará representada por una familia de superficies (de formas diferentes) que estarán en función de la disponibilidad de recursos. Para *M. luisana* la superficie de respuesta para un año seco tendría una pendiente negativa muy pronunciada en la dirección del tamaño del cacto, mientras que a medida que las condiciones son menos desfavorables (menos secas), la pendiente será menor (Figura 6.2). El destino de *M. luisana* se puede visualizar como una trayectoria que se desplaza de una superficie a otra en función de la cantidad de recursos que tenga disponibles a través de los años.

En este trabajo se documentó la existencia de un efecto negativo y temporalmente consistente del cacto sobre el arbusto. Sin embargo, la intensidad del efecto resultó estar en función de la cantidad de recursos disponibles para el arbusto. Bajo condiciones de baja disponibilidad de recursos el efecto del cacto fue suficientemente intenso como para provocar que las copas de los arbustos tuviesen un crecimiento negativo pero, en condiciones de mayor disponibilidad de recursos, el efecto - aunque aún negativo - no impidió que el arbusto tuviera en promedio un crecimiento positivo. Dados estos resultados, resulta importante el

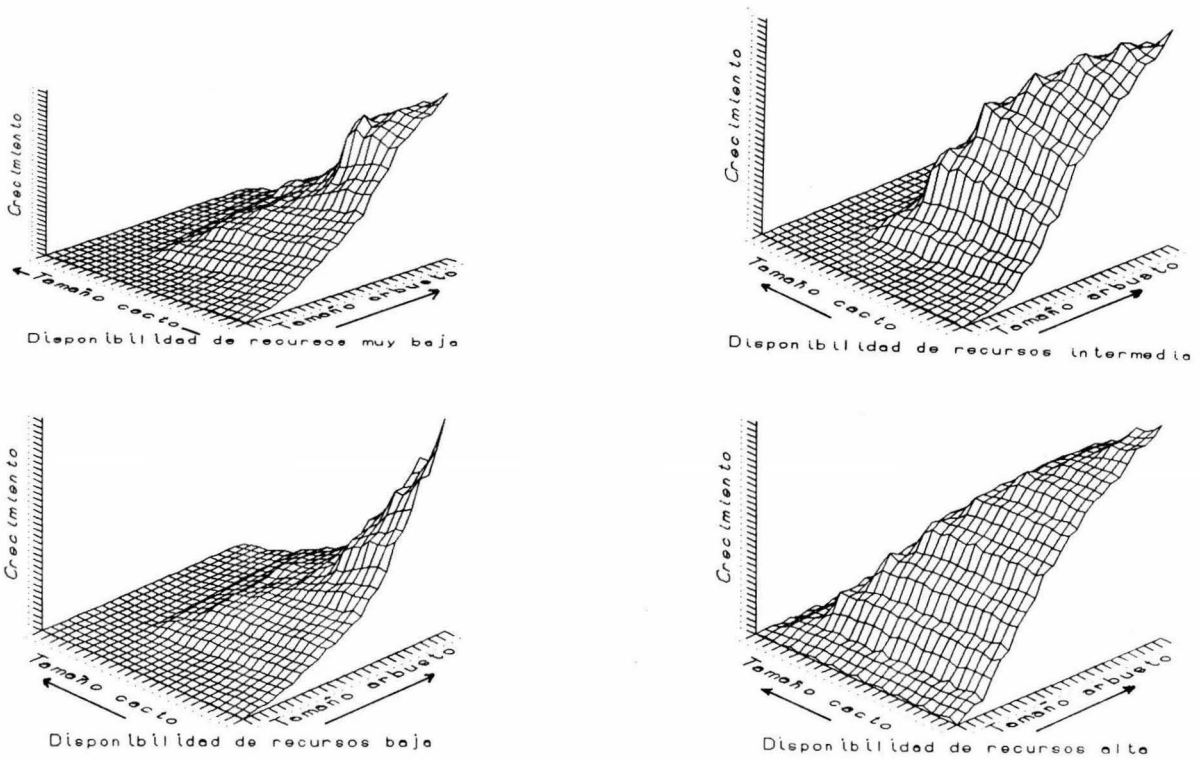


Figura 6.2. Superficies hipotéticas del crecimiento de arbustos de *Mimosa luisana* en función de su tamaño y del tamaño del cacto con el que se encuentra asociado bajo 4 diferentes condiciones de disponibilidad de recursos.

reconsiderar cuidadosamente la generalidad del fenómeno de reemplazamiento. Las evidencias con base en las cuales se sugirió este fenómeno [la disminución del vigor (Yeaton y Romero-Manzanares 1986), mayor proporción de área basal muerta (Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*), o una mayor frecuencia de individuos muertos asociados a plantas huésped (Vandermeer 1980)], sí indican que existe un efecto negativo (como se encontró para *M. luisana*) pero no necesariamente implican que este efecto conduce al reemplazamiento (aunque como lo señaló Vandermeer (1980), pueden interpretarse también en ese contexto).

Posiblemente la combinación del efecto negativo del cacto con condiciones de baja disponibilidad de recursos - producidos tanto por patrones generales de precipitación como dados por la misma heterogeneidad espacial - sí pueden conducir, eventualmente, a la muerte del arbusto con el consiguiente reemplazo. Sin embargo, si las condiciones ambientales son más favorables para el arbusto, el reemplazamiento puede no ocurrir.

Hacia un modelo de la dinámica de las comunidades en zonas áridas

> "Existe una analogía entre el estudio de los fenómenos ecológicos y el estudio de los relojes. Nosotros podemos ser capaces de clasificar o describir de alguna forma los elementos que componen el reloj, incluso podemos inferir o conocer su función, pero la verdadera prueba de que conocemos lo suficiente del reloj es cuando somos capaces de repararlo"
>
> Harper 1987

En los últimos años se ha generado información importante que permite entender cada vez mejor los factores y procesos que operan en la comunidad de plantas del Valle de Tehuacán. Se tiene información acerca de los patrones de asociación de especies y de la importancia y frecuencia del fenómeno de nodricismo (Valiente-Banuet *et al.* 1991*a*, Valiente-Banuet 1991), de los patrones de sobrevivencia tanto de especies huésped como nodriza (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, capítulo II de esta tesis y Flores no publicado), de los efectos competitivos entre plantas nodriza y huésped (capítulo III-V, Valiente-Banuet *et al.* 1991*b*), de efectos densodependientes (Díaz 1991), de algunos aspectos demográficos, de crecimiento y fenológicos de algunas especies (Guevara 1991, Arizaga no publicado y Nuñez no publicado) e, incluso, de factores no biológicos como aspectos microclimáticos (Peters 1993) y patrones generales de precipitación (Valiente 1991). Sin embargo, esta información no se ha conjuntado en un modelo que permita describir la dinámica de la comunidad aunque se han hecho intentos para lograrlo (Vega 1992).

Para terminar, discutiré acerca de cuál es el tipo de modelo que considero más adecuado para simular la dinámica de esta comunidad y de la información que sería necesario obtener para su elaboración.

Existen, en general, dos métodos que se han utilizado para simular la dinámica de las comunidades: los métodos que utilizan cadenas de Markov y los métodos que se basan en el análisis de sistemas.

La naturaleza "discreta" de la vegetación de zonas áridas (Valiente-Banuet 1991), su relativa sencillez en cuanto a composición florística, la supuesta dinámica de reemplazamiento de individuos de una especie por los de otra, la naturaleza aparentemente aleatoria de varios de sus procesos (establecimiento, dispersión, etc.) y la sencillez en su elaboración del modelo y su facilidad para la simulación, han propiciado el uso de cadenas markovianas para simular la dinámica de estas comunidades. Las cadenas markovianas proveen un modelo estocástico en el que el estado futuro del sistema es dependiente únicamente del estado que le precede. Para este paso existe un conjunto de probabilidades p_i de que ocurra cada transición, el cual es factible de conocer y estimar (Hulst 1979, McAuliffe 1988).

Estos modelos, cuyo uso ha sido básicamente en sistemas forestales (Anderson 1966, Waggoner y Stephens 1970, Horn 1975, Bellefleur 1981), para describir procesos iniciales de sucesión secundaria (Hobbs 1983, Gimmingham *et al*. 1981, Lippe *et al*. 1985) y más recientemente para modelar la dinámica de claros en sistemas

tropicales, - acoplando a esta dinámica información demográfica de algunas especies - (Alvarez-Buylla y García-Barrios 1992) presentan algunos problemas importantes que los hacen poco adecuados para su uso en comunidades de zonas áridas. Por un lado suponen que las probabilidades de transición de un estado a otro del sistema son constantes en el tiempo. Sin embargo, se ha encontrado que esta condición rara vez ocurre (Usher 1981) y, en las zonas áridas, caracterizadas por su alta variabilidad temporal, es aún menos probable que esta constancia se mantenga. Aunado a lo anterior, la sensibilidad de las probabilidades de transición sobre el vector de proporciones estables ha sido poco estudiado. Esto ocasiona que no sea posible predecir el efecto que puedan tener las variaciones en las probabilidades de transición - ocasionadas por errores de muestreo o por variaciones temporales - en el resultado final del sistema, aunque se han hecho intentos en este sentido (Scanlan y Archer 1991).

Además, estos modelos son "fenomenológicos", ya que no incluyen explícitamente los mecanismos involucrados, son rígidos en su construcción, no permiten la incorporación de factores externos ni factores históricos y resulta difícil de englobar en un solo valor (p_i) la historia y las características biológicas de las especies involucradas (Flores-Martínez 1988), lo que los hace poco adecuados para retroalimentar la información sobre el sistema.

Los modelos basados en el análisis de sistemas son, en contraste, bastante más complicados y laboriosos para su

elaboración. Sin embargo tienen una construcción lógica y flexible que permite integrar en el modelo a los factores que se consideren importantes en esta dinámica (Shugart 1984). Un aspecto que cabe recalcar es que el realismo y la utilidad que estos modelos puedan tener estarán en función del conocimiento que se tenga tanto de los elementos que constituyen el sistema, de los factores que lo afectan y de la forma en que estos factores actúan.

Una ventaja importante de estos modelos es que, debido a que cada uno de los factores que componen el sistema está compartimentalizado, es fácil manipularlos para explorar el comportamiento del sistema bajo diferentes situaciones e, incluso, ponderar la importancia de cada factor en la dinámica de la comunidad. Esta versatilidad permite la retroalimentación de información del modelo. Sin embargo, presentan la desventaja de que es difícil hacer generalizaciones teóricas a partir de los resultados que se obtienen.

Una manera gráfica de conceptualizar estos modelos se muestra en la figura (6.3). El conocimiento de funciones (empíricas o hipotéticas) de los aspectos más relevantes del sistema como los atributos biológicos de las especies (dispersión, requerimientos de germinación, sobrevivencia, crecimiento, etc.), de las relaciones entre las especies (competencia, nodricismo, alelopatía, etc) y, el cómo estas características se ven afectadas por factores externos son el requisito indispensable y la base en la que descansan estos modelos.

Este tipo de modelos se han empleado para simular la dinámica

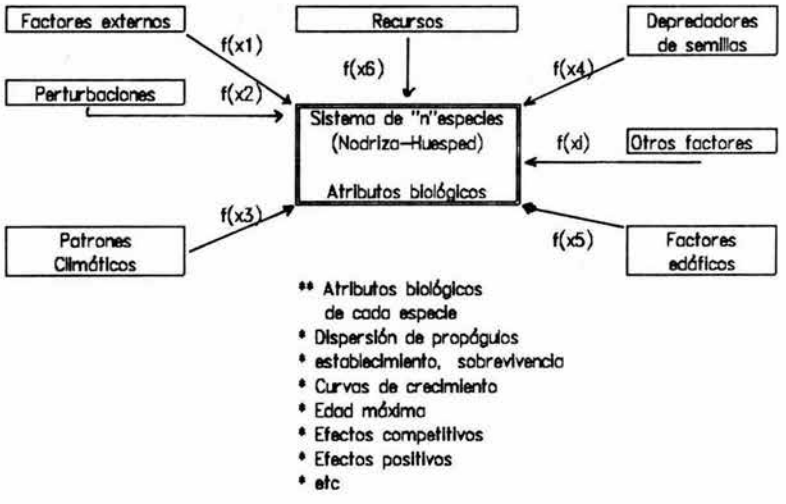


Figura 6.3. Diagrama conceptual del sistema biológico de una zona árida Las f(x) corresponden a funciónes que relacionan el factor indicado con el comportamiento de las poblaciones del sistema.

de sistemas forestales templados y tropicales (Shugart y West 1977, Mielke *et al.* 1978, Doyle 1981) y para explorar el efecto que perturbaciones externas como los huracanes (Doyle 1981), plagas (Shugart y West 1977), exclusión de especies (Botkin 1981) y cambios climáticos (Solomon *et al.* 1981) tienen sobre la composición y dinámica de estos bosques.

Una propuesta que considero útil para explorar es un modelo que se base en el principio lógico del análisis de sistemas (*i.e.* tener funciones que describan las características generales del sistema y cómo éstas se ven afectadas por factores externos), pero considerando la distribución espacial de los organismos para incluir los efectos de vecindad. Este modelo sería una combinación de análisis de sistemas con una aproximación similar a la de autómatas celulares.

La manera conceptual de describir este modelo sería (suponiendo el caso de la relación *Mimosa-Neobuxbaumia*):

* Una cuadrícula que representaría la superficie *real* donde se establecen los individuos (arbustos y cactos), en la que se conozca con exactitud la ubicación de cada planta. (Fig. 6.3)

* Tener funciones que describan el crecimiento de las plantas, en función de su tamaño, la presencia de vecinos, la disponibilidad de recursos y las condiciones ambientales (*e.g.* funciones semejantes a las descritas en esta tesis para el arbusto).

*Información general de las factores bióticos y abióticos que tienen influencia en el sistema.

Esto es, se requeriría información de:

a) Patrones de dispersión de los propágulos de las especies involucradas.

b) Requerimientos para la germinación de las especies a considerar (humedad, tipo de suelo, escarificación, etc.)

c) Patrones de sobrevivencia: Tasas de mortalidad, factores de mortandad de plántulas (herbívoros, desecación, etc.)

d) Curvas de crecimiento: En condiciones óptimas y bajo algún tipo de estrés ya sea por competencia intra o interespecífica o por variaciones en la disponibilidad de recursos.

e) Efectos competitivos: Mecanismo de competencia y efecto cuantitativo.

f) Edad máxima y probabilidad de muerte en función de la edad y/o tamaño.

g) Patrones climáticos y su influencia sobre el crecimiento de las especies y la intensidad de las interacciones bióticas.

De estos aspectos existe, en algunos casos, la información suficiente para su incorporación directa al modelo en forma de una función matemática y en otros casos se cuenta con una aproximación cualitativa de su comportamiento. Sin embargo, desafortunadamente aún existe un vacío en la información como para elaborar el modelo de este tipo a corto plazo. Sin embargo es importante encaminar esfuerzos para completar la información requerida, ya que de esta forma, construyendo el modelo y explorando los resultados obtenidos de él, sabremos si el conocimiento actual que tenemos es suficiente para reconstruir el comportamiento de esta comunidad.

BIBLIOGRAFIA

Aarssen, L.M. & G.A. Epp. (1990). Neighbour manipulations in natural vegetation: a review, *Journal of Vegetation Science* **1:** 13-30

Åberg, P. (1992). Size-based demography of the seaweed *Ascophyllum nodosum* in stochastic environments, *Ecology* **73(4):** 1488-1501

Aguiar, M.R., A. Soriano & O.E. Sala. (1992). Competition and facilitation in the recruitment of seedling in Pattagonian Steppe, *Functional Ecology* **6**:66-70

Alvarez-Buylla, E. & R. García-Barrios. (1991). Seed and forest dynamics: A theoretical framework and an example from the neotropics. *American Naturalist* 137:133-154

Anderson, M.C. (1966). Ecological grouping of plants, *Nature* **212**:54-56

Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz & J. Cancino (1993). Association between cacti and nurse perennial in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegatation Science* **4**:349-356

Austin, M.P. (1980). An exploratory analysis of Grassland Dynamics: An example of low succession, *Vegetatio* **43**:87-94

Barbour, M.G. (1981). Plant-Plant interactions. *Arid-Land Ecosystems* Vol 2. (Eds. D.W Goodwall & R.A.Perry). Cambridge Univ. Press

Bell, A.D. (1984). Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology. *Perspectives on Plant Population Ecology*. (Eds.

R. Dirzo & J. Sarukhán). pp. 48-65. Sunderland Mass, Sinauer Association Inc.

Bellefleur, P. (1981). Markov models of forest-type secundary succession in Coastal Gritish Columbia, *Can. J. For. Res.* **11**:18-29

Belsky, A.J., R.G. Amundson, J.M. Duxbury, S.J. Riha, A.R. Ali & S.M. Mwonga, (1989), The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenia, *Journal of Applied Ecology* **26**:1005-1024

Bierzychudek, P. (1982). The domography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that change sex, *Ecological monographs* **52**:335-351

Botkin, D.B. (1981). Causality and Succession. *Forest Succession.* (Eds D.C.West, H.H.Shugart & D.B.Botkin). pp.36-55, Springer Verlang, New York.

Briones, V.O. (1992). Competencia en Plantas Desérticas: Inferencias del patrón de distribución y evidencias experimentales de los efectos de la competencia en tres formas de vida del Desierto Chihuahuense, Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico.

Caswell, H. (1989). *Matrix Population Models: construction, analysis and interpretation*, Sinauer Associates Inc. USA 329p

Chesson, P.L. (1986). Environmental Variability and the Coexistence of Species. *Community Ecology.* (Eds. J. Diamond & T.J.Case). pp 240-256. Harper & Row publ. NY.

Cody, M.L. (1986). Structural Niches in Plant Communities. *Community Ecology* (Eds. J .Diamond & T.J. Case). pp 381-405. Harper & Row Publications. NY.

Connell, J.H. (1975). Some Mechanism Producing Structure in Natural Communities: A Model and Evidence from Field

Experiments. *Ecology and Evolution of Communities*, (Eds. M.L Cody & J.L. Diamond). pp 460-490. Harper & Row Publ.

De Kroon, H., A. Plaisier, J. Van Groenendael & H. Caswell. (1986). Elasticity:the relative contribution of demographic parameters to population growth rate, *Ecology* **67**:1427-1431

Díaz, M.P.G. (1991). Efectos dependientes de la densidad en una cactácea columnar (*Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Beckeberg) del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. **DiTommaso, A. & L.W. Aarssen. (1989).** Resource manipulation in natural vegetation:a review, *Vegetatio* **84**:9-29

DiTommaso, A. & L.W. Aarssen. (1991). Effect of nutrient level on competition intensity in the field for three coexisting grass species, *Journal of Vegetation Science* **2**:513-522

Doyle, T.H. (1981). The role of disturbance in the GAP dynamics of a mountain rain forest: An application of a tropical forest succession model. *Forest Succession*. (Eds. D.C. West, H.H. Shugart & D.B. Botkin). pp. 56-73. Springer Verlag.

Dunham, K.M. (1991). Comparative effects of *Acacia albida* and *Kigelia africana* trees on soil characteristics in Zambezi riverine woodlands, *Journal of Tropical Ecology* **7**:215-220

Elheringer, J.R. (1985). Annuals and Perennials of warm deserts. *Physiological Ecology of North Plant Communities*. (Eds. B.F. Chabot & H.A. Money). pp. 162-180. Chapman & Hall.

Evenari, M. (1981). Synthesis. *Arid-Land Ecosystems* Vol 2. (Eds. D.W. Goodwall & R.A.Perry). Cambridge Univ. Press

Evenari, M. (1985). The desert environment. *Hot Deserts and Arid Shrublands. A.* (Eds.M. Evenari, I. Noy-Meir & D.W. Goodall). pp. 1-

22. Elsevier, Amsterdam.

Ezcurra, E. y V. Rodrigues. (1986). Rainfall patterns in the Gran Desierto, Sonora, Mexico, *Journal of Arid Environments*, **10**:13-28

Fitter, A.H. & R.K.M. Hay. (1987). *Environmental Physiology of Plants*, 2ª Ed. Academic Press.

Flores-Martínez, A. (1988). Modelos de Sucesión Ecológica, Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional, México.

Fonteyn, P.J. & B.E. Mahall. (1981). An experimental analysis of structure in a desert plant community, *Journal of Ecology* **89**, 883-896.

Fowler, N. (1986). The role of Competition in Plant Communities in Arid and Semiarid Regions, *Annual Review of Ecology and Systematics*. **17**, 89-110.

Fowler, N. (1987). The effect of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of population and communities. *Colonization, Succession and Stability*. (Eds. J.A.Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards). pp. 249-269. Blackwell Scientific Publ. Oxford

Franco, A.C. & P.S. Nobel. (1988). Interaction between seedling of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* **69**, 1731-1740.

Franco, A.C. & P.S. Nobel. (1989). Effect of the nurse plant on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**, 870-886.

Franco, M. (1986). The influence of neighbours on the growth of modular organism with an example from trees. *The Growth and Form of Modular Organism*. (Eds. J.L. Harper, B.R. Rosen & J. White). pp.209-225. Royal Society. London. College of North Wales.

García, E. (1981). *Modificaciones al Sistema Climático de Köppen*, Instituto de Geografía UNAM, Mexico, 239 pp.

García-Moya, E. & M.C. McKell (1970). Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert wash community, *Ecology* **51**:81-88

Gibson, W.D., T.C. Gudford, C. Hambler & P.H. Sterling, (1983). Transition matrix models and succession after release from grazing on Aldabra Atoll, *Vegetatio* **52**:151-155

Gimmingham, C.H., R.J. Hobbs & A.V. Mallik (1981). Community dynamics in relation to management of heathland vegetation in Scotland. *Vegetatio* **46**:149-155

Goldberg, D.E. (1990). Components of Resource Competition in Plant Communities. *Perspectives on Plant Competition.* (Eds. J.B. Grace & D. Tilman). pp. 27-50. Academic Press

Goldberg, D.E. & R.M.Turner (1986). Vegetation change and plant demography in permanent plots in the Sonoran Desert, *Ecology* **67(3)**:695-712

Grace, J.B. (1990). On the Relationship Between Plant Traits and Competitive Ability. *Perspectives on Plant Competition.* (Eds. J.B. Grace & D. Tilman). pp.51-66. Academic Press

Grace, J.B. (1991). A clarification of the debate between Grime & Tilman, *Functional Ecology* **5**:583-587

Grime, J.P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*, John Wiley & Sons, 222 pp.

Grubb, P.J. (1992). A positive distrut in simplicity -lesson from plant defence and from plant competition among plants and animals-, *Journal of Ecology* **80**:585-610

Guevara, R.M. (1991). Patrones fenológicos de 20 especies de angiospermas del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla: Un

análisis por forma de vida. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México

Harper, J.L. (1977). *Population Biology of Plants*, Academic Press 892p

Harper, J.L. (1981). The concept of population in modular organism. *Theoretical Ecology*. (Ed. R.M. May). pp.53-77. Blackwell Scientific Publ. Oxford

Harper, J.L. (1989). Canopies as populations. *Plant Canopies: Their Form and Function*. (Eds. G. Russell, B. Marshall & P.G. Jarvis). pp. 105-128. Cambridge University Press, Cambridge

Harrington, G.N. & G.G. Johns, (1990). Herbaceous biomass in *Eucalyptus* savanna woodland after removing trees and/or shrubs, *Journal of Applied Ecology* **27**:775-787

Heyde, C.C. & J.E. Cohen, (1985). Confidence intervals for demographics projection based on products of random matrices. *Theoretical Population Biology* **27**:120-153

Hobbs, R.J. (1983). Markov models in the study of post fire succession in heathland vegetation in Scotland, *Vegetatio* **46**:17-30

Horn, H.S. (1975). Markovian Properties of Forest Succession. *Ecology and Evolution of Communities*. (Eds. M.L. Cody & J.L. Diamond). pp. 196-211. Harper & Row Publ.

Hulst, R.V. (1979). On the dynamics of vegetation: Markov chains as models of succession, *Vegetatio* **40**:3-14

Huenneke, L.F. & P.L. Marks. (1987). Stem dynamics of the shrub *Alnus incata* spp. *rugosa*: transition matrix models. *Ecology* **68**, 1234-1242.

Hutto, R.L, J.R. McAuliffe & L. Hogan. (1986). Distributional associates of the saguaro (Carnegia gigantea). *Southwestern*

Naturalist **31**, 469-473.

Inouye, R.S. (1991), Population Biology of Desert Annuals. *The Ecology of Desert Communities*. (Ed. G.A. Polis). pp 27-54, Univ. of Arizona Press, USA

Jaksic, F.M. & E.R. Fuentes. (1980). Why are native herbs in the Chilean Matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing?, *Journal of Ecology*. **68**, 665-669.

Jones, M. (1985). Modular demography and form in silver birch. *Studies on PLant Demography*. (Ed. J. White). Academic Press. Orlando.

Jordan, P.W. & P.S. Nobel, (1981). Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought, *Ecology* **62(4)**: 901-906

Kellman, M. & M. Kading. (1992). Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession, *Journal of Vegetation Science* **3**:679-688

Kemp, P.R. (1983). Phenological pattern of Chihuahuan Desert Plants in relation to the timming of water availibility, *Journal of Ecology*. **71**, 427-436.

Knoop, W.T. & B.H. Walker. (1985). Interaction of woody and herbaceous vegetation in a southern African Savannah, *Journal of Ecology*. **73**:235-253

Koike, F. (1989). Foliage-Crown development and interaction in Quercus gilva and Q.acuta, *Journal of Ecology*. **77**, 92-111.

Lippe, E., J.T.Smith & D.C.Glenn-Lewin (1985). Markov models and succession: a test from heathlands in the northerlands. *Journal of Ecology* **73**:775-791

Maillette, L. (1982). Structural dynamics of silver birch II. a

matrix model of the bud population. *Journal of Applied Ecology* **19**, 219-238.

Maillette, L. (1992). Seasonal model of modular growth in plants. *Journal of Ecology* **80**:123-130

McAuliffe, J. (1984). Sahuaro nurse tree asociations in the Sonora Desert: Competitive effect of sahuaro, *Oecologia* (Berl) **64**, 319-321.

McAuliffe, J. (1986). Herbivore-limited establishment of a Sonora Desert cacti tree, Cercidium microphyllum *Ecology* **67**, 276-280.

McAuliffe, J. (1988). Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities, *American Naturalist* **131**, 459-490.

McCullagh, P. & J.A. Nelder. (1983). *Generalized Linear Models*, Chapman & Hall, London

McGraw, J.B. & J. Antonovics. (1983). Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes. II. A demographic model of growth, branching and fecundity. Journal of Ecology **71**:899-912.

McGraw, J.B. & K. Garbutt. (1990). The analysis of Plant Growth in Ecological and Evolutionary Studies, *TREE* **5(8)**:251-254

McGraw, J.B. & K.Garbutt. (1990). Demographic growth analysis, *Ecology* **71(3)**:1199-2004

McMahon, (1981), Introduction. *Arid-Land Ecosystems* Vol 2, (Eds. D.W. Goodwall & R.A.Perry). Cambridge Univ. Press

McPherson, G.R. & H.A. Wright. (1989). Direct effects of competition on individual juniper plants:A field study, *Journal of Applied Ecology* **26**:979-988

Meyrán, G.J. (1973). Guía botánica de cactáceas y otras suculentas del valle de Tehuacán, *Soc. Mex. Cact. A.C.* Mexico.

Mielke, D.L., H.H. Shugart & D.C. West, (1978). A stand model for

upland forest of southern Arkansas. ORNL/TM-5767, *Oak Ridge National Laboratory*, Oak Ridge, Tennessee

Nobel, P.S. (1988). *Environmental Biology of Agaves & Cacti*, Cambridge Univ. Press. 270p

Noy-Meir, I. (1973). Desert Ecosystem: environment and producers, *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**:25-51

Peters, R.E.M. (1993). Variaciones microclimáticas de un desierto intertropical en el centro de México: Algunas implicaciones sobre la vegetación. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Peto, R. & M.C. Pike (1973). Conservatism of the aproximation $\Sigma(C-E)^2/E$ in the logrank test for survival data or tumor incidence data. *Biometrics* **29**:579-584

Pike, D.A. & J.N. Thompson, (1986). Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* **67(1)**:240-245

Polis, G.A. (1991), Desert Communities:An Overview of Patterns and Processes. *The Ecology of Desert Communities* (Ed. G.A. Polis). pp.1-25. Univ. of Arizona Press

Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*, Ed.Limusa Mex. 431 pp.

Sackville-Hamilton, .N.R., B. Schmid & J.L. Harper. (1987). Life-Story Concepts and the population biology of clonal organism, *Proc. R. Soc. Lond. B.* **232**:35-57

Scanlan, J.C. & S. Archer. (1991). Simulated dynamics of succession in a North American subtropical Prosopis savanna, *Journal of Vegetation Science* **2**:625-634

Shreve, F. (1911). Establishment behavior of the palo verde, *Plant Word* **14**:289-296

Shreve, F. (1917). The establishment of desert perennials, *Journal*

of Ecology **5**:210-216

Shreve, F. (1951). Vegetation of the Sonora Desert, *Carnegie Institute Washington Publications*. **591**, 1-192.

Shugart, H.H. (1984). *A Theory of Forest Dynamics*, Springer Verlag, NY, 278 p

Shugart, H.H. & D.C. West. (1977). Development of an Appalachian Deciduos Forest Succession Model and its Applications to Assesment of the impact of the Chestnut Blight, *Journal of Environmental Managment*, **5**:154-177

Silander, J.A. & S.W. Pacala (1990). The application of plant population dynamics models to understanding plant competition. *Perspectives on Plant Competition* (Eds. J.B. Gràce & D. Tilman). pp. 69-91. Academic Press

Smith, T.M. & P.S. Goodman. (1987). Successional Dynamics in a Acacia nilotica-Eucles divinorum Savannah in Southern Africa, *Journal of Ecology*. **75**, 603-610.

Solbrig, O.T., M.A. Barbour, J. Cross, G. Goldstein, C.H. Lowe, J. Morello & T.W. Yang. (1977). The strategies and community patterns of desert plants. *Convergent Evolution in Warm Deserts*. (Eds. G.H. Orian & O.T.Solbrig). pp.69-106. Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg penn.

Solomon, A.M., D.C. West & J.A. Solomon (1981). Simulation the role of climate change and species inmigration. *Forest Succession*. (Eds D.C.West, H.H.Shugart & D.B.Botkin). pp.154-177, Springer Verlang, New York.

Standley, P.C. (1920-1926). *Trees and Shrubs of Mexico*, Washington Government Printing Office.

Steenbergh, W.H. & C.H. Lowe. (1977). Ecology of the Sahuaro: II

Reproduction, germination, establishment, growth & survival of the young plant. National Park Service, Scientific Monograph. Serie # 8, U.S. Government Printing Office, Washington D.C.

Stuart-Hill, G.C. & N.M. Tainton. (1989). The competitive interaction between *Acacia karroo* and the herbaceous layer and how this is influenced by defoliation, *Journal of Applied Ecology* **26**:285-298

Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*, Princeton Univ. Press, Princeton N.J.

Tilman, D. (1988). *Plant Strategies and the Structure and Dynamics of Plant Communities*, Princeton Univ. Press, Princeton N.J.

Tilman, D. (1990). Mechanism of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. *Perspectives on Plant Competition*. (Eds. J.B. Grace & D. Tilman). pp.117-141. Academic Press.

Tuljapurkar, S. (1989). An Uncertain Life: Demography in Random Environments, *Theoretical Population Biology* **35**:227-294

Turner, R.M. (1990). Long-term vegetation change at a fully protected sonoran desert site. *Ecology* **71**, 464-473.

Usher, M.B. (1981). Modelling Ecological Succession with particular reference to markovian models, *Vegetatio* **46**:11-18

Watkinson, A.R. (1986). Plant Population Dynamics. *Plant Ecology*. (Ed. M.J. Crawley). pp 1-50. Blackwell Scientific Publ.

Whitney, G.G. (1982). A demographic analysis of the leaves of open and shade grown *Pinus strobus* L. and *Tsuga canadensis* (L). Carr. *New Phytol* **90**:447-453

Valiente, B. L. (1991). Patrones de precipitación en el valle

semiárido de Tehuacán, Puebla México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México

Valiente-Banuet, A. (1991). Dinámica del establecimiento de cactáceas: Patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodriza en desiertos. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevena., O. Briones., E. Ezcurra., M. Rosas., H. Nuñez., G. Bernard & E. Vazquez. (1991a). Spatial relationship between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environmental in central México. *Journal of Vegetation Science*. **2**, 15-20.

Valiente-Banuet, A. & E.Ezcurra. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico, *Journal of Ecology* **79**:961-971.

Valiente-Banuet, A., F. Vite. & J.A. Zavala-Hurtado. (1991b). Replacement Pattern:Facilitation and Competition in a Giant Columnar Cactus of Central Mexico. *(Neobuxbaumia tetetzo)*, *Journal of Vegetation Science*, **2**, 11-14.

Vandermeer, J. (1980). Sahuaro and nurse trees: a new hypothesis to account for population fluctuations, *The Soutwestern Naturalist* **25**, 357-360.

Vega, P.E. (1992). Empleo de modelos de simulación para el estudio de la dinámica de reemplazamiento y los patrones de disposición espacial en una comunidad vegetal del valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México

Veikko, S. (1992). Effects of artificial plant cover on plant

colonization of a bare peat surface, *Journal of Vegetation Science* **3**:109-112

Waggoner, P.E. & G.R. Stephens. (1970). Transition probabilities for a forest. *Nature* **225**:1160-1161

Waller. D.M. (1986). The dynamics of growth and form. *Plant Ecology*. (Ed. M.J. Crawley). pp. 291-320. Blackwell Scientific Pub.

Went, F.W. (1955). The ecology of desert plants. *Scientific American*. **192**:68-75

White, J. (1979). The plants as a metapopulation, *Annual Review of Ecology and Systematic* **10**:109-145

Williams, K. & R.J. Hobbs. (1989). Control of shrub establishment by springtime soil water availibility in an annual grassland, *Oecologia (berl)* **81**, 62-66.

Yeaton, I.R. (1978). A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the Northen Chihuahuan desert, *Journal of Ecology*, **66**,651-656.

Yeaton, I.R. & A. Romero-Manzanares. (1986). Organization of Vegetation mosaics in the *Acacia shaffneri - Opuntia streptocantha* association southern Chihuahuan Desert Mexico. *Journal of Ecology* **74**, 211-217.

Yodzis, P. (1986). Competition, Mortality and Community Structure. *Community Ecology*. (Eds. J.Diamond & T.J.Case). pp.480-491. Harper & Row publ. New York

Zavala-Hurtado, J.A. (1982). Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica* **7**, 1.

FMA
751D
1994

676

UNAM
FECHA DE DEVOLUCION

El lector se obliga a devolver este libro antes del vencimiento de préstamo señalado por el último sello.

29 NOV. 1995
6 DIC. 1997
8 ENE. 1996
23 ABR 1997
16 JUN 1997
22 AGO
30 SET. 1997

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO